



IMPERIAL AGRICULTURAL
RESEARCH INSTITUTE, NEW DELHI.

HANDBUCH DER ENTOMOLOGIE

BEARBEITET VON

PROF. DR. P. DEEGENER (BERLIN), DR. PH. DEPDOLLA (BERLIN) HOFRAT
DR. A. HANDLIRSCH (WIEN), PROF. DR. O. HEINECK (ALZEY), PROF. DR.
J. HIRSCHLER (LEMBERG), DR. K. HOLDHAUS (WIEN), PROF. DR. E. MARTINI
(HAMBURG), DR. O. PROCHNOW (BERLIN-LICHTERFELDE), PROF. DR. L. REH
(HAMBURG), PROF. DR. EW. H. RÜBSAAMEN † (BERLIN), PROF. DR. CHR.
SCHRÖDER (BERLIN-LICHTERFELDE).

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. CHRISTOPH SCHRÖDER

BERLIN-LICHTERFELDE-OSL.

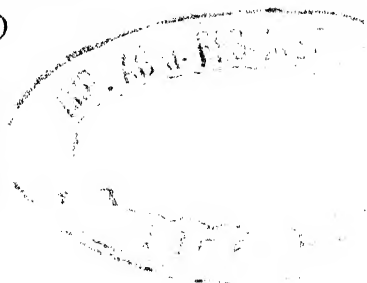
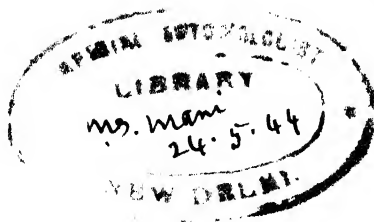
BAND I

Haut- und Hautorgane, Organe der Laufäußerung, Nervensystem,
Sinnesorgane, Darmtraktus und Anhänge, Respirationsorgane,
Zirkulationsorgane und Leibeshöhle, Muskulatur und Endoskelett,
Geschlechtsorgane, Mechanik des Fluges, Embryogenese, Keim-
zellenbildung und Befruchtung, postembryonale Entwicklung, all-
gemeine Morphologie

BEARBEITER: PROF. DR. P. DEEGENER, BERLIN, DR. OSKAR PROCHNOW,
BERLIN-LICHTERFELDE, PROF. DR. JAN HIRSCHLER, LWÖW (LEMBERG), DR.
PH. DEPDOLLA, BERLIN, DR. ANTON HANDLIRSCH, WIEN.

MIT 1109 ABBILDUNGEN IM TEXT

10040



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1928

Alle Rechte vorbehalten.

Printed in Germany.

Vorwort.

Der Abschluß des ersten Bandes dieses „Handbuches der Entomologie“ hat sich leider über jenen des dritten Bandes, welcher bereits im Februar 1925 vorlag, bis jetzt, das heißt erheblich über die Kriegs- und Inflationswirkung hinaus verzögert.

Die Schuld daran tragen größtenteils jene Herren, welche die Bearbeitung der entsprechenden Abschnitte zunächst bereitwilligst übernahmen und dann — teils erst nach Jahren, wenn sie sich der Schwierigkeiten der Aufgabe inmitten ihrer weiteren, teils bei Übernahme der Arbeit nicht vorhergesehenen Arbeitspflichten bewußt geworden waren — wieder vom Verlagsvertrage zurücktraten. Das gilt insbesondere für die Bearbeitung der Keimzellenbildung und Befruchtung, die so erst von dem vierten vertragsmäßigen Autor wirklich durchgeführt worden ist. Allerdings erforderte auch gerade die Bearbeitung dieses Abschnittes mehr noch denn die anderen bei dem gänzlichen Mangel an bezüglicher, die Forschung bereits zusammenfassender Literatur und bei der Bedeutung der neueren und neuesten Untersuchungsergebnisse eine kaum vorausschbare Beanspruchung.

Der Dank für die außergewöhnliche Mühewaltung, welche die verantwortungsbewußte Bearbeitung eines jeden der Abschnitte gekostet hat, sei den Herren Autoren auch an dieser Stelle ausgesprochen und betont.

Eine selbstverständliche, bedauerliche Folge dieser Erscheinungsverzögerung über eineinhalb Jahrzehnte ist die Ungleichheit in der Zeitspanne der berücksichtigten und berücksichtbaren Literatur. Eine Folge namentlich auch der wiederholten Notwendigkeit, Erstmaliges an zusammenfassender Teilgebietbearbeitung zu schaffen, ist ferner die Ungleichmäßigkeit des von den einzelnen Autoren in teils ziemlicher Unabhängigkeit von der ursprünglichen Disposition benötigten Raumes. Der Verlag wie der Herausgeber sind so mehrfach vor schwierige Entscheidungen gestellt worden.

Unebenheiten der genannten Art sind mehr minder mit jedem Werke verbunden, das auf die Zusammenarbeit einer Reihe von Autoren angewiesen ist. Sie bedeuten auch für das vorliegende keine Minderung seines Wertes, den bereits auch das Ausland als eines Standardwerkes

für das Studium der Entomologie beurteilt: zum geringsten Teile als Verdienst des Herausgebers einzuschätzen, dem daher auch die Wiedergabe dieses Urteils hier gestattet sei.

Eine Neuauflage wird diese Unebenheiten beseitigen.

Wenn derart, da inzwischen ebenfalls der zweite Band des „Handbuches“ nahezu abgeschlossen ist, alle Hemmnisse, welche sich im Laufe der Jahre dem Erscheinen nicht eben selten gefahrdrohend entgegen türmten, besiegt werden konnten, gebührt dafür in erster Linie neben den Herren Mitarbeitern auch dem Verlage aller Dank, der wahrhaftig keine Aufwendungen gescheut hat, so auch, um dem Werke eine gleichmäßige glänzende Ausstattung trotz aller Kriegs- und Inflationszeiten zu erhalten.

Berlin-Lichterfelde-Ost, Februar 1928.

Der Herausgeber:

Prof. Dr. Christoph Schröder.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Erstes Kapitel. Haut und Hautorgane. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 1—38	1
A. Integument (Allgemeines)	2
1. Das Epiderm (Hypodermis)	2
2. Cuticula	3
3. Cuticularbildungen	5
a) Schuppen	5
b) Hafthaare und Haftläppchen	10
4. Farben der Haut	13
B. Hautdrüsen	16
1. Stinkdrüsen	16
2. Duftdrüsen	26
A. Lepidopteren. (Allgemeines)	26
a) Duftdrüsen der Männchen	26
b) Duftorgane der Weibchen	31
B. Duftorgane anderer Insekten	34
3. Wehrdrüsen	35
a) Lepidoptera	35
b) Coleoptera	37
4. Wachsdrüsen	37
5. Tarsale Spinndrüsen der Embiiden	42
6. Schaumdrüsen der Schaumcicaden	43
7. Gílson'sche und Bauchdrüsen	44
8. Häutungsdrüsen	45
9. Hautdrüsen mit verschiedener, z. T. unbekannter Funktion	48
Das Grabersche Organ der Dipterenlarven	53
Literaturverzeichnis	54
 Anhang. Die Organe zur Lautäußerung. Von Dr. Oskar Proch- now, Berlin-Lichterfelde. Mit Abb. 1—12	 61
I. Morphologie und Physiologie der Organe zur Lautäußerung	61
1. Das Klopfen und Knipsen	61
2. Der Hauptflugton	61
3. Der Nebenflugton, ein Membranton	62
4. Die Stridulationsorgane der Insekten	63
5. Das Explosionsgeräusch der <i>Brachinus</i> -Arten	69
6. Der Stimminstrument des Totenkopfes	69
7. Die membranösen „Trommel“-Organe der Cicaden	70
II. Biologie und Psychologie der Lautäußerungen der Insekten	72
Literaturverzeichnis	75

Zweites Kapitel. Nervensystem. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 39—78	76
I. Allgemeiner Bau des Zentralnervensystems	77
Viscerales Nervensystem	80
1. Ganglion frontale	81
2. Das paarige System	83
3. Der Sympathicus	87
II. Der Bau des Cerebralganglions. (Übersicht. Allgemeines)	89
III. Der feinere Bau des Gehirns	93
Protocerebrum	93
1. Postretinale Faserschicht	93
2. Die Ganglienplatte	93
3. Die äußere Kreuzung	94
4. Das äußere Marklager	94
A. Rindenbeleg	94
B. Keilförmiges Ganglion	94
C. Vordere Ganglienmasse	95
D. Innere Ganglienmasse	95
5. Die innere Kreuzung	95
6. Inneres Marklager	95
a) dessen hintere Partie	95
b) dessen mittlere Partie	96
c) dessen vordere Partie	96
7. Der Protocerebrallobus	96
8. Der gestielte Körper	97
9. Nerven und Ganglien der Ocellen	98
10. Das mittlere Protocerebrum	98
11. Brücke der Protocerebralloben	99
Deutocerebrum	100
Tritocerebrum	101
Allgemeiner (primärer) Bauplan des Gehirns	102
IV. Das untere Schlundganglion	107
V. Bau eines thorakalen Ganglions	110
Nerven der thorakalen Ganglien	112
A. Ganglion prothoracis	112
B. Ganglion mesothoracis	114
C. Ganglion metathoracis	114
VI. Bau der abdominalen Ganglien	114
Abdominale periphere Nerven	115
VII. Histologischer Aufbau des Nervensystems	118
VIII. Bau des Nervensystems bei verschiedenen Ordnungen . . .	124
Verschiedenheit des Baus des Nervensystems bei Larve und Imago	132
IX. Funktion des Nervensystems	134
Literaturverzeichnis	135
 Drittes Kapitel. Sinnesorgane. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 79—152	140
Allgemeines. Topographische Verteilung. Sinneszellen	141
1. Hautsinnesorgane	142
Spezielles über die Hautsinnesorgane	144
Sinnesorgane der Flügel	158

	Seite
2. Gehörorgane	160
A. Tympanalorgane	160
1. Acridiidae	160
2. Locustidae	167
3. Gryllidae	170
Funktion der Tympanalorgane der Orthopteren	170
4. Das Tympanalorgan bei Hemipteren	171
B. Chordotonalorgane	173
C. Das Johnstonsche Organ	178
3. Lichtsinnesorgane (Augen). Allgemeines	179
A. Ocellen. Allgemeines	179
B. Komplexaugen.	199
4. Sinnesorgane zweifelhafter oder unbekannter Natur	224
5. Statische Organe	225
Literaturverzeichnis	226

Viertes Kapitel. Der Darmtraktus und seine Anhänge. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 153—211

1. Anatomie des Darms	235
Der Vorderdarm, seine Abschnitte, Funktion. 1. Die Mundhöhle. 2. Der Pharynx. 3. Ösophagus. 4. Kropf. 5. Proventriculus oder „Kau-magen“. 6. Sphincterabschnitt oder Cardia	237
Der Mitteldarm	251
Der Enddarm	261
2. Der gewebliche Aufbau des Darms	265
Vorder- und Enddarm	265
Mitteldarm	273
3. Die Entopleura	282
4. Anhänge des Darmkanals usw.	284
Speicheldrüsen	285
Spinndrüsen	296
Malpighische Schläuche	300
Histologischer Bau der V. malp.	301
Funktion der V. malp.	305
Spinndrüsen des Enddarms der Neuropterenlarven	306
Analdrüsen	307
Literaturverzeichnis	309

Fünftes Kapitel. Respirationsorgane. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 212—274

Allgemeines	317
1. Morphologie des Tracheensystems	319
Spiracula (Stigmata)	319
Die Tracheen (Bautypen)	320
Luftsäcke	321
Histologischer Bau der Tracheen	324
Das Palmésche Organ der Ephemeriden	324
Tracheeneinschnürungen	325
Der „Tracheenkörper“	326
Die Endigung der Tracheen	326
Tracheendrüsen	330
Bau und Verschlußvorrichtungen der Spiracula (Verschlußapparat)	330
Ableitung der Tracheen	333
Respiratorische Hilfseinrichtungen	333
Die „Blutkiemen“ der Apterygoten	334

— VIII —

	Seite
2. Respirationsorgane der Wasserinsekten	334
A. Luftatmende Imagines des Wassers. Allgemeines	336
Rhynchota	337
Coleoptera	339
B. Wasseratmende Insekten. Luftatmende Wasserlarven und -puppen	340
Ephemeridenlarven	340
Tracheenverteilung in den Ephemeridenkiemen	343
Atmung der Ephemeridenlarven in der Jugend	344
Odonata	346
Plecoptera	348
Neuroptera	350
Diptera	350
Trichoptera	357
Lepidoptera	360
Coleoptera	362
Hymenoptera	364
3. Respiration der Parasiten	365
Diptera	365
Siphonaptera	369
Hymenoptera	370
4. Intrauterine Atmung der Pupiparenlarven	371
5. Die Atmung	371
Literaturverzeichnis	377

Sechstes Kapitel. Zirkulationsorgane und Leibeshöhle. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 275—319

Allgemeines über Herz und Leibeshöhle	383
1. Das Herz	384
Morphologie des Herzens	384
Die Aorta	390
Hintere Arterien	392
Histologischer Aufbau des Rückengefäßes	393
Innervation des Herzens	395
2. Diaphragmata und Blutbahnen der Leibeshöhle	396
3. Die Herzttätigkeit	401
4. Die Eigenwärme der Insekten	402
5. Das Blut	405
6. Die Pericardialzellen	411
7. Die Phagocytärorgane	413
Ostiumorgane	415
8. Der Fettkörper	415
Allgemeiner Bau und Lage	416
Histologie des Fettkörpers	417
„Pseudovitellus“ der Homoptera	422
9. Leuchtorgane	424
10. Oenocyten	430
Literaturverzeichnis	433

Siebentes Kapitel. Muskulatur und Endoskelett. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 320—335

A. Verlauf und Anordnung der Muskeln (<i>Dytiscus</i>)	438
Eigenmuskulatur des Kopfes. Bewegungen des Kopfes. Muskeln des Thorax (Flugmuskulatur, Extremitätenmuskulatur). Eigenmuskulatur des Tho- rax. Muskeln des Abdomens	438
B. Das Endoskelett	452

	Seite
C. Der histiologische Bau der Muskeln	455
Muskelansatz	458
Theorie der Muskelkontraktion	460
Die Muskelkraft der Insekten	462
Literaturverzeichnis	462
 Achstes Kapitel. Geschlechtsorgane. Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin. Mit Abb. 336—390	466
A. Allgemeines	466
B. Der histiologische Bau der Gonaden	472
I. Hoden	472
II. Ovarien	475
C. Spezieller Teil.	479
1. Collembola	479
2. Thysanura	481
3. Dermaptera	481
4. Hemimeroidea	482
5. Orthoptera	483
6. Thysanoptera (Physopoda)	486
7. Termiten	486
8. Mallophagen	486
9. Pediculiden	488
10. Ephemeriden	488
11. Plecoptera	489
12. Odonata	491
13. Neuroptera	491
14. Panorpata	492
15. Trichoptera	493
16. Lepidoptera	495
17. Diptera	500
18. Siphonaptera	506
19. Coleoptera	506
20. Strepsiptera	511
21. Hymenoptera	512
22. Rhynchota	515
Literaturverzeichnis	518
 Neuntes Kapitel. Mechanik des Insektenfluges. Von Dr. Oskar Prochnow, Berlin-Lichterfelde. Mit Abb. 1—28	534
I. Der Bau der Flugorgane	534
1. Der Bau der Flügel in Beziehung zu ihren Aufgaben	534
2. Flügelwurzel und Flügelmuskeln	540
a) Die unmittelbare Flügelbewegung	541
b) Die mittelbare Flügelbewegung	547
c) Das Flügelgelenk	549
3. Die Abhängigkeit der Thoraxsegmente von der Entwicklung der Flügel	553
II. Die Verrichtungen der Flugorgane	554
1. Flugarten	554
2. Die Bewegungsform der Flügel	555
3. Steuerung	560
4. Abflug und Landung	563
5. Körpermaße und Flugverhältnisse bei Insekten	563
Literaturverzeichnis	568

	Seite
Zehntes Kapitel. Embryogenese der Insekten. Von Prof. Dr. Jan Hirschler, Lwów (Lemberg). Mit Abb. 1—145	570
Einleitung	571
I. Eifurchung und Geschlechtszellenentwicklung	572
1. Eier mit rein superfizieller Furchung	573
2. Eier mit kombinierter Furchung, totaler und superfizieller	597
3. Eier mit rein totaler Furchung	603
4. Genese der Geschlechtszellen	607
II. Entwicklung des Keimstreifens und der Embryonalhüllen	620
1. Arten, bei denen es zur Entwicklung beider Embryonalhüllen kommt	621
2. Arten, bei denen es nur zur Entwicklung der Serosa kommt	630
3. Arten, bei denen es nur zur Entwicklung des Amnions kommt	636
4. Arten, bei denen keine Embryonalhüllen entwickelt werden	638
5. Die Entwicklung der Dorsalorgane und das Endsicksal der Embryonalhüllen	639
6. Betrachtungen über die phyletische Genese der Embryonalhüllen	650
III. Entwicklung des unteren Blattes und des Darmes	660
1. Die Entwicklungsarten des unteren Blattes	661
2. Die Gliederung des unteren Blattes	672
3. Die Entwicklung des Vorder- und Enddarmes und ihre Beziehung zum unteren Blatte	677
4. Die Entwicklung des Mitteldarmes	689
5. Die Beziehung der Eifurchung und der Entwicklung des unteren Blattes zur Keimblättertheorie	704
IV. Blastokinese und Entwicklung der äußeren Segmentierung des Keimstreifens	728
1. Die Blastokinese des Keimstreifens	728
2. Die Entwicklung der äußeren Segmentierung und der äußeren Körperanhänge des Keimstreifens	743
V. Entwicklung der ektodermalen Organe	763
1. Die Entwicklung des Nervensystems	764
2. Die Entwicklung des Endoskeletts	774
3. Die Entwicklung der Tracheen und Oenocyten	776
VI. Segmentierung des Mesoderms und Entwicklung der mesodermalen Organe	779
1. Die Entwicklung der Mesodermsegmente und der mesodermalen Organanlagen	780
2. Die Entwicklung des Rücken- und Kopfblutgefäßes	788
3. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane	796
VII. Nutritive Einrichtungen des Insektenembryos	812
Literaturverzeichnis	818
 Elftes Kapitel. Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten. Von Dr. Ph. Depdolla, Berlin. Mit Abb. 1—248	 825
Einleitung	825
Erster Abschnitt: Die Spermiogenese	829
A. Allgemeiner Teil	829
B. Spezieller Teil	847
I. Geradflügler	847
II. Wanzen	915
III. Pflanzensauger	947
IV. Zweiflügler	961
V. Schmetterlinge	976
VI. Hautflügler	996
VII. Käfer	1005
VIII. Sonstige Gruppen	1016

	Seite
Zweiter Abschnitt: Die Oogenese	1021
A. Allgemeiner Teil	1021
B. Spezieller Teil	1028
I. Geradflügler	1028
II. Halbflügler	1036
III. Zweiflügler	1044
IV. Schmetterlinge	1053
V. Hautflügler	1061
VI. Käfer	1069
VII. Sonstige Gruppen	1075
Dritter Abschnitt: Die Befruchtung	1080
Literaturverzeichnis	1097
 Zwölftes Kapitel. Die postembryonale Entwicklung. Von Dr.	
Anton Handlirsch, Wien. Mit Abb. 1—53	1117
Ältere Ansichten	1117
Direkte Entwicklung und Verwandlung	1118
Vollkommene Verwandlung	1120
Rückschreitende Metamorphose	1125
Hypermetamorphose	1125
Cryptometabolie	1126
Heterometabolie	1130
Terminologie der Jugendstadien	1142
Neuere Ansichten über Metamorphose	1158
Einteilung der Metamorphosen	1164
Phylogenese der Metamorphose	1167
Ursachen der verschiedenen Verwandlungsarten	1169
Literaturverzeichnis	1180
 Dreizehntes Kapitel. Der Bau des Insektenkörpers und seiner An-	
<h3>hänge. Von Dr. Anton Handlirsch, Wien. Mit Abb. 1—190</h3>	1186
Die Gliederung des Körpers in Segmente und Komplexe	1186
Metamere und nichtmetamere Organe	1187
Ursprung der Metamerie	1188
Homonome und heteronome Segmente	1194
Die Segmentierungsverhältnisse bei verschiedenen Arthropoden	1192
Die drei Komplexe, Kopf, Thorax, Abdomen	1194
Plastizität des Chitinskelettes. Grenzen der Homologisierungsmöglichkeit	1196
Der Kopf und seine Organe	1197
Akron	1199
Augensegment und Augen	1199
Antennensegment und Antennen	1201
Interkularsegment	1205
Kiefersegmente. Kiefer und accessorische Mundorgane	1205
Schema des Baues der Insektenmundteile	1213
Verschiedene Typen höher spezialisierter Mundteile	1213
Form und Lage des Kopfes. Terminologie seiner Teile	1226
Der Rumpf und seine Organe	1229
Gliederung des Rumpfes	1229
Thorax	1230
Thoraxbeine	1238
Flügel	1250
Abdomen	1274
Abdominalgliedmaßen	1280
Kopulationsorgane und Legeapparate	1284
Segmentalorgane	1298
Tracheen und Stigmen	1298
Asymmetrie	1304
Literaturverzeichnis	1304

	Seite
Vierzehntes Kapitel. Größe und Gestalt der Insekten.	
Von Dr. Anton Handlirsch, Wien. Mit Abb. 1—21 . . .	1313
Die Größe der Insekten	1313
Die Gestalt der Insekten	1317
Literaturverzeichnis	1332
Fünfzehntes Kapitel. Die Morphismen. Von Dr. Anton	
Handlirsch, Wien. Mit Abb. 1—22	1333
Literaturverzeichnis	1357
Sachregister	1365

Erstes Kapitel.

Haut und Hautorgane.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Integument (Allgemeines)	2
1. Das Epiderm (Hypodermis). Allgemeines, Flügelepiderm . . .	2,3
2. Cuticula. (Entstehung. Aufbau. Differenzierung. Verschiedene Beschaffenheit bei Larve und Imago. Chitin)	3
3. Cuticularbildungen	5
a) Schuppen. (Lepidopterenschuppe. Bau und Skulptur. Insertion. Anordnung. Stacheln der Flügel. Pigmentierung der Schuppen) .	5
Schuppenfarben. (An Pigmente gebundene. Diffuse und körnige Pigmente. — Optische Farben. — Kombination von Pigment und optischen Farben. Schillerfarben. — Herkunft der Farbstoffe) .	7
Schuppen anderer Insekten. (Coleopteren. <i>Blatta</i> . <i>Perla</i> . Trichopteren. <i>Lepisma</i>) .	9
b) Hafthaare und Haftläppchen. (Verbreitung. Bedeutung. Sexuelle Hafthaare. Coleopteren. Haftdrüsen. Hautorgane verschiedener Insekten)	10
4. Farben der Haut. (Farbenbedingende Überzüge. Sitz des Farbstoffes. Farben der Larven, Puppen und Imagines. Dermale und hypodermale Farben. Färbung von Chitin und Epiderm. Metallische Farben. Chlorophyll. Farbenanpassung)	13
B. Hautdrüsen	16
1. Stinkdrüsen. (Orthopteren. Forficuliden. Hemipteren [dorsale, ventrale Stinkdrüsen]. Neuropteren. Lepidopteren. Coleopteren) . . .	16
Reflektorische Blutung (Coleoptera. Orthoptera. Hymenoptera) .	24
2. Duftdrüsen	26
A. Lepidopteren. (Allgemeines)	26
a) Duftdrüsen der Männchen. (Allgemeines.) Pieriden. Lycaeniden. <i>Euploea</i> . Schutz der Duftorgane. Duftorgane der Beine. Hesperiden. <i>Hepialus</i> . Duftorgane der Vorderbeine, der Basis des Abdomens, des Endes des Abdomens. — Funktion der männlichen Duftorgane	26
b) Duftorgane der Weibchen. (Beiden Geschlechtern gemeinsame Duftorgane. Spezifische weibliche Duftorgane. <i>Adopaea lineola</i> O. <i>Acipitilia pentadactyla</i> L. <i>Gonepteryx rhamni</i> L. <i>Bombyx mori</i> L.)	31
B. Duftorgane anderer Insekten. (Trichoptera. Coleoptera. <i>Apis</i>) .	34
3. Wehrdrüsen	35
a) Lepidoptera. (Liparidenlarven. <i>Thaumetopoea</i> -Raupe. Ausstülpbare Schläuche der „Schwanzgabel“ von <i>Dicranura</i>) . . .	35
b) Coleoptera. (Larve von <i>Chrysomela populi</i> L.)	37
4. Wachsdrüsen. (Wachsüberzüge der Haut. Rhynchota. Nectarien der Aphiden. Wachsdrüsen der Apiden)	37

	Seite
5. Tarsale Spinndrüsen der Embiiden	42
6. Schaumdrüsen der Schaumcicaden	48
7. Gilsonische und Bauchdrüsen. (Trichopterenlarven. Lepidopteren- raupen)	44
8. Häutungsdrüsen. (Allgemeines über die Häutung. Exuvialdrüsen. Ihre drei verschiedenen Formen)	45
9. Hautdrüsen mit verschiedener, z. T. unbekannter Funktion. (Coleoptera. Hymenoptera. Spezifische Drüsen der Dytisciden. Nacken- gabel der Papilionidenraupen. Drüsen der Lycaenidenraupen. Malaco- dermata. Sternaldrüsen von <i>Stylopyga orientalis</i> L. <i>Orchesella</i>) . . .	48
Das Grabersche Organ der Dipterenlarven	58

A. Integument.

Am Integument der Insekten unterscheidet man zwei Hauptschichten: das Epiderm oder die Hypodermis (Subcuticula) und die Cuticula. Beide stehen einander nicht als heterogene Gewebe gegenüber; sondern das aus lebenden Zellen aufgebaute ektodermale Hautepithel ist die Matrix der chitinösen Cuticula, diese also ein Produkt des zelligen Epiderms, eine Oberflächendifferenzierung, welche der vielfach noch herrschenden Meinung entgegen nicht als anfangs flüssige, später erhärtende Substanz aus den Zellen austritt, sondern ein Umwandlungsprodukt der oberflächlichen plasmatischen Zellpartien selbst darstellt, wie seit Tullberg (1881) von vielen Autoren (vgl. Chatin 1892) festgestellt worden ist. Die Cuticula selbst wie auch alle cuticularen (chitinösen) Bildungen sind protoplasmatisch vorgebildet (vgl. auch die Häutung). Dabei kann (z. B. an eingestülpten Hautteilen, wie den Gonodukten) entweder die Chitinisierung von vornherein in der ganzen Dicke der späteren Cuticula erfolgen, oder (in der Regel!) es entstehen infolge intermittierender Cuticularisierung mehrere, einander parallel aufgelagerte Schichten, von welchen die äußerste, zuerst gebildete die stärkste zu sein pflegt (vgl. Tower 1908). Im übrigen ist die Dicke, Härte, Elastizität und Struktur der Cuticula recht verschieden je nach den Anforderungen, welche in verschiedenen Körperbezirken an sie gestellt werden; und hinsichtlich dieser Anforderungen ist zu berücksichtigen, daß der Chitinpanzer als schützende Schicht dennoch nicht starr und unbeweglich sein darf und daß er nicht allein zum Schutze des Tieres, sondern wesentlich auch zum Ansatz der Muskulatur des Körperstammes und der Extremitäten dient und damit in seiner Gliederung nur in Korrelation zu dem Muskelsystem verständlich wird, kurz die Bedeutung eines Ektoskelettes erhält, von welchem auch im Bedarfsfalle größere Partien in das Körperinnere verlagert werden können, um eine oder beide Ansatzflächen eines Muskels zweckmäßig zu verlagern (vgl. Endoskelett bei „Muskulatur“).

1. Das Epiderm (Hypodermis).

Das ektodermale Hautepithel ist von verschiedener Mächtigkeit, jedoch stets einschichtig. Seine Zellen bleiben nicht überall gleichartig, sondern es kommt sehr häufig an verschiedenen Körperstellen zur

Ausbildung von Hautdrüsen von sehr mannigfacher Form und Funktion, von Sinneszellen sowie von besonderen Bildungszellen für die Anhänge der Cuticula (Haare, Schuppen usw.).

Das Gerüstwerk (Linom) der Epidermzellen pflegt leicht nachweisbar zu sein und auch bei dem Prozeß der Cuticularisierung nicht verloren zu gehen; es gibt dann der Cuticula die oft sehr deutliche, senkrecht zur Oberfläche verlaufende Streifung, welche allem Anscheine nach oft mit den (übrigens tatsächlich ebenfalls nachgewiesenen) Porenkanälen verwechselt worden ist. So lange eine Erneuerung des Chitins stattfinden muß, bleibt auch dessen Matrixschicht bestehen, wenngleich sie bisweilen (namentlich an Einstülpungen der Haut ins Körperinnere, z. B. End- und Vorderdarm), infolge sehr starker Abplattung ihrer Zellen außerordentlich zart werden kann. — Das Epiderm liegt einer Grenzlamelle auf, welche wenigstens teilweise von Bindegewebszellen aufgebaut zu werden scheint.

Ein eigentümliches und interessantes Verhalten zeigen die Zellen des Flügelepiderms, soweit sie nicht als Schuppenbildungszellen in Frage kommen, bei den Lepidopteren. Sie verlängern sich durch den Leibeshöhlenraum des Flügels hindurch bis zu dessen gegenüberliegender Wand und setzen sich an diese an. So werden sie zu Fasern, welche dem Druck des in den Flügel des jungen Tieres bei dem Verlassen der Puppenhaut einströmenden und ihn ausdehnenden Blutes Widerstand leisten, d. h. es verhindern, daß der Flügel bei seiner Entfaltung zu einem runden Sack aufgetrieben wird (Mayer 1896). Eine ähnliche Verfestigung erfahren die Vorderflügel (Elytren) der Coleopteren. Hier bilden die Epidermzellen der dorsalen Flügelwand starke Chitinbalken, welche das Epiderm der ventralen Flügelwand erreichen.

2. Die Cuticula.

Die chitinöse Cuticula ist ein Produkt der epidermalen Deckzellen; sie entsteht jedoch nicht oder wenigstens nicht ausschließlich aus einer von diesen ausgeschiedenen, später erhärtenden Flüssigkeit, sondern ein Teil des oberflächlichen Zellplasmas selbst verwandelt sich in Chitin. Daher nehmen die chitinogenen Zellen an Höhe um so viel ab, wie die Cuticula dick ist. Natürlich kann aber später die ursprüngliche Zellhöhe wiederhergestellt werden. Allen Cuticularbildungen gibt ursprünglich das Epiderm ihre Form, welche dann erst durch die Cuticularisierung festgehalten wird. Übrigens sei bemerkt, daß die Epidermzelle keineswegs nur an ihrer Oberfläche Chitin zu bilden imstande ist, sondern an ihrer ganzen Peripherie (Chatin 1895).

Die Cuticula besteht aus einer äußeren, stark lichtbrechenden Schicht, sowie aus mehreren ihre Hauptmasse bildenden Lamellen;¹⁾ in der lamellosen Innenschicht findet man oft senkrechte Fäden oder Bündel, welche dem cuticularisierten Linom der Epidermzellen ihren Ursprung verdanken dürften. Plotnikow vertritt die Ansicht, daß diese Fäden die Cuticularlamellen untereinander und mit den Epidermzellen verbinden. Bei der Häutung werden sie endocytär aufgelöst. Die lamellöse Schichtung pflegt oberflächenwärts dichter zu werden

¹⁾ Während der Drucklegung erschien eine Abhandlung von Kapzov (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 98, H. 2, 1911) über den wabigen Bau der Cuticula.

und die äußersten Lamellen können wie die Außenschicht pigmentiert sein. Lecaillon (1907) unterscheidet an der Cuticula folgende drei Schichten: die sehr dünne, äußerste, pigmentierte; eine mittlere mit senkrechten Streifen und Körnchenreihen (die vielleicht den „Bürstensäumen“ homolog ist); eine innere, welche bei stärkerer Entwicklung aus Lamellen besteht und von Pseudokanälen durchsetzt wird.

Aus der Aufgabe der Cuticula, als Ektoskelett und Ansatz für die Muskeln zu dienen, ergeben sich die verschiedensten Differenzierungen dieser Hautschicht in den verschiedenen Körpergegenden. Sehr starr und fest wird sie nur an solchen Teilen, welche nicht in sich, sondern als Ganzes bewegt werden, während sie an den Segmental- und Extremitätengelenken eine zur Bewegung geeignete Beschaffenheit annimmt. Die Cuticula der Flugorgane bleibt dünn und leicht und verdickt sich nur dann unter Umständen stark, wenn die Vorderflügel zu Deckflügeln (Elytren oder Hemelytren) werden. Die Skulptur des epidermalen Chitins, welche an den Körperoberflächen die allermannigfaltigsten Formen annimmt, trägt zur Bestimmung des Habitus der Insekten außerordentlich viel bei und wird hierin durch die vielgestaltigen Cuticularbildungen (Haare, Borsten, Dornen, Schuppen usw.) äußerst wirksam unterstützt. — Es ist leicht zu verstehen, daß die verschiedenen Zustände (Larve, Puppe, Imago) eines Insekts ihrem Aufenthalt, ihrer Bewegungsweise und ganzen Lebensführung entsprechend auch eine weitgehend verschiedene Ausbildung ihrer Cuticula aufweisen, auf welche im einzelnen einzugehen uns hier zu weit führen würde. Im allgemeinen sei nur darauf hingewiesen, daß die Larven der holometabolen Insekten im Gegensatz zu ihren meist mit einer starken und festen Cuticula ausgerüsteten Imagines weichhäutig zu sein pflegen, jedoch weder ohne Ausnahme, noch an der ganzen Oberfläche; am Kopf und dessen Extremitäten sowie an den Thoraxbeinen pflegt auch bei ihnen eine härtere Chitinisierung durchgeführt zu sein. — Die Puppen verhalten sich verschieden; bald ist ihre Cuticula zart und weich (z. B. viele Käferpuppen), bald starr und fest (Lepidopterenpuppen). Daß übrigens selbst verhältnismäßig dünnes Chitin seinen Träger recht wirksam zu schützen vermag, lehren manche Dipterenlarven, welche der Einwirkung von Alkohol, Quecksilberchlorid und anderen Reagentien lange Zeit zu widerstehen vermögen.

Die Substanz, aus welcher die Cuticula besteht, wird seit Odier (1823) als Chitin bezeichnet. Es ist eine organische stickstoffhaltige Verbindung, welche für ein Acetylderivat des Glucosamins gehalten wird. Seine chemische Formel ist nicht sicher festgestellt (nach Sundwick: $C_{60}H_{100}N_8O_{38} + nH_2O$; — nach Krukenberg $C_{15}H_{26}N_2O_{10}$; nach Staedler, Lehmann und Schmidt: $C_{18}H_{15}NO_{12}$; nach Gautier: $C_{15}H_{24}N_2O_2$). Durch Behandlung mit Lauge wird es in eine Verbindung umgesetzt (Chitosan), die sich in verdünnter Essigsäure (8 %) leicht auflöst. Durch Kochen mit konzentrierter Salzsäure entsteht aus dem Chitin eine kristallisierte zuckerartige Verbindung (salzsaures Glucosamin). Reines Chitin wird im Gegensatz zu der Zellulose von $I + H_2SO_4$ (+ 70 %) oder + Zinkchlorid weder blau noch violett gefärbt. Die Untersuchung von Chitinen verschiedener Herkunft lieferte keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß mehrere verschiedene Chitine existieren (Wester 1910), wogegen übrigens Krawkow (1898) die Ansicht vertritt, daß sogar ein und dasselbe Tier verschiedene Chitine bilden kann. — Nicht das Chitin, sondern das Chitosan vermag eine

verdünnte Jod-Jodkaliumlösung zu entfärben. Reines Chitin färbt sich in verdünnter Jodlösung gar nicht oder nur schwach braun. Mit Kalilauge behandelt bleibt die Cuticula bestehen, während die übrigen Gewebe und deren Produkte sich auflösen. Hierauf beruht die Möglichkeit, das Skelett der Insekten durch Mazeration rein darzustellen. Um das Chitin als solches zu erkennen, genügt der Nachweis der Widerstandsfähigkeit gegen Kalilauge nicht (Wester 1910).

3. Cuticularbildungen.

Diese sind in Form außerordentlich mannigfach gestalteter und den verschiedensten Zwecken dienender Haare, Borsten, Dornen und Schuppen entwickelt, welche natürlich hier nicht alle eingehender besprochen werden können. Die Haare werden vielfach zu Sinnesorganen (siehe diese). Wir betrachten im folgenden die Schuppen und Hafthaare etwas genauer.

a. Schuppen.

Die Schuppen als umgebildete Haare treten in verschiedener Ausbildung nicht nur am Körperstamm, sondern auch besonders an dessen Anhängen, namentlich den Flügeln auf und werden hier für die Ordnung der deshalb sogenannten Lepidopteren in hohem Grade charakteristisch.

Die einzelne Schuppe besteht als chitinöse Bildung einer Epidermzelle aus einer oberen dickeren Platte, der Trägerin der Skulpturen, und einer dünneren unteren, glatten oder etwas runzeligen Schicht (Mayer's „Plasmahaut"; Baer's „basale Lamelle"), welche niemals pigmentiert, sondern stets glashell und durchsichtig ist. In der Regel sind die Schuppen längsgestreift, und zwischen den Längsstreifen finden sich oft Querstreifen, beide nichts anderes als vorspringende Chitinleisten, welche sich bei Anwendung starker Vergrößerungen oft in dichtgestellte reihenbildende Kügelchen, Knöpfchen, Zapfen, Kegel oder birnförmige Körperchen auflösen; oder die wirklichen Leisten tragen erst ihrerseits kleinste Knöpfchen; oder die Schuppenoberfläche erscheint unregelmäßig zerklüftet, mehr oder minder grob gekörnt. Bei den pigmentierten Schuppen pflegen die Pigmente den Skulpturen anzugehören.

Die Schuppe wird von parallelen dreikantigen Kanälen durchzogen, welche ihre Basis der Unterseite, die gegenüberliegende Kante der Oberfläche zukehren (Baer 1899).

Jede Schuppe ist das Produkt einer epidermalen Bildungszelle, welche sich durch ihre Form, Größe und Lage von den gewöhnlichen Deckzellen unterscheidet (Fig. 1). Der Stiel der Schuppe ist hohl und steht mit den Hohlräumen zwischen den Verbindungsleisten in offener Verbindung. Er steckt in dem Schuppenbalg (Spuler), welchen ein chitinöses Doppelsäckchen darstellt. Sein Ende weist in der Regel (auch bei den Haarschuppen) eine knopfförmige Verdickung auf.

Die Anordnung der Schuppen auf den Flügeln ist bei den Lepidopteren bald ganz regellos, oder die Schuppen stehen in Gruppen, welche Bänder bilden (niedere Formen), bald liegen sie in regelmäßigen Querreihen, welche miteinander verbunden sein oder einander parallel verlaufen können, und greifen dachziegelartig übereinander (hoch spezialisierte Typen).

Außer den Schuppen findet man auf den Schmetterlingsflügeln „Stacheln“. „Bei Micropteryginen und Hepialiden sehen wir bei stärkeren Vergrößerungen nach teilweiser Entfernung der Schuppen viel zahlreicher als die Schuppen nicht in regelmäßiger Anordnung zierliche Chitinspitzen, kaum ein Zehntel so lang wie die Schuppen. Sie sind innen hohl und gehen kontinuierlich in die Haut des Flügels über, sind also nicht eingelenkt wie die Schuppen. Über den ganzen Flügel verbreitet habe ich (Spuler. D.) sie sonst nur bei gewissen Tineinen (*Incurvaria*, *Adela*, *Nematois*, *Nemophora* und den Nepticuliden) angetroffen. . . . Lokalisiert kommen sie indes noch bei der Mehrzahl der Heteroceren vor und zwar am inneren Teil des Innenrandes in weitester Verbreitung,

aber auch am medialsten Teil des Vorderandes (so bei Hepialiden, Tineinen, Micropteryginen).“ Spuler 1895.

Wie schon erwähnt, sind die Schuppen Produkte besonderer Zellen des Epiderms. Nach Ausbildung des chitinosen Schuppenkörpers zieht sich das Plasma der Bildungszelle aus diesem zurück, und er füllt sich mit Luft und dann meistens mit Blut, welches die

Farbstoffe in die Schuppe hineinträgt. Die Pigmente entstehen infolge einer chemischen Verwandlung des Blutes, welche in der Regel eine einfache Oxydation ist. Etwas anders verhalten sich die großen Schuppen,

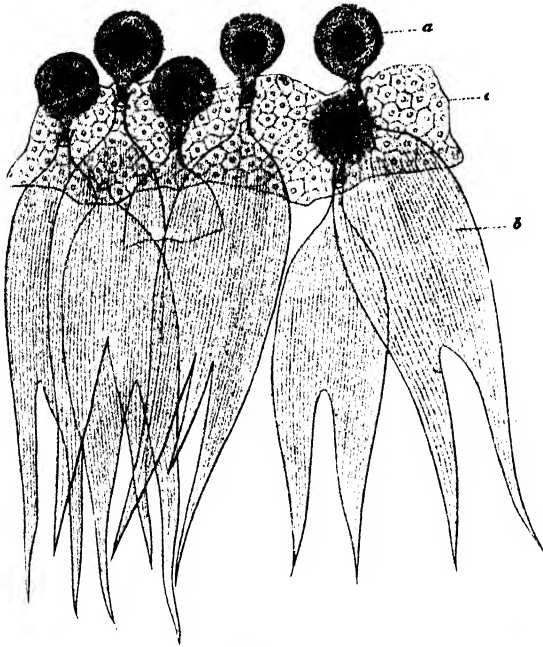


Fig. 1.

Schuppen von *Sphinx pinastri* L., vergr. (Semper 1857).

a Schuppenbildungszellen; b Längsstreifen des Schuppenchitins;
c Epiderm.

welche z. B. bei *Danaus plexippus* L. an bestimmten Stellen des Flügels stehen. In jede dieser Schuppen dringt, nachdem sich das Plasma der Bildungszelle zurückgezogen hat, ein Blutkörperchen ein, um durch seinen Zerfall unmittelbar den Farbstoff zu liefern. Die Kerne der Schuppenbildungszellen sollen sich am Ende ihres Lebens mehrmals amitotisch teilen (Mayer 1896). — Die Farben der Imago bilden sich erst in den beiden letzten Tagen der Puppenperiode aus (Schäffer, Bemmelen), doch finden sich lange vor diesem Zeitpunkte schon Farben auf den Flügelanlagen, welche von der definitiven Färbung sehr verschieden sind. Nach Bemmelen (gegen Schäffer) sind weder bei *Vanessa urticae* L. noch *V. cardui* L. die Flügel innerhalb der Puppenhaut rot, nehmen vielmehr diese Farbe erst sehr schnell an, wenn sie aus dieser herauspräpariert sind. Die Umfärbung kommt durch das Rotwerden zahlreicher Kügelchen in den Epidermzellen und Tracheenwandzellen zu-

stande. In jüngeren Entwicklungsphasen erscheinen die Kerne dieser Zellen rot, doch wurde nicht ermittelt, ob die später auftretenden Kügelchen aus dem Kerne stammen (van Bemmelen 1889). Vgl. Gräfin v. Linden!

Schuppenfarben.

Die Farbenwirkung der Schuppen kommt in verschiedener Weise zustande. Wir unterscheiden:

1. Pigmente, welche in den Schuppen liegen.
2. Optische Farben, die nicht durch Pigmente erzeugt werden.
3. Farben, die durch das Zusammenwirken von Pigmenten und optischen Farben entstehen.

1. An Pigmente gebunden treten alle Farben auf mit Ausnahme von Blau und Violett, welche, wie auch in der Mehrzahl der Fälle das Grün, immer als optische Farben erscheinen. Die Pigmente sind diffus oder körnig, d. h. das Chitin selbst ist gefärbt oder es sind ihm Farbkörner eingelagert. Die körnigen Pigmente kommen bei den Rhopalocera seltener zur Beobachtung. Die einzelne Schuppe pflegt nur wenig durch diffuse Pigmente gefärbt zu sein und erscheint oft (exkl. Pieriden) nur matt getönt; die satten Farben des Flügels kommen durch die dichte An- und Übereinanderlagerung seiner Schuppen zustande. Bei den Pieriden findet sich weißes und gelbes Pigment; die Schuppen erscheinen bei auffallendem Lichte milchweiß, bei durchfallendem matt schwefelgelb. Ihre Farbstoffe sind nach Urech Harnsäure und deren Derivate und liegen vorwiegend in den Skulpturen.

Körniges Pigment fand Baer unter den Tagfaltern nur bei den Pieriden, wo die Körnchen dicht gedrängt in der ganzen Chitinplatte liegen und der Einzelschuppe ihre satte Färbung verleihen. Die Skulpturen treten in diesen Schuppen häufig zurück. Körniges Pigment liegt dem Zitronengelb von *Gonepteryx rhamni* L., dem Schwefelgelb von *Delias egialea* Cram., dem Chromgelb von *D. belisama* (Aut.?), dem Rotgelb der *Anthocharis cardamines* L. usw. zugrunde.

Gegen Spulers Behauptung, daß Grün nicht auf Pigmentierung beruhe, sondern optische Farbe sei, weist Baer auf die grünen Pigmente mancher Tagfalter hin, welche allerdings nicht den Schuppen, sondern der Flügelhaut selbst angehören; im Bereiche dieser grünen Pigmentierung fehlen die Schuppen entweder und sind durch Haare ersetzt, oder sie sind farblos und durchsichtig (*Papilio antheus* Cram., *phorcas* Cram., *agamemnon* L.; *Colaenis dido* L., *Danais cleona* Cram.). Die gelbgrüne Färbung der Unterseite der Hinterflügel von *Anthocharis cardamines* L. ist nicht durch ein grünes Pigment veranlaßt, sondern durch eine Mischung kanariengelber mit graubraunen Schuppen.

2. Die optischen Farben. — Wo ein Farbenwechsel (Schiller) mit der Veränderung der Einfallsrichtung der Lichtstrahlen nicht stattfindet, wird die optische Farbe nicht durch die Schuppenskulptur bedingt. Dementsprechend fehlen oft die Skulpturen bei optischen Farben, und andererseits treten bei starker und auffallender Skulpturierung der Schuppen keine Interferenzerscheinungen auf (Scholz, Baer). Es handelt sich vielmehr um Farben „dünner Plättchen“ und „trüber Medien“, welche nach demselben Prinzip zu erklären wären, wie die Farben einer Seifenblase, die optischen Farben der Vogelfeder, verwitterter Gläser usw. Die verschiedenen Farben sind dabei von der Dicke der durchsichtigen Schicht abhängig. Bei weißen und silberfarbigen Schuppen kommen auch Luftschichten in Frage (Baer). Die

optischen Farben können durch die besonderen Verhältnisse nur einer Schuppe oder durch das Zusammenwirken zweier Schuppen zustande kommen; so sind beispielsweise die Bedingungen für die Blaufärbung eine dünne, durchsichtige Schicht über einer dunklen Farbstoffunterlage; diese beiden Schichten können entweder in einer Schuppe vorhanden sein (Lycaeniden), oder jede Schicht wird durch eine besondere Schuppe repräsentiert (Blau der Morphiden; Baer).

8. Eine Kombination von Pigment und optischen Farben ruft z. B. das Seidenblau von *Papilio ulysses* L. hervor: hier liegen über einer dichten Schicht durch rauchfarbige Pigmentkörner dunkelbraun gefärbter Schuppen in häufig lückenlosen Reihen rotgelb bis ziegelrot gefärbte Schuppen, deren Pigment in der Chitinplatte seinen Sitz hat und dem Blau des Flügels den Schimmer ins Grüne verleiht (Baer).

Die Schillerfarben, welche sich mit dem Einfallswinkel des Lichtes verändern, finden wir beispielsweise bei den *Apatura*- und *Hypolimnas*-Arten, bei welchen die schillernden Schuppen an ihren freien Enden nach oben umgebogen sind. Ihr Glanz kann deshalb nur unter der Voraussetzung wahrgenommen werden, daß sich die Lichtquelle und das Auge des Beobachters auf der Stielseite der Schuppen befinden. Übrigens wäre nach Walter die schillernde Schmetterlingsschuppe auch im durchgelassenen Lichte immer mehr oder minder gefärbt und zwar annähernd komplementär der Schillerfarbe selbst. Bei *Papilio polyctor* Bd. finden sich sogar bisweilen in derselben Schuppe zwei verschiedenen schillernde Farbstoffe: ein blauschillernder gelber und ein grünschillernder roter. Die Farbstoffe lägen diffus im Chitin (Walter 1895). Nach Biedermann (1904), auf dessen ausführliche Darstellung hier besonders verwiesen sei, steht der Luftgehalt der Schuppen in direkter Beziehung zur Intensität und Farbe des Schillers, indem durch Verdrängung der Luft resp. völlige Imbibition derartiger schillernder Gebilde beide Eigenschaften wesentliche Änderungen erleiden resp. ganz verschwinden. Das Rot resp. Grün der grünrot schillernden Schuppen von *Papilio buddha* Westw. und von *Urania rhipheus* Moore hat im wesentlichen nichts mit einer Körperfarbe zu tun; es handelt sich also bei ihnen nicht um ein rein optisches durch Interferenz bedingtes Phänomen (gegen Walter).

4. Herkunft der Farbstoffe. Aus der häufigen Übereinstimmung der Farbe der Exkrete vieler Lepidopteren mit dem vorwiegenden Farbenton ihrer Schuppen glaubt Urech (1890) schließen zu müssen, daß zwischen beiden Stoffen ein Zusammenhang bestehe (vgl. die Tabellen im Zool. Anz. Bd. 14, 1891, p. 408). Da das Chlorophyll unverändert wieder abgegeben wird (vgl. Gräfin Linden), werden nur farblose oder weiße chemische Verbindungen verdaut, und die in den Schuppen und *Vasa malpighii* erscheinenden Farbstoffe müssen analytische oder synthetische Umwandlungsstoffe der Nahrung sein. Schäffer hat nachgewiesen, daß die verschiedenen Farben des Schuppenpigments erst allmählich aus einem hellgefärbten Pigmentstoffe entstehen. Urech (1891) fand, daß bei *Vanessa urticae* L. und *io* L. anfangs alle Schuppen einfarbig sind; aus dem schwach rötlichen oder weißen Pigment entstehen in folgender Reihenfolge die definitiven Farben: zuerst in bestimmten Feldern gelb, etwas später in anderen Teilen Rot bis Rotbraun und zuletzt Schwarz. Wenn dem Harn und den Flügelschuppen dasselbe Chromogen zugrunde liegt, so differenziert es sich in den Endstationen in die hier auftretenden Farbstoffe, welche, im Harn gemischt und in Lösung, in den Schuppen fest und in bestimmter Weise verteilt sind.

Da das gleiche Chromogen auf seinen verschiedenen Wegen auch verschiedenen Einwirkungen ausgesetzt ist, kann es schließlich in verschiedene Farbstoffe differenziert sein, und es erklärt sich so, daß starke Abweichungen in der Färbung des Harns und der Schuppen vorkommen. Auf die phylogenetische Verwertung der Farbensuccession kann hier nicht eingegangen werden (vgl. auch Coste).

Hopkins hat bei den Pieriden einen gelben Farbstoff nachgewiesen, welcher von stark saurer Reaktion, in heißem Wasser löslich, dagegen in kaltem Wasser und den meisten organischen Lösungsmitteln unlöslich ist. Er ist ein Derivat der Harnsäure, gibt die Murexidreaktion und bildet mit Metallen Salze, mit Alkalien lösliche Verbindungen. Diese „lepidotic acid“ gleicht in ihren physikalischen Eigenschaften der Mycomelinsäure (gelbes Derivat der Harnsäure). Ein rotes Pigment derselben Pieriden ist nach Hopkins (1894) dem gelben nahe verwandt. Die weißen Schuppen der Pieriden enthalten Harnsäure als Farbstoff. — Ferner betrachtet Griffiths (1892) das grüne Pigment verschiedener Lepidopterenflügel als ein Derivat der Harnsäure (*acide lépidoptérique*).

Demgegenüber vertritt die Gräfin v. Linden die Ansicht, daß bei den Vanessen die Schuppenpigmente im Darm der Raupe vor der Verpuppung entstehen und als ein Umwandlungsprodukt der den Darminhalt der Larve bildenden Chlorophylllösung erscheinen. Sie erfüllen, wie vorher das gelöste Chlorophyll, die Darmepithelien, werden durch das Blut im Körper verbreitet (in körnigem Zustande als Einschlüsse der Blutzellen oder in Lösung) und gelangen in das Körperepithel, wo sie sich an bestimmten, für die Atmung des Insektes besonders wichtigen Stellen als rote Farben niederschlagen. Eine Verwandtschaft des roten Pigmentes mit der Harnsäure hält Gräfin v. Linden (gegen Hopkins und Griffiths) für ausgeschlossen. Der rote Farbstoff der Vanessen ist ein an Eiweiß gebundener Körper, welcher seiner chemischen Natur nach als ein Zwischenprodukt hydrolytischer Spaltung eines Proteïns zu betrachten wäre. Er erinnert an das Hämoglobin, ohne jedoch mit ihm identisch zu sein. Physiologisch ist der Farbstoff in erster Linie ein Sauerstoffträger, geeignet die Oxydationsvorgänge im Körper zu unterhalten; ferner nimmt er einen wichtigen Anteil an der Ernährung. „Den verschiedenen Färbungen der Insektenhaut, der Farbenpracht auf den Schmetterlingsflügeln, liegt nichts anderes zugrunde, wie die verschiedenen Oxydationsstufen eines Pigmentes, das selbst wieder aus den Farbstoffen der die Nahrung bildenden Pflanzenzellen der Raupe abzuleiten ist und vor seiner Ablagerung in den Schuppen eine wichtige physiologische Rolle im Stoffwechsel von Raupe und Puppe zu spielen hat“ (v. Linden 1903).

Schuppen anderer Insekten.

Die Lepidopteren sind nicht die einzigen Insekten, bei welchen Cuticularbildungen in Form von Schuppen entwickelt sind; vielmehr finden sich diese auch bei anderen Ordnungen, namentlich bei den Trichopteren und Coleopteren. Die Dermestiden, Curculioniden, Cerambyciden und Lamellicornia haben zum Teil eine die Färbung des Körpers wenigstens mitbedingende Beschuppung. Die Chitinschuppen sind bald oval, bald buchtig ausgeschnitten, gegabelt oder in mehrere Spitzen ausgezogen (Hemmerling 1908). Die Käferschuppen sind durchweg sinuslos und in der Regel ohne Processus. Asymmetrische, besonders Sensenform ist häufiger als bei den Lepidopteren; langovale Gestalt herrscht vor (Urech

1894). Manche Cerambyciden weisen zwei verschiedene Schuppenformen an den Elytren auf; die einen erscheinen dunkel und sind dadurch ausgezeichnet, daß sie stets in enger topographischer Beziehung zu einer Hautdrüse stehen, während die anderen diese Beziehung nicht erkennen lassen und weiß oder gelb gefärbt sind (Tower 1903).

An den Flügeln von *Blatta germanica* L. finden sich auf den Adern hauptsächlich am Vorderrande und an der Flügelspitze größere eingelenkte Haare (Endapparate von Hautsinnesorganen?) und über die ganze Flügelfläche zerstreut kleine Chitinstacheln. Die Perliden (*Perla virescens* Pict.) tragen auf den Adern

namentlich näher dem Vorderrande und am ganzen Flügelrande eingelenkte Chitinhaare und auf der ganzen Flügelfläche zahlreiche große Chitinstacheln. Bei den Trichopteren sind die „Haarschuppen“ nicht mehr auf Adern und Saum beschränkt, sondern über die ganze Flügelfläche verbreitet; immer sind die Stacheln in größerer Anzahl vorhanden, als die Haarschuppen (Spuler 1895). — Der Körper von *Lepisma* ist mit silberglänzenden, leicht ausfallenden Schuppen bedeckt.

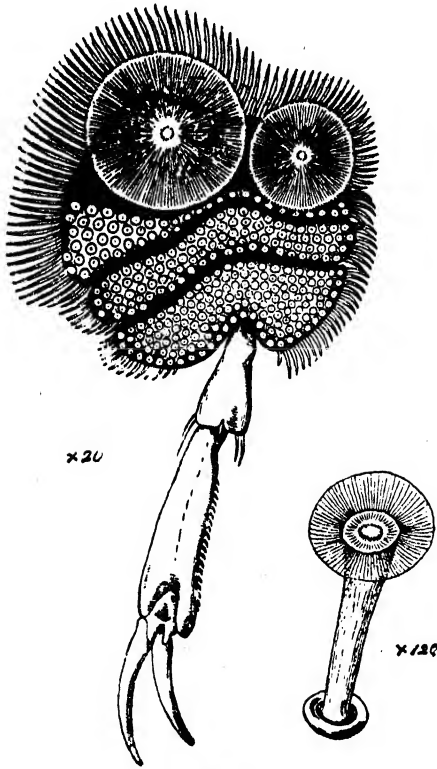


Fig. 2.

Vordertarsus eines *Dytiscus*-Männchens von unten gesehen, zeigt die großen und kleinen Haftnäpfe. Vergr. 20:1. Rechts ein Haftnäpfchen stärker (120:1) vergrößert. (Nach Miall aus Henneguy 1904.)

b. Hafthaare und Haftlappchen (Pelotten).

Die Haare nehmen in denjenigen Hautbezirken, an welchen sich das Bedürfnis nach festem Haften an fremden Körpern in hohem Grade geltend macht, besondere, diesem Bedürfnis angepasste Formen an und werden zu Hafthaaren der Tarsalsole, oder es kommt zur Ausbildung von Haftlappen (Dipteren, Hymenopteren, Hemipteren, Lepidopteren, Neuropteren, Orthopteren). Diese gestatten ihrem Besitzer, an senkrechten glatten

Flächen emporzusteigen, oder dienen sexuellen Zwecken, indem sie bei dem männlichen Tier in Form und Funktion eine hohe Stufe der Vollendung erreichen und ein für den Begattungsakt nötiges, festes Haften am weiblichen Körper möglich machen. Dies ist beispielsweise bei den Dytisciden der Fall, in deren großen Haftnäpfen der Vorderfüße man auf den ersten Blick die umgebildeten Haare nicht erkennt (Fig. 2). Diese Haftapparate der Dytisciden sind unzweifelhaft aus den entsprechenden Organen der Carabiden hervorgegangen (Simmernacher 1884), wie denn die sexuellen Hafthaare allem An-

scheine nach nur bei den Coleopteren vorkommen und als solche auf das männliche Geschlecht beschränkt bleiben, während sie in anderen Insektenordnungen beiden Geschlechtern eigen sind. Ferner kommen die sexuellen Haftorgane begreiflicherweise nur an den Tarsen des ersten oder der beiden vorderen Beinpaare vor, während sonst die Kletterapparate allen sechs Füßen eigen sind (Simmermacher).

Man kann an jedem der Haftnäpfe lockere und stützende feste Chitinbestandteile unterscheiden (Fig. 3). Die äußere Chitindecke des Tarsus teilt sich am Grunde des Haftnapfstieles in zwei Lamellen (bei *k*), deren innere sich stark verdickt und becherförmig in das Innere des Fußgliedes hinein fortsetzt (*bw*). Die Becherwand ist von großen Ka-

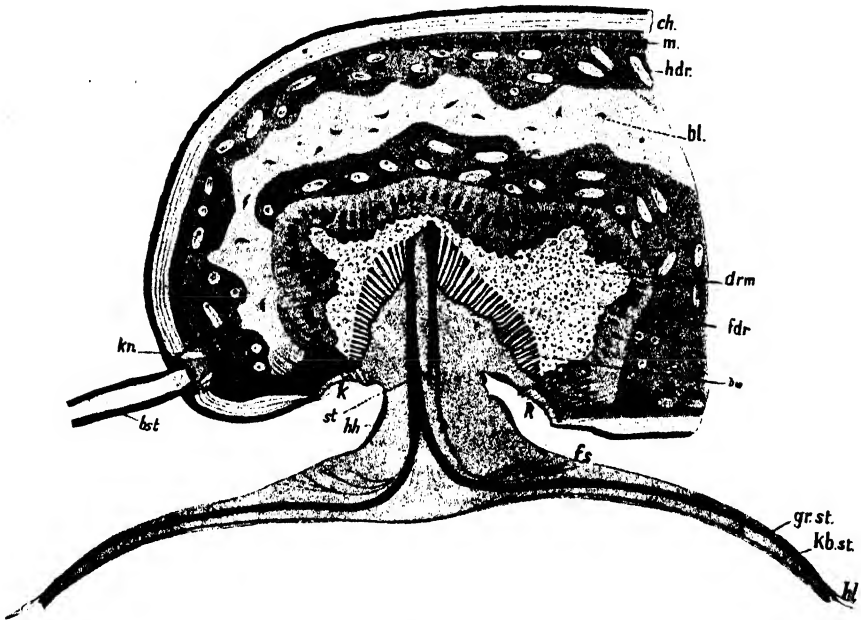


Fig. 3.

Längsschnitt durch einen Teil des erweiterten Fußgliedes mit dem großen Saugnapf von *Dytiscus marginalis* L., vergrößert. (Dahl 1885.)

ch Chitin der Haut; *m* Epiderm; *hdr* Hautdrüsen; *bl* Blutkörperchen; *bst* Haarborste; *kn* u. *k* Ausführungsgänge von Hautdrüsen; *fdr* Haftdrüse (? D.); *drm* Drüsensekret; *bw* becherförmige Einsenkung einer Schicht des Chitintegumentes; *hh* Saugnapfstiel, *st* Stäbe in dessen Innerem; *gr. st.* strahlenförmige Verlängerung der Stäbe; *kb. st.* feinere Strahlen; *fs* feine, feste Fasern; *hl* weiche Randfransen.

nälen quer durchsetzt, welche durch dünne, feste Wände getrennt bleiben und sich einerseits mit weiterer Mündung in den Innenraum des Fußgliedes öffnen, andererseits kleinere Öffnungen nach dem Innenraum des Bechers zu besitzen. Die äußere Lamelle des Chitins setzt sich (bei *k*) in eine dünne biegsame Gelenkhaut fort, welche an ihrer anderen Seite in die feste Außenwand des kurzen Haftnapfstieles übergeht. In der Mitte des Grundes entspringen in der Wand des Bechers mehrere kreisförmig gestellte Stäbe (*st*), welche die Mitte des Bechers senkrecht nach unten durchsetzen, indem sie in schwacher Spirale verlaufen. Vor dem Innenrande des tellerförmigen Haftnapfes weichen sie auseinander und biegen strahlenförmig nach außen um, bis sie die Peripherie des Bechers erreichen; dies geschieht unter mehrfacher Gabelung

(Fig. 4) zum Zwecke der Ausfüllung der peripheriewärts immer weiter werdenden Zwischenräume zwischen ihnen. Außerdem sind noch zahlreiche feine Stützfasern vorhanden. Alle festen Chitinteile liegen in einer lockeren, leicht und schnell färbbaren Chitinmasse. Der Außenrand des Tellers ist mit zarten Fransen besetzt. — Die Wirkung des Haftnapfes dürfte darauf beruhen, daß er unter Verdrängung des Wassers den Elytren des Weibchens fest aufgedrückt und dann in der Mitte etwas zurückgezogen wird. Der Haftnapf wirkt automatisch (vgl. Törne 1910).

Die kleineren Saugnapfe nehmen eine Mittelstellung zwischen den beschriebenen großen der *Dytisciden* und den einfacheren der *Carabiden* ein, aus welch' letzteren unzweifelhaft phylogenetisch der ganze mächtige Haftapparat der Schwimmraubkäfer hervorgegangen ist als eine spezielle Anpassung an die Verhältnisse im Wasser.

Zu diesen Haftorganen gehören Drüsen¹⁾, welche überall da auftreten, wo Hafthaare entwickelt sind, in besonders starker Ausbildung

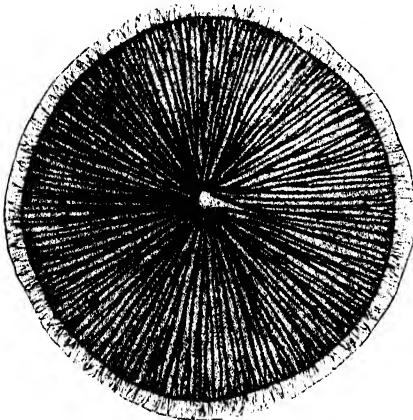


Fig. 4.

Saugscheibe von *Dytiscus marginalis* L. von unten gesehen. Vergr. 35:1. (Dahl 1885.)

aber wiederum bei *Dytiscus*. Sie kommen an der Ober- und Unterseite der erweiterten Tarsalglieder des Vorderfußes in so beträchtlicher Anzahl zur Entfaltung, daß sie die Deckzellen stellenweise fast verdrängen und zu großen Komplexen vereinigt sind. Jede Drüsenzelle enthält einen mittleren weiten Hauptkanal und zahlreiche feine, strahlenförmig in ihn einmündende Nebkanälchen; die Ausführungsgänge vereinigen sich zu Bündeln, laufen aber bis zu ihrer Mündung getrennt nebeneinander her. Sie öffnen sich namentlich in der Nähe der Hafthaare, am zahlreichsten in einem ringförmigen Felde, welches die großen Saugnapfe umgibt. Ihr

Sekret fettet die Haftnapfe äußerlich ein und macht sie unbenetzbar für das Wasser, ist aber für das Haften selbst ohne Bedeutung. „Das Wasser ersetzt“ hier „ein Drüsensekret, das auf dem Lande vielleicht notwendig wäre“ (Törne 1910).

Die Hafthaare sind übrigens auch bei vielen anderen Käfern entwickelt, wenngleich in verschiedenen Graden der Vollendung. Wo sie auftreten, findet man auch Haut- und Haftdrüsen, von welchen die ersteren frei an der Oberfläche münden, die letzteren dagegen in den Kanal der Hafthaare. Nach Dahl (1885) entstehen sie aus Bindegewebszellen (?! D.), welche dem Epiderm eingelagert sind; nur die

¹⁾ Nach Törne (1910) sind diese Drüsen in ganz ähnlicher Ausbildung nicht nur an den Füßen der Weibchen von *Dytiscus*, sondern auch unter der ganzen Körpercuticula massenhaft entwickelt und liefern ein öliges Sekret (Firnisdüsen), durch welches die Haut vor Benetzung vonseiten des Wassers geschützt wird. (Vgl. Analdrüsen von *Dytiscus*, deren Sekret dieselbe Bedeutung — wahrscheinlich nur für die hinteren Körperteile — haben soll.)

sexuellen Haftdrüsen sollen aus Deckzellen hervorgegangen sein (Dahl 1885). Die Hafthaare sind solide (Dahl gegen Graber und Dewitz); demgegenüber betont Dewitz (1884) ausdrücklich, daß (bei *Telephorus fascus* L., *Eupolus schoenherrii* Guér. [Rüsselkäfer]) die Haare von einem Kanal durchzogen seien, welcher sich an ihrer Spitze zum Austritt des Drüsensekretes öffnet, und daß die Chitinhaut der Sohle bei den Locustiden nicht von Stäbchen (Dahl) gebildet werde, sondern von Röhrchen.

Das zur mehrzelligen Drüse umgewandelte Epiderm liegt bei den Orthopteren über der Fußsohle, bei den Dipteren in zwei Haftläppchen, bei den Hymenopteren und Lepidopteren an der Sehne des Krallenbeugers im letzten Fußgliede, dem als Haftorgan ein zwischen den Krallen gelegenes Läppchen angehört. — Von großer Bedeutung ist die Fähigkeit, sich schnell an beliebig orientierten Flächen festzuheften, für springende Insekten (Cicadellinen). Auch *Forficula* und *Sialis* besitzen Hafthaare der Sohle, welche mit den von *Stylopyga* bekannten übereinstimmen. Die Drüsen sind hier stets umgewandelte Hautzellen, wie übrigens auch bei allen anderen Orthopteren.

Über die eigentliche Wirkung dieser Haftorgane, d. h. hinsichtlich der Frage nach dem Zustandekommen der Adhäsionswirkung gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Dahl meint, daß bei dem Haften das Prinzip des Anlegens einer zarten Haut (des weichhäutigen zarten Endes der Hafthaare) mit geringer Befeuchtung an die Kriechfläche in Anwendung komme. Als erwiesen kann wohl betrachtet werden, daß dem Luftdruck hierbei keine Rolle zufällt, weil Insekten unter der Luftpumpe bei sehr starker Luftverdünnung noch an Glas zu klettern vermögen (Blackwall, Dahl, Dewitz gegen Simmermacher).

4. Farben der Haut¹⁾.

Die Farbe der Haut kann in sehr verschiedener Weise entstehen: durch Pigmente wechselnder Natur, durch die Struktur des Chitins, durch Kombinationen beider oder auch durch Überzüge, wie beispielsweise das schöne Blau mancher Odonatenmännchen, welches durch einen Wachsreif hervorgerufen wird; ferner die weißlichen Flecke auf den Elytren von *Cetonia*, verursacht durch starre, leicht zerbrechliche z. T. gegabelte Stäbchen oder Fäden; auch die Färbung der *Lixus*-Arten durch den sie ganz bedeckenden Staub (Leydig), welcher aller Wahrscheinlichkeit nach ein Produkt des Tieres selbst ist, ohne daß es bisher gelungen wäre, seinen Ursprung nachzuweisen. Der für die Libellenmännchen erwähnte Reif kommt übrigens auch sonst noch häufig bei den Insekten vor (Puppen der Parnassier, von *Catocala*-Arten, der *Mania maura* L. u. a.; ferner bei der Raupe von *Hesperia uraniae* Sepp und *pyrophorus* Sepp, *Attacus atlas* L., *Catocala*-Arten u. a.).

Die Farbstoffe können entweder im Chitin oder in dessen Matrixschicht liegen. In anderen Fällen erscheint der verschieden gefärbte Fettkörper oder der Darminhalt durch die ganz oder teilweise ungefärbte Haut hindurch. Ersteres trifft z. B. für die hochroten Jugendformen fast aller *Phloeothrips*-Arten zu, bei welchen der Fettkörper (und das Epiderm) rot gefärbt sind (Jordan 1888). Bei den in Pflanzen oder sonst der Einwirkung des Lichtes entzogen lebenden Larven herrscht

¹⁾ Vergl. die Farben der Schuppen!

eine blasse, weißliche oder gelbliche Färbung vor, welche auf dem Durchscheinen des Fettkörpers durch die farblose Haut beruht.

Die Farben der Larven, Puppen und Imagines pflegen in hohem Grade verschieden und voneinander unabhängig zu sein, und sehr häufig (z. B. Lepidoptera) wechselt bei der Larve die Färbung mit der Häutung sehr auffallend. Daß eine Veränderung der Farben durch verschiedene Einflüsse (Temperatur, Belichtung, Feuchtigkeit usw.) herbeigeführt werden kann, ist durch eine große Anzahl von Experimenten sicher gestellt worden. — Der Einfluß der Nahrung auf die Färbung wird neuerdings bestritten.

Hagen (1882) unterscheidet die nicht optischen Farben in dermale und hypodermale. Die dermalen Farben verändern sich nach dem Tode nicht, die hypodermalen jedoch in der Regel. Die dermalen Farben (rot, braun, schwarz, blau, grün, bronze-, kupfer-, gold- und silberglänzende Farben) rühren von Pigmenten her, welche in der Cuticula abgelagert sind. Nach Hagen's Auffassung entstehen an Stellen regen Stoffwechsels (Ansatzstellen von Muskeln) dunkle Zeichnungen. Es ist übrigens bekannt, daß sehr allgemein hartes Chitin dunkler erscheint, als weiches.

Nach Tower (1903) kommt für die Färbung der Insekten in erster Linie die Cuticula in Frage. Bei 75 % aller Insekten unter Ausschluß der Lepidopteren ist das Chitin Träger der Farbe (gelb, braun, schwarz) und hat auch sonst Einfluß auf deren Entstehung (irisierende und metallische Farben), während eine Färbung des Epiderms nur bei einigen Familien und hauptsächlich bei den Larven vorkommt. Als wahrscheinlich einzige echte physikalische Farbe betrachtet er das Weiß, welches auf Reflexion beruhend vorwiegend bei den Imagines eine Rolle spielt, bei den Larven aber durch den Fettkörper bedingt zu sein pflegt. Die Färbung des Epiderms kommt entweder durch Pigmentkörner zustande, welche in den Zellen selbst liegen, oder durch Derivate des Chloro- und Xanthophylls, welche ebenfalls in oder auch zwischen den Zellen gelegen sind.

Die schillernden metallischen Farben der schuppenlosen Käfer und anderer Insekten beruhen auf Interferenzerscheinungen nach dem Prinzip dünner Blättchen. Am eindeutigsten sind solche Fälle, in welchen sich wie bei jungen Cetonien das schillernde, noch farblose Oberflächenhäutchen isolieren läßt oder wo überhaupt nur die metallisch schillernde Schicht vorhanden ist (Flügel von *Chrysopa*, der meisten Odonaten). „In solchen Fällen kann man mit absoluter Bestimmtheit behaupten, daß die oft den schönsten Käferfarben an Glanz und Sättigung kaum nachstehenden Schillerfarben ausschließlich als Farben dünner (Chitin-) Blättchen aufzufassen sind.“ Die Schillerfarben der Libellenflügel lassen deutlich erkennen, daß ihr diffuses bis braunes Pigment für das Zustandekommen der Farbenerscheinung an sich ohne jede Bedeutung ist, jedoch wohl deren Sichtbarwerden wesentlich begünstigt, indem es als dunkler Grund fungiert und z. T. auch den Farbenton modifiziert. — Bei den Käfern spielen indessen die unter der äußersten Cuticularschicht befindliche sogenannte „Stäbchenschicht“ sowie gelbe und rötliche Pigmente der tieferen Chitinschichten für die Farbe des ganzen Chitinpanzers eine bedeutende Rolle. Bei *Smaragdithes* erscheint die möglichst vom optischen Einfluß des gelben Pigmentes befreite Stäbchenschicht auf dunklem Grunde himmelblau (in durchfallendem Lichte schwach gelblich). „Das normale Grün resultiert nur aus der Überlagerung dieses

optischen Blau über Pigmentgelb, welches teils in der Stäbchenschicht selbst, teils in tieferen Schichten gelegen ist." Das Blau der Stäbchenschicht ist wohl als „Farbe trüber Medien" aufzufassen (Biedermann 1904).

Interessant ist das von Becquerel und Brongniart konstatierte Vorkommen von Chlorophyll als Hautfarbstoff bei den phytophagen Phyllien (Phasmidae). Bei *Phyllium crurifolium* Serville liegt unter der Cuticula eine grüne, reich mit Tracheen versorgte Schicht. Das Epiderm besteht aus großen abgerundeten Zellen, die von Bindegewebe umlagert sind, in welchem sich eine große Anzahl kleiner ovoider amorpher grüner Körnchen vorfindet. Das Spektrum dieses grünen Farbstoffes weicht nur unmerklich von dem Chlorophyllspektrum verschiedener Pflanzen ab, und die französischen Autoren kommen zu dem Schluß, daß es sich in dem Pigment der Phyllien um Blattgrün handle.

Villard (1903) untersuchte den grünen Farbstoff von *Oedipoda parapleura* Serv. und stellte ebenfalls seine spektroskopische Übereinstimmung mit dem Chlorophyll fest, während *Locusta viridissima* L. als grünes karnivores Insekt diesen Farbstoff nicht enthält; indessen spielt das Chlorophyll auch bei der Färbung mancher phytophager Insekten keine vorwiegende Rolle, sondern findet sich nur neben dem grünen Pigment; denn die beiden genannten Orthopteren zeigen im übrigen die gleiche Reaktion ihres Farbstoffes, obwohl das eine Chlorophyll besitzt, das andere nicht.

Sehr interessante Mitteilungen über die Farbenanpassung der wüstenbewohnenden Orthopteren macht Vosseler (1901, 1902), welche hier wenigstens z. T. Erwähnung finden sollen. „Bei der Ausgestaltung der mimetischen Färbung wirken Grundfarben und Elemente der Zeichnung zusammen. Gewöhnlich ist die Schutzfärbung nicht allgemein gehalten, sondern ganz speziell nach der nächsten Umgebung abgestimmt, so daß unter Umständen kein Individuum dem anderen gleicht. — Exemplare einer Art, wenige Schritte voneinander entfernt, können vom fahlsten Gelb bis zum dunklen Braun oder Schwarz, matt kupferrot oder brennend ziegelrot gefärbt sein (*Helioscirtus capsitanus* Bonn., *Sphingonotus balteatus* Serv.)." Die Acridiiden hatten sich nach eng umgrenzten Flächen ihres Wohngebietes gefärbt und kehrten, auf ihrer Färbung nicht entsprechenden Boden verjagt, stets möglichst schnell an die Stellen zurück, welchen sie angepaßt waren. „Bei den eben angeführten Exemplaren ist nicht nur die Färbung, sondern auch die Zeichnung wiedergegeben. Sie stellen die denkbar vollkommensten Farbenphotographien dar." — Die Tiere vermögen nur während der Häutung ihre Farbe zu wechseln, und die Fähigkeit hierzu setzt „eine physiologische Prädisposition des Ektoderms voraus, unter dem Einfluß der von außen wirkenden Farbstrahlen homochrome Pigmente zu erzeugen und zwar nicht nur in allgemeinen Zügen, sondern auch innerhalb der Grundtöne noch feinste Abschattierungen und Strukturverschiedenheiten zum Ausdruck zu bringen." Erst wenn nach der Häutung die Anpassungsfarben fertiggestellt sind, entwickeln sich die Prunkfarben der nicht exponierten Körperteile. Damit, „daß während der Häutungen das Pigment größtenteils von der Hautoberfläche zurückgezogen, vielleicht auch nur chemisch reduziert werden kann, ist eine der Bedingungen für das Zustandekommen einer wiederholten individuellen Anpassung gegeben. Diese ist nötig, da die Tiere ab und zu in Gebiete anderer Färbung geraten, auch deshalb, weil die Flugorgane (Elytren) bei der

letzten Häutung mit angepaßt werden müssen." — Bei der Erklärung des Zustandekommens der Färbung hat man einmal mit einer besonderen Empfindlichkeit der Haut für die verschiedensten Farbtöne zu rechnen (wobei entweder die Sehorgane mitwirken oder allein maßgebend sein können, oder die Haut unmittelbar zu Farbkopien befähigt ist) und ferner zu berücksichtigen, ob sich selbständig bewegende Chromatophoren oder die Epidermzellen Träger des Farbstoffes während der Ausfärbung sind. „Noch schwieriger zu verstehen ist es, wie ferner die Struktur des Bodens den Körper plastisch beeinflussen kann" (Vosseler). Im übrigen sei auf das Kapitel über mimetische Anpassung verwiesen.

B. Hautdrüsen.

Die Hautdrüsen kommen bei den Insekten in weiter Verbreitung und sehr mannigfacher Ausbildung vor und erfüllen recht verschiedene, z. T. noch nicht genügend erkannte Aufgaben. Von einer Darstellung im allgemeinen sehen wir im Interesse der Raumerparnis ab und bringen die Drüsen unter folgende Abteilungen:

1. Stinkdrüsen.

Unter den Orthopteren kommen den Phasmiden, Blattiden und Acridiiden Stinkdrüsen zu. Bei den Blattiden (*Stylopyga orientalis* L.) handelt es sich um Hauttaschen des 6. Tergits, welche starre verzweigte

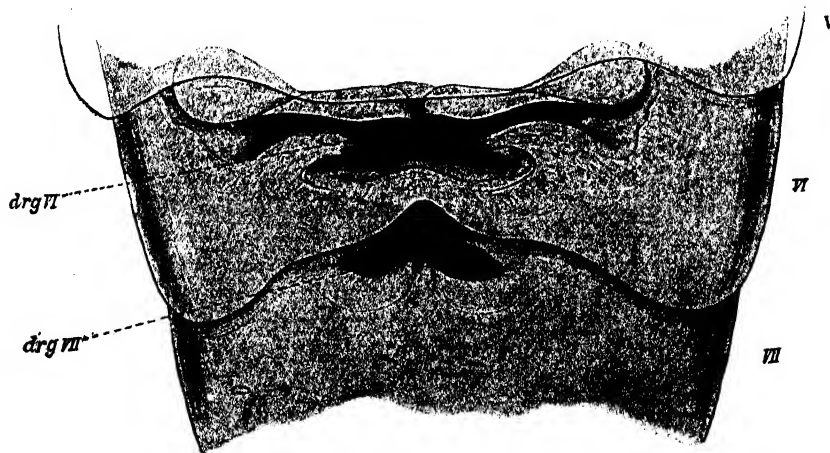


Fig. 5.

Oberflächenbild des 6. und 7. Abdominalsegmentes von *Phyllodromia germanica* L.
Vergr. 50:1. (Oettinger 1906.)

drg VI Drüsengrube des 6. Segmentes; drg VII Drüsengrube des 7. Segmentes.

Borsten tragen und eine mehrschichtige drüsige Matrix besitzen (Minchin 1888). Sie münden zwischen dem 5. und 6. Abdominaltergite aus, treten infolge von Blutdruck nach außen vor und strömen dann den bekannten Gestank der Schaben aus; ihre Zurückziehung erfolgt durch

Muskeln. Diese Organe treten hier nicht nur bei beiden Geschlechtern, sondern schon bei den ersten Jugendformen auf (Haase 1889). Ferner sind anale Stinkdrüsen sowie sternale Drüsen entwickelt (vgl. letztere unter Hautdrüsen verschiedener Natur). — Bei der indischen Gattung *Corydia* sind seitlich an den ersten beiden Abdominalsegmenten Drüsen-säcke entwickelt (Gerstäcker 1861), welche Haase (1889) für Stinkdrüsen erklärt (gegen Oudemans, der sie als Blutkiemen anspricht). — Das Männchen von *Aphlebia bivittata* Brullé besitzt in einer Rückengrube des 7. Abdominalsegmentes hufeisenförmig angeordnete lappige Drüsenorgane, welche unverzweigte Chitinhaare tragen (Krauß 1890). Der Stinkapparat von *Phyllodromia germanica* L. tritt nur bei dem geschlechtsreifen Männchen auf.

Das 6. Segment trägt eine quergestellte spaltförmige Grube, das 7. Segment jederseits der Medianlinie eine ovale, scharf umrandete Öffnung (Fig. 5), an welche sich nach innen die Drüsen anschließen. Ihre Wand besteht aus zwei Zellschichten: abgeplatteten chitinogenen Zellen und nach innen von diesen dicht aneinandergedrängten Drüsenzellen.

Der Ausführungsgang jeder der großen, in der Richtung ihrer Hauptachse stark gestreckten Drüsenzellen (Fig. 6) ist eingroßenteils intracelluläres, von Chitin ausgekleidetes Lumen, welches die Cuticula durchsetzt. Die aus diesen Kanälchen austretenden Sekretkügelchen sammeln sich in den Taschen an und

bilden hier eine homogene Masse, welche nicht unangenehm riecht. Die Drüsen sind nach Haase bei *Phyllodromia germanica* L. wohl nicht in demselben Sinne zu deuten, wie bei *Stylopyga orientalis* L., sondern als Duftorgane anzusehen (vgl. diese!). Oettinger 1906.

Nach Vosseler (1901, 02) besitzen die beiden nordafrikanischen Arten *Oedaleus nigrofasciatus* (de Geer) und *senegalensis* (Krauß) in beiden Geschlechtern und sowohl in der Jugend als auch im erwachsenen Zustande unter dem Pronotum einen Stinkapparat „in Form einer großen herzförmigen, dorsoventral komprimierten Blase, deren Ausmündung in Form einer langen Querspalte auf der Zwischenhaut von Pro- und Mesonotum, nahe am Vorderrande des letzteren, liegt. Die Innenwand dieser nach vorn breiter werdenden Blase besteht aus zartem, reich gefälteltem Chitin, auf dem die Drüsenzellen einzeln oder in Gruppen

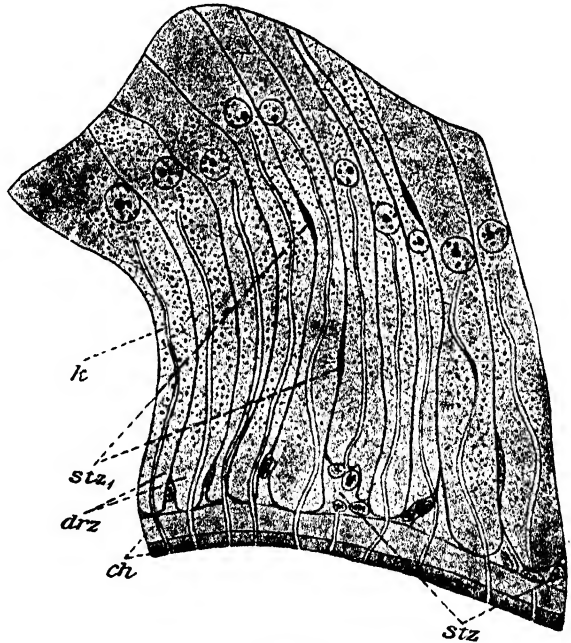


Fig. 6.

Teil einer Taschenwand von *Blatta germanica* L.
Vergr. 600:1. (Oettinger 1906.)

ch Chitin; stz Stützcellen; stz 1 eingesenkte Stützcellen; drz Drüsenzellen; k Kanälchen der Drüsenzellen.

zwischen einfachen (Hypodermis-)Zellen liegen." Der chitinöse Ausführungsgang der Drüsenzellen ist lang, dünn und in der Zelle aufgerollt; er mündet durch einen engen Porus in das Lumen der Stinkblase. Das Sekret ist eine klare, stark lichtbrechende Flüssigkeit mit intensiv carabidenähnlichem Geruch; es tritt tropfenweise unter dem bei der Abwehr erhobenen Pronotumfortsatz hervor und kann wieder eingesogen werden.

Am Prothorax von *Anisomorpha buprestoides* Stoll (Phasmidae) ist ein Paar von Stinkdrüsen entwickelt, welche ein milchiges Sekret von scharfem Geruch produzieren; es kann ziemlich weit ausgespritzt und soll nach seinem Austritt sofort dampfförmig werden (Maynard 1889).

Bei den Forficuliden finden sich Drüsen, deren Sekret einen an ein Gemisch von Karbolsäure und Kreosot erinnernden Geruch besitzt. Am dritten und vierten Abdominalsegment liegt im Bereich der vier Plicae laterales am hinteren Rande der Segmente je eine kleine Öffnung,

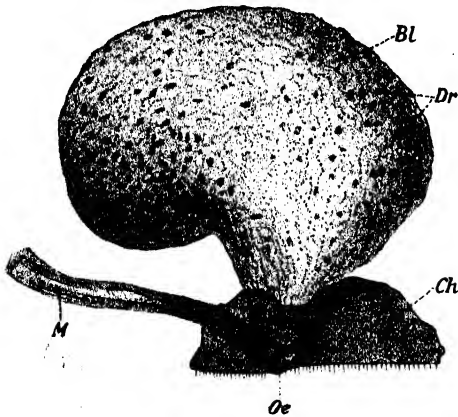


Fig. 7.

Linke Stinkblase von *Forficula auricularia* L. nach Entfernung der Körperdecke von oben gesehen. Vergr. 43:1. (Vosseler 1890.)

Bl Blase; Dr Drüsen; M Schließmuskel; Ch Chitin der Körperdecke; Oe Blasenöffnung.

welche in die unter den Seitenfalten gelegenen Stinkblasen führt (Fig. 7), deren also im ganzen vier entwickelt sind. In der Stinkblase findet man das Sekret in Gestalt einer Emulsion von gelblicher oder bräunlicher Farbe, welche zur Abwehr von Feinden durch Muskeldruck 5—10 cm weit ausgespritzt werden kann. Die Blase ist als Einstülpung der Haut mit Chitin ausgekleidet. Ihr Epiderm besteht aus kleinen, polygonalen Zellen, zwischen welchen große Drüsenzellen zerstreut liegen, die das stinkende Sekret herstellen und durch einen chitinösen, größtenteils intracytär verlaufenden, gewundenen Kanal in die Blase austreten lassen. Weder an der

Drüse noch am Epiderm der Blase konnten Nerven nachgewiesen werden, während spärliche, wenig verzweigte Tracheen an das Organ herantreten. Dagegen werden die Muskeln, die das Sekret austreiben, reichlich von Nervenstämmchen versorgt. — Den Jugendformen fehlen diese Stinkblasen, doch besitzen sie nach Meinert (1863) an den Wurzeln der Zangenarme Stinkblasen, welche nur ihnen eigen sind. — Übrigens sind die einzelligen Stinkdrüsen keineswegs nur auf die Blasen beschränkt, sondern liegen auch am 3. und 4. Segment unter der Haut des Mittelrückens und ergießen ihr Sekret direkt nach außen. Vosseler hält es für möglich, daß dieses Sekret nicht nur zur Verteidigung dient, „sondern nebenher die für das Tier beim Schlüpfen und bei Nässe sehr wichtige fettige Beschaffenheit der Körperoberfläche verursacht.“ (J. Vosseler, 1890.)

Die Hemipteren besitzen ventrale thorakale (Imagines) und dorsale abdominale (Jugendformen) Stinkdrüsen. Künckel d'Herculais (1886) hat die letzteren zuerst gefunden; sie wurden von P. Mayer

(1874) als accessorische Drüsen, von Verhoeff (1893) als Dorsaldrüsen bezeichnet. Gulde (1902) hat sie bei Arten aus verschiedenen Familien untersucht und berichtet über sie folgendes:

„Schon bei flüchtiger Betrachtung der Rückenfläche des Abdomens zeigen sich mannigfaltige Bildungen in der Cuticula, welche die Lage der Dorsaldrüsen verraten,“ namentlich bei den größeren, bunt gefärbten Arten. Die Pentatomiden zeigen „einzelne schildförmige Vorwölbungen an den Hinterrändern der vorderen Dorsalplatte, unter denen an beiden Seiten des Schildes die hellgefärbten, meist schwarz umrandeten Ausgangsöffnungen oder Pori der Dorsaldrüsen liegen. Bei den Cydnidae, Sciridae und den *Eurydema*-Arten sind es schwarze, metallisch schimmernde Zeichnungen, die sich lebhaft von den gelb oder weißgefärbten Tergiten abheben. — *Pyrrhocoris* zeigt die Pori als drei schwarze Pünktchen auf der einfach roten Dorsalfläche des Abdomens“. — Die Poren sind teils rund, teils nierenförmig, besitzen im allgemeinen die Gestalt eines feinen Spaltes und liegen rechts und links symmetrisch zu der Medianlinie. Die beiden Poren sind entweder durch eine mehr oder minder breite Chitinbrücke voneinander getrennt oder es entsteht durch ihre Verschmelzung miteinander ein ziemlich großer unpaarer Spalt, der jedoch in der Regel zu einer kaum noch erkennbaren Punktöffnung verengt ist. Bei einigen Arten (*Cimex lectularius* L.) stehen die Poren auf kleinen Erhöhungen, bei *Syromastes* überdeckt sie ein kurzes Schildchen mit zwei langen retroversen Dornen. Bei älteren Individuen werden die Pori infolge ihrer Lage am Vorderende der zugehörigen Dorsalplatte von den übergreifenden Tergiten der vorausgehenden Abdominalsegmente bedeckt.

Die Drüsenblasen bilden kleine Säckchen von runder, länglich rechteckiger oder trapezförmiger Gestalt, die bei Pentatomiden, *Syromastes* und *Pyrrhocoris* schon mit bloßem Auge sichtbar, bei vielen Arten (Tingitiden, Saldiden, Cimiciden) aber sehr klein sind. Ihr blindes Ende ist dem Thorax zugewendet, ihr offenes Ende analwärts gerichtet (Fig. 8). Die Anzahl der Drüsen ist verschieden. Die Cydnidae (soweit sie untersucht wurden) haben drei unpaare Drüsen mit paarigen Poren, deren je eine dem Vorderrande der 4., 5. und 6. Dorsalplatte angehört. Ebenfalls drei Drüsen sind bei den Scutelleridae und Pentatomidae entwickelt; am Vorderrande der 4. Dorsalplatte bildet sich jedoch nicht eine einzelne unpaare Drüse, welche beide Poren umfaßt, sondern jeder Porus besitzt seine eigene Drüse. Es sind also hier, wie bei denjenigen Scutelleriden, deren vordere Poren weit auseinander gerückt sind, paarige Drüsen vorhanden, deren jede die ungefähre Gestalt eines Füllhorns hat. — Drei unpaare Drüsen besitzen ferner die Aradidae, Reduviidae, Nabidae, Cimicidae. Den Phymatiden und Coreiden fehlt

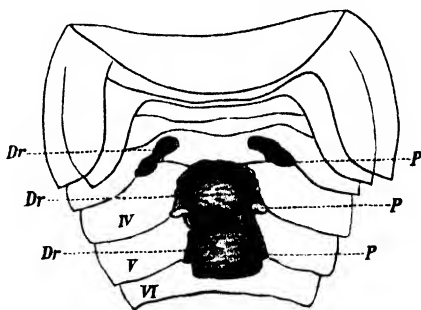


Fig. 8.

Rückenfläche des Abdomens von *Elasmotethus interstinctus* Reut. von der Ventralseite mit der vorderen paarigen und den beiden hinteren Drüsen. Vergr. 10:1. (Gulde 1902.)

Dr Drüsen; P deren Mündungen; IV, V, VI viertes bis sechstes Abdominalsegment.

an der vierten Dorsalplatte die Drüse, und sie besitzen nur zwei unpaare Stinkorgane an der 5. und 6. Dorsalplatte. Bei den Berytiden, welchen ebenfalls die vordere Drüse fehlt, sind die beiden anderen bedeutend in die Länge gezogen. Die Lygaeiden haben z. T. nur zwei (*Lygaeus*), z. T. alle drei unpaaren Drüsen, die bei den Pyrrhocoriden stark entwickelt sind. Den Tingididen fehlt die hintere Drüse vollständig, bei den Saldiden und Capsiden ist nur die vordere vorhanden, während die Hydrometriden ebenso wenig wie die Hydrocores Dorsaldrüsen besitzen.

Histiologisch wurden vornehmlich die Drüsen von *Pyrrhocoris apterus* L. untersucht. Sie sind untereinander übereinstimmend gebaute Einstülpungen der Haut und bestehen aus der von platten Zellen gebildeten „Membrana propria“, einer Lage sekretorischer Zellen und der chitinösen Intima. Letztere ist besonders im Ausführungsgang stark und zierlich gefältelt; sie bildet den „beutelartigen Sekret-

behälter, in welchen eine Anzahl mehr oder weniger gewundener Schläuche, die Ausführungsgänge der Sekretionszellen, einmünden. An den intrazellulär gelegenen Anfangsteilen dieser Schläuche befindet sich ein kleines Bläschen, dem außerdem, wie schon P. Mayer (1874) richtig beobachtet hat, ein zweites, winziges Bläschen aufsitzt.“ Die Drüsenzellen bilden ein Zylinderepithel, enthalten große Kerne und in ihrem Basalteil die doppelten Bläschen „als Wurzeln des die Zelle in vielen Windungen durchziehenden Chitinsröhrchens, welches das auszuführende Sekret durch die Intima in das Drüsenumen leitet“ (Fig. 9).

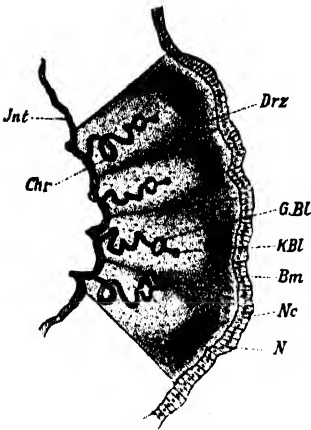


Fig. 9.

Ein Teil der Drüsenwand (mittlere Drüse) von *Pyrrhocoris apterus* L., stark vergrößert. (Gulde 1902.)

Int. Intima; Chr Chitinsröhrchen; N Kern; Nc Nucleolus; Bm Basalmembran; KBl kleines Bläschen; G. Bl großes Bläschen; Drz Drüsenzelle.

Die genauere Untersuchung lehrt, „daß die beiden Pori eigentlich nicht voneinander getrennt sind, daß, im strengsten Sinne genommen, von zwei getrennten Pori gar nicht die Rede sein kann. Die Mündung der Drüse ist vielmehr ein einziger unpaarer Spalt, welcher in seiner Mitte durch eine von seinem Vorderrande zum Hinterrande reichende und über denselben greifende, schmalere oder breitere Chitinzunge überbrückt wird, wodurch die Bildung zweier scheinbar getrennter Pori entsteht“. Der Verschlussmechanismus beruht auf Elastizität der chitinösen Lippenränder und der gemeinsamen Chitinumwallung sowie auf besonderen Strukturverhältnissen (Näheres siehe i. d. Mitteilungen von Gulde). Zum Öffnen des Verschlusses sind besondere Muskeln vorhanden.

„Das Sekret der Drüsen ist eine helle und klare Flüssigkeit, in welcher stark lichtbrechende Öltröpfchen herumschwimmen, die beim Verdunsten den bekannten widrigen, an Fettsäure erinnernden Geruch hervorbringen. Nach den Untersuchungen Künckel's stimmt das Sekret der Dorsaldrüse mit dem der Thorakaldrüse der Imagines überein. Es ist eine stark sauer reagierende Flüssigkeit, die zartes Lackmuspapier leicht rötet.“ Nach Carius enthält das Sekret von *Raphigaster nebulosa* Poda eine der Ölsäure ähnliche Substanz, die „Cimicinsäure“

($C_{15}H_{28}O_2$). Der Geruch des Drüsenproduktes ist nicht immer für menschliche Nasen unangenehm. Manche Arten riechen gar nicht (Nabiden, Saldiden, Capsiden), andere duften angenehm (*Brothrostethus annulipes* Costa, *Therapha hyoscyami* L., *Piezostethus cursitans* Fall.). Beide Drüsenarten werden als Wehrdrüsen aufgefaßt, schützen aber die Wanzen nicht vor jedem Feind (Gulde 1902).

Die ventralen thorakalen Stinkdrüsen der Imagines wurden zuerst von Leon Dufour beschrieben. Landois' (1868) z. T. irrtümliche Angaben wurden von Künckel (1886) berichtigt. — Die Drüse setzt sich aus zwei gestreckten, lappigen Säckchen von gleicher Länge zusammen, welche symmetrisch zwischen der Insertion der Hinterbeine liegen. Jedes Säckchen öffnet sich mit eigenem Porus in eine trapezoide Tasche, welche die sternale Metathoraxregion einnimmt. Die Basis der Tasche ist zweilappig und zeigt jederseits der Medianlinie hinten zwei Gruppen kleiner Drüsenblindsäcke; sie mündet nach außen durch zwei Öffnungen, welche in einer Vertiefung an den Seiten des Metasternums auf gleicher Höhe mit der Insertion des dritten Beinpaars liegen (Künckel 1886). Die Drüsenzellen sind birnförmig, ihr verschmälertes offenes Ende ist dem gemeinsamen Hohlraum zugewendet, in welchen das abgesonderte stinkende flüchtige Öl hineinfließt. Die Taschen dienen dem Sekret als Speicherraum und sind zartwandig und expansionsfähig. Der Drüsenapparat soll reich innerviert sein. Besondere Muskeln, welche das Sekret austreiben, fehlen. Das Sekret schwimmt und bildet auf Wasser kleine Fettaggen, ist in Alkohol löslich und greift beim Verdunsten die Konjunktiva der Augen stark an (Landois 1868).

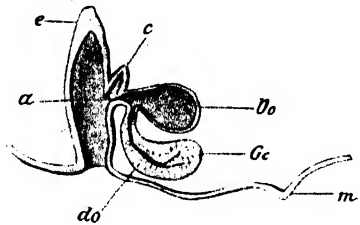


Fig. 10.

Teil eines Querschnittes durch den Thorax eines erwachsenen Tieres von *Pyrrhocoris apterus* L. dicht oberhalb des 3. Beinpaars. Schematisch. Vergr. 50 : 1. (P. Mayer 1874.)

m Mediane des Körpers; e entothoracisches Horn; c Verschlussconus; v Reservoir; gc Drüse; do zweiteiliger Ölgang; a Öffnung des Reservoirs in das Horn.

Bei *Pyrrhocoris apterus* L. ist der Stinkapparat komplizierter gebaut als bei der Bettwanze und besteht aus der Drüse, dem Reservoir und dem Ausführungsgang mit Schließkegel und Öffnungsmuskel (Fig. 10). Die Drüse erscheint bohnenförmig und besitzt Tunica propria, sezernierendes Zylinderepithel und Intima, die den Kanal für das Sekret umgibt. In jede Zelle ragt ein flaschenförmiges Röhrchen von der Intima aus hinein. Das Reservoir ist eine kuglige Blase, deren ausgezogener Hals den Ölgang der Drüse aufnimmt und an ihrer Ausmündung den Schließkegel trägt, welcher in seiner Ruhelage den Austritt des Sekretes nicht gestattet, aber von den Fasern eines kräftigen Muskels umfaßt wird, der sich beinahe quer durch den Thorax ausspannt und sich an die äußere Haut ansetzt; er bewirkt die Öffnung des Reservoirs.

Daß die dorsalen Stinkdrüsen nur bei den Jugendformen entwickelt sind und mit der Häutung zur Imago verschwinden, um durch die definitiven ventralen Drüsen ersetzt zu werden, ist mit dem Fehlen der Flügel in der Jugend und deren späterem Vorhandensein in Zusammenhang zu bringen. Die Flügel würden die dorsalen Stinkdrüsen bedecken und in ihrer Funktion sehr beeinträchtigen.

Unter den Neuropteren sind bei der Imago von *Chrysopa* Stinkdrüsen entwickelt, deren Sekret einen unerträglichen Gestank verbreitet. Sie wurden erst neuerdings von McDunnough (1909) als zwei im Vorderteil des Prothorax gelegene, gesondert und ziemlich ventral dicht hinter dem Vorderrande mündende, lange, sehr unregelmäßig ausgebuchtete Schläuche beschrieben, deren kleine acinusartige Ausstülpungen besonders reichlich mit Drüsenzellen ausgestattet sind. Der Hals (Ausführungsgang) der Drüsenblase besitzt Zylinderepithel und einen Schließmuskel. Zwischen einer unzusammenhängenden Schicht kleiner platter Zellen liegen in der Drüse ebenfalls keine zusammenhängende Schicht bildende, umfangreiche Drüsenzellen in großer Anzahl. Der chitinöse intracelluläre Ausführungsgang ist auch hier vorhanden. Im ganzen besteht eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Stinkdrüsen der Forficuliden.

Bei den Lepidopteren scheinen Stinkdrüsen verhältnismäßig selten entwickelt zu sein. Sie wurden von F. Müller (1878) bei den Gattungen *Heliconius*, *Eucides*, *Colaenis* und *Dione* gefunden. Sie liegen

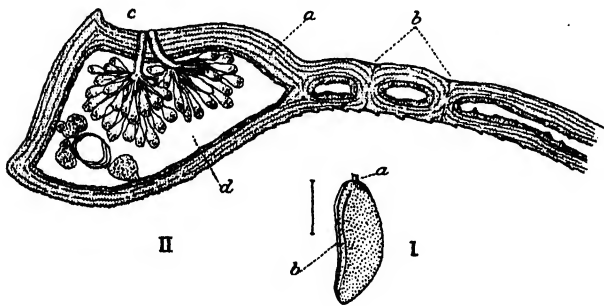


Fig. 11.

I Linker Deckflügel von *Melasoma tremulae* F.

a Ansatzpunkt an den Mesothorax; b die Wehrdrüsen enthaltende Verdickung.

II Querschnitt durch den Deckflügel; Vergr. 80:1.

a Cuticula; b obere und untere Flügelwand miteinander verbindende Pfeiler; c Austrittsstelle des Verteidigungssekretes; d Blutlacune mit den Drüsen (Fettkörper und Trachee). Cuénot 1896.

bei den Weibchen dorsal zwischen den beiden letzten

Abdominalsegmenten und werden auf Reiz in Gestalt eines großen, gelblichen, widerlich riechenden Wulstes hervorgestülpt, welcher durch eine seichte Längsfurche in eine rechte und linke,

kuglig gewölbte Hälfte geteilt wird.

Der Sitz des Geruches sind zwei den Halteren der

Dipteren vergleichbare gestielte Kölbchen, welche jederseits am Hinterrande des vorletzten Segmentes liegen. Der Kopf dieser Kölbchen ist mit Schuppen besetzt, zwischen welchen sich eine meist gelbe, riechende Masse ansammelt. — Die Männchen besitzen zwei kleine, denselben Geruch verbreitende Wülste an der Innenseite der Afterklappen. Über die Produzenten des Sekretes berichtet Müller nichts.

Coleoptera: Bertkau (1882) beschreibt den Stinkapparat von *Iacon murinus* L. (Elateride) als zwei kurze, hornförmig gekrümmte, durchscheinende Schläuche an der Rückenschiene des letzten frei hervortretenden Abdominalsegmentes an dem Winkel, den Vorderrand und Seitenrand miteinander bilden. Während sich der Käfer beim Ergriffenwerden „tot stellt“ und das letzte Abdominalsegment nach unten umbiegt, stülpt er die basal weißen, an der Spitze grünlichen Säckchen (durch Blutdruck?) aus. Ihr letztes Drittel ist reich mit kugligen Drüsenzellen ausgestattet, deren lange und feine, vielfach verschlungene Ausführungsgänge gruppenweise in die Säckchenwand münden. Die Ausführungsgänge beginnen in der Zelle neben dem Kern mit schwacher An-

schwellung. Das Drüsensekret verbreitet einen starken Aasgeruch mit schwacher Beimischung von Moschus. Gegen das Ende der Lebenszeit des Käfers (Juni, Juli) atrophieren die Drüsen, und die Säckchen werden



Fig. 12.

Stinkdrüsen von *Blaps mortisaga* L.
Vergr. ungef. 12:1. (Gilson 1889.)

dann selbst bei stärkerem Druck nicht mehr ausgestülpt.

Melasoma populi L. und *tremulae* F. lassen gereizt aus einer Furche am Außenrande der Deckflügel eine riechende und unangenehm schmeckende Flüssigkeit austreten, das Produkt einzelliger, rosettenförmig gruppierter Drüsen mit gemeinsamen Ausführgängen, welche im Leistenwulst der Elytren namentlich an dessen vorderem Endeliegen (Fig. 11).

Recht eigenartig und interessant gestaltet sich der Bau der Stinkdrüsen bei *Blaps mortisaga* L. Sie liegen als zwei zylindrische Körper jederseits vom Enddarm im hinteren Abdominalabschnitt und vereinigen sich in der ventralen Medianlinie zu einem unpaaren kurzen chitinösen Abschnitt, der zur Cuticula des letzten Segmentes zieht. Die Länge dieser weißen oder orangegelben Organe schwankt zwischen 2 und 5 mm. Ihr Sekret gibt den Tieren ihren charakteristischen Geruch. Die Drüsenorgane bestehen aus zwei Einstülpungen der Cuticula, welchen zahlreiche Drüsenlappen

von verschiedener Form und Größe aufsitzen (Fig. 12). Ihr Sekret enthält zahlreiche nadelförmige Kristalle, welche einem farblosen Öl eingelagert sind. Den feineren Bau eines Drüsenläppchens bringt Fig. 13 zur Anschauung. Seine großen Zellen sind epithelial an-

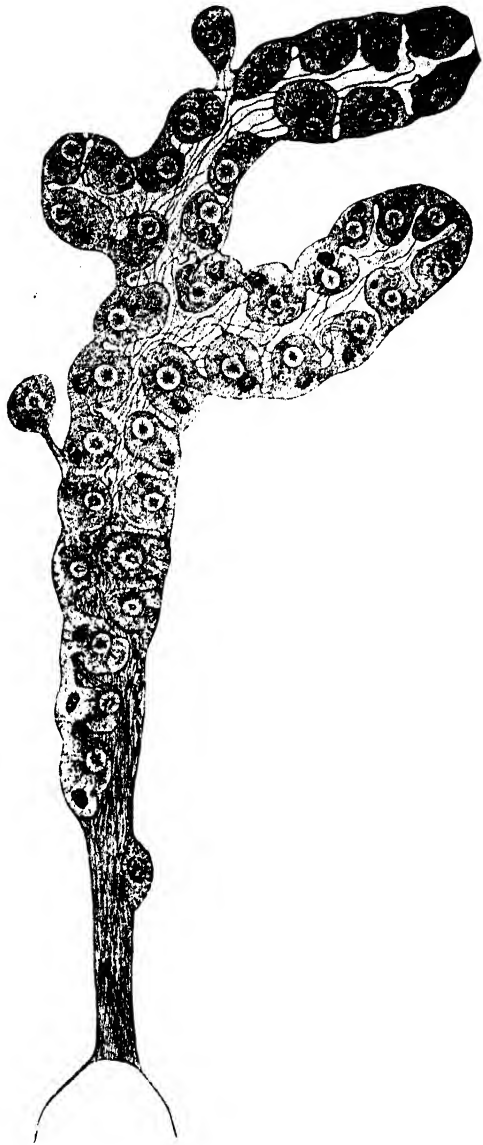


Fig. 13.

Ein stärker vergrößerter Drüsenlappen des Stinkapparates von *Blaps mortisaga* L. (Gilson 1889.)

geordnet und umschließen ein gemeinsames enges Lumen. Nur wenige Zellen liegen von den übrigen, denen sie sonst vollkommen gleichen, gesondert außerhalb des Epithels und stehen mit dem Drüsenkomplex durch einen verschieden langen Stiel in Verbindung. Jede Zelle entsendet einen anfangs dicken und mehr oder minder gewundenen Ausführungsgang, der sich alsbald stark verjüngt und sich als dünnwandiger Kanal bis zur Basis des Drüsenlappens fortsetzt, wo er auf der Cuticula des Reservoirs mit feinem Porus ausmündet. Jede Zelle umschließt eine voluminöse vakuolenartige Blase mit radiär angeordnetem Inhalt (Fig. 14). In der Blase beginnt mit einer Ampulle der Ausführungsgang. Die radiäre Struktur der Blase wird durch zahlreiche gerade feine Fäden hervorgerufen, welche sich einerseits an das Zellplasma, andererseits an die Ampulle ansetzen; sie sind protoplasmatischer Natur wie das netzige Gerüstwerk der Zelle, jedoch resistenter, stehen aber mit dem Gerüst des Zellplasmas in Verbindung und stellen nur dessen Fortsetzung dar. Es handelt sich also wohl um extracelluläre Oberflächen-

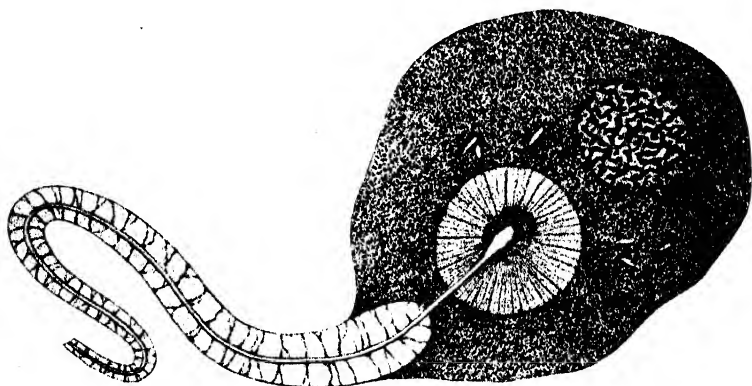


Fig. 14.

Isolierte Drüsenzelle des Stinkapparates von *Blaps mortisaga* L., stark vergrößert. (Gilson 1889.) Erklärung im Text.

differenzierungen, in welchem Falle die Blasenmembran der ins Innere verlagerten Zelloberfläche entsprechen würde, während die Membran einer entsprechend gekrümmten Reihe von Basalkörnern gleichzusetzen wäre. — Die Flüssigkeit, welche die radiären Fäden umgibt, ist stärker lichtbrechend als Wasser und eiweißhaltig (Gilson 1889). — Bemerkt sei hier übrigens, daß die Bezeichnung „Stinkdrüsen“ für vorbeschriebene Organe zwar vom menschlichen Standpunkte aus berechtigt erscheint, daß aber aus der Wirkung ihres Sekretes auf unsere Geruchsorgane kein sicherer Schluß auf deren Bedeutung für ihre Träger gezogen werden kann, weil wir über die Wirkung der fraglichen Sekrete auf ähnliche oder andersartige Geruchsorgane nichts wissen. Bei ihrer Deutung ist daher, um Anthropodoxien zu vermeiden, Vorsicht geraten.

Anhangsweise sei hier die reflektorische Blutung besprochen, welche bei gewissen Insekten beobachtet worden ist.

Timarcha und *Galeruca* lassen aus dem Munde, die Coccinelliden, Canthariden und Meloiden aus dem Tibiofemoralgelenk der Beine auf mechanische, chemische und elektrische Reize große Tropfen einer Flüssigkeit von verschiedener Beschaffenheit ausfließen, welche Cuénot

in Übereinstimmung mit Leydig (gegen Magretti 1881, Bono 1889, Beauregard 1890) nicht für das Sekret epidermaler Drüsen, sondern für Blut hält. Die Flüssigkeit sei durchaus mit dem im Körper enthaltenen Blut identisch, es handle sich somit um eine reflektorische Blutung. Über den Austrittsweg des Blutes gehen die Ansichten auseinander, und es ist zweifelhaft, ob präformierte Öffnungen vorhanden sind, ob sie erst an präformiertem Locus minoris resistentiae unter der Wirkung des Blutdruckes auftreten oder ob die Haut osmotisch durchlässig ist. Nach der Blutung tritt der Tropfen wieder zurück (*Timarcha*, *Galeruca*), sei es, daß er durch den Mund aufgesogen wird, sei es, daß er in die Leibeshöhle zurückfließt. Beides erscheint möglich, ohne sicher beobachtet worden zu sein. Die reflektorische Blutung erscheint als wirksames Schutzmittel, weil das Blut überall da, wo sie vorkommt, Lösungen übelriechender oder -schmeckender Substanzen enthält; natürlich kann sie nicht gegen jeden Feind schützen. Nach Bono enthält das Blut von *Timarcha pimelioides* H.-S. ein Gift, welches Fliegen in wenigen Minuten und Meerschweinchen, Hunde und Frösche schnell durch Herzlähmung tötet. Spinnen verschmähen mit Coccinellenblut bestrichene Fliegen (Lutz). Durch Leydy, Bretonneau, Beauregard u. a. ist bekannt, daß das Blut der *Lytta vesicatoria* L. eine beträchtliche Menge des blasenziehenden Cantharidins (des wirksamen Stoffes der „spanischen Fliege“) enthält, welches auf Tiere tödlich wirken kann; und das scharf bittere Blut der *Meloë*-Arten stößt sogar die gefräßigen Carabiden ab. Doch werden *Lytta* und *Meloë* ohne Schaden von Fröschen verzehrt, welche dagegen Coccinellen und Melasomen verschmähen. (Näheres siehe Cuénót 1896.)

Porta (1903) behauptet (gegen Lutz, Leydig u. a.), daß es sich in dem gelben Saft der Coccinellen nicht um Blut, sondern um Gallenflüssigkeit handle, welche von den Zellen der Mitteldarmfollikel ausgeschieden werde und die Darmwand bei der durch den Reiz veranlaßten Kontraktion der Mitteldarmmuskulatur durchsetze, um in die Leibeshöhle zu gelangen. Von hier aus soll die Gallenflüssigkeit, ohne sich mit dem Blute zu mischen, durch die Hautspalten ausfließen. Da also die Flüssigkeit kein Blut sei, so seien auch die in ihr enthaltenen Zellen keine Blutkörperchen, sondern abgestoßene Darmzellen, welche gleichzeitig durch die Darmwand in die Leibeshöhle eingetreten seien (?! D.). Hollande (1907) konstatiert gegen Porta, daß die Kügelchen des Blutes von *Coccinella 7-punctata* L. nicht aus Cholesterin bestehen und auch nicht aus Leberdrüsen stammen, die in Wirklichkeit gar nicht existieren.

Auch bei den Orthopteren kommt die reflektorische schützende Blutung vor. *Eugaster guyoni* Serv. spritzt, wenn man ihn ergreifen will, nach allen Richtungen 40—50 cm weit eine orangefarbige Flüssigkeit von sich (Vosseler 1901/02), welche aus Poren der drei Beinpaare zwischen Coxa und Trochanter hervortritt. Dieses Blut wirkt nach Bonnet und Finot kaustisch und kann eine starke Entzündung der von ihm getroffenen Konjunktiva sowie Blasen an den Bindehäuten zwischen den Fingern hervorrufen, wogegen Vosseler mitteilt, daß verschiedene Versuche, auf den menschlichen Augen-, Mund- und Nasenschleimhäuten eine Entzündung damit hervorzurufen, fehlschlügen.

Bei *Ephippiger brunneri* Bol. sieht man, wenn das Tier die Verteidigungsstellung einnimmt, unter dem Pronotum an der Basis jedes Vorderflügels eine glänzende kleine Blase hervortreten, deren Wand ausschließ-

lich von der hier sehr zarten Haut gebildet wird. Mit nachlassendem Blutdruck schrumpft sie zusammen und verschwindet; aus ihr tritt zur Verteidigung das Blut hervor, dessen Geschmack fast unerträglich bitter ist. Durch seine Schutzblutung sah Cuénot das Tier wiederholte Angriffe einer *Lacerta agilis* L. erfolgreich zurückweisen (Cuénot 1896).

Vosseler spricht sich dagegen aus, daß bei den Locustiden eine reflektorische Blutung stattfindet, betrachtet diese vielmehr als einen willkürlichen Akt. *Platystolus* und *Eugaster* spritzen bei drohender Gefahr „keineswegs blindlings darauf los“, sondern nehmen regelrecht entsprechende Stellungen ein und zielen, bevor sie ihre Ladung abgeben.

Die Larven von *Cimex*, *Trichiosoma* und *Clavellaria* spritzen gereizt eine hellgrüne oder weißliche Flüssigkeit von sich, welche mit dem Blut identisch ist und nicht, wie Cholodkovsky (1897) zunächst irrtümlich annahm, aus den zahlreichen Hautwarzen stammt. De Geer hatte braune Punkte oberhalb der Spiracula für die Stellen erklärt, aus welchen die Flüssigkeit austrete. Es handelt sich in ihnen um Vertiefungen, welche zum Ansatz kräftiger Muskeln dienen. In dem halbmondförmigen Chitinrahmen, der diese Vertiefung von oben und außen begrenzt, findet sich eine Spalte, welche das Blut hervortreten läßt. Der chitinöse Halbmond besteht aus zwei fest aufeinander gepreßten Lippen, an welche sich Muskeln ansetzen und bei ihrer Kontraktion diese Lippen auseinanderziehen, dem Blute den Ausgang öffnend. — Die Warzen, welche mit dem Blutspritzen nichts zu tun haben, sind in großer Anzahl namentlich in der Umgebung der Spiracula entwickelt. Jede Warze besteht aus einer Gruppe hoher Epidermzellen, an welche sich oberflächenwärts ein Reservoir anschließt, dessen Ausführungsgang auf dem Warzengipfel mündet. Das Sekret dieser Organe ist eine öl- oder wachsartige Substanz, welche einen durchsichtigen oder mehrlartigen, schützenden Hautüberzug bildet. Da er vom Blute nicht benetzt wird, nimmt dieses bei langsamem Austritt Tropfenform an. Die Warzen und Hautzylinder der Cimicidenlarven entsprechen den Dornwarzen der *Lophyrus*-Larven (Cholodkovsky 1897).

2. Duftdrüsen.

A. Lepidopteren.

Hautdrüsen, welche ein duftendes Sekret produzieren, finden sich bei den Lepidopteren in beiden Geschlechtern und haben allem Anscheine nach ausschließlich sexuelle Bedeutung, indem der Duft, der ja im Leben dieser blütenbesuchenden Tiere unzweifelhaft eine wichtige Rolle spielt, zum Anlocken des anderen Geschlechtes und als Begattungsreiz dient. Die Qualität der Lockdüfte kann recht verschieden sein: der Duft von *Pieris napi* L. ♂ erinnert an manche Cruciferen oder an Zitrone, von *Didonis biblis* Fabr. ♂ an Heliothorp, von *Callidryas arganta* Fabr. ♂ an Moschus. *Dircenna xantho* ♂ riecht nach Vanille, andere Lepidopteren strömen Düfte aus, welche denen verschiedener Blüten oder Früchte nahekommen.

a) Duftdrüsen der Männchen. Bei den männlichen Lepidopteren kommen die Duftorgane an den verschiedensten Körperstellen vor: bei den Pieriden und Lycaeniden auf den Flügeln verstreut, bei *Eurema*, *Euploea* und *Colias* zu „Duftflecken“ lokalisiert, bei den Hesper-

riden in umgeschlagenen Teilen des Flügelrandes (Costalumschlag), bei *Danaïs* in Flügelfalten; an den Extremitäten des Thorax findet man sie bei den Hesperiden, Noctuiden, Geometriden und Hepialiden an allen drei Paaren, am häufigsten an den Tibien; am Abdomen basal bei Sphingiden, *Hadena*, *Dichonia*, *Brotolomia*, *Mania*, *Mamestra*, *Leucania*, *Xanthia*, *Oporina*; distal am Abdomen bei *Danaïs*, *Euploea*, *Porthesia* (deren Afterbusch einen Moschusgeruch ausströmt).¹⁾

Der Duftapparat ist stets epidermaler Natur, und an seinem Aufbau beteiligen sich beide Hautschichten: das Epiderm liefert die Drüsen, die Cuticula die Schuppen oder Haare, welche zum Zwecke der schnelleren und ausgiebigen Verdunstung des duftenden Sekretes in verschiedener Weise ausgebildet sind. Von den zahlreichen bekannt gewordenen und z. T. noch nicht genau untersuchten Duftorganen seien hier zur näheren Beschreibung nur einige herausgegriffen.

Bei den Pieriden tragen alle verstreut auf den Flügeln stehenden Duftschuppen an der Spitze einen feinen Haarbüschel („Federbuschschuppen“). Sie sind bei *P. napi* L. erheblich länger als die übrigen Schuppen, länglich lanzettlich (Fig. 15), am Grunde eingebuchtet und mittels eines Stieles in ihrer Alveole auf der Flügelcuticula befestigt. Unter den Alveolen liegen die Duftdrüsen. Da die Duftschuppen sehr leicht abfallen, werden sie möglicherweise von dem Tier selbst durch Aneinanderreiben der Flügel entfernt, wodurch dem Sekret der Austritt gestattet wird.

Die Lycaeniden haben schaufel- oder löffelförmige Duftschuppen und mehrkernige Drüsen. Die Mehrkernigkeit kommt übrigens bei diesen Drüsen häufiger vor, doch kann man in manchen Fällen zweifeln, ob mehrere Kerne oder nur ein stark verzweigter Kern vorhanden sei.

Euploea besitzt auf jedem Flügel einen Duftfleck. Dieser liegt am Vorderflügel unterseits, am Hinterflügel oberseits, und beide passen in der Ruhelage der Flügel aufeinander. Unter jeder Duftschuppe liegt eine mehrkernige Drüsenzelle, deren Sekret durch feine Poren der Schuppe austreten soll.

Wie schon bei *Euploea* deutlich die Tendenz zu erkennen ist, zunächst noch mit einfachsten Mitteln die lokalisierten Duftorgane zu schützen, so sehen wir den nach oben umgeschlagenen Innenrand der Hinterflügel als Schutz Einrichtung bei exotischen Papilioniden (Haase 1886, 1887) entwickelt, während bei vielen Hesperiden (Müller, Aurivillius) der Vorderrand nach oben umgebogen ist (Costalumschlag) und die Duftorgane bedeckt. Es scheint, als ob hier das Sekret neben den Schuppen austrete

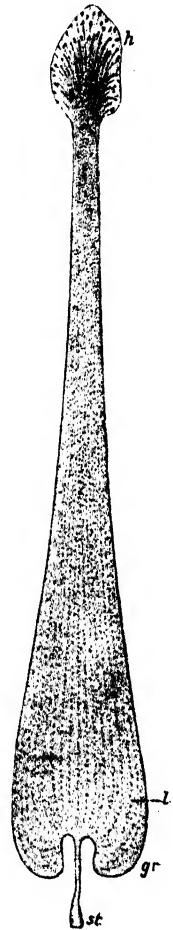


Fig. 15.

Duftschuppe
von *Pieris napi* L.
Vergr. 350 : 1
(Illig 1902.)

h Haarbüschel; l Chitinlängsleisten;
gr Grundschnuppe;
st Duftschuppenstiel.

¹⁾ Während der Drucklegung erschien eine Arbeit von Stobbe (Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. Inaug.-Dissert. Berlin, Juli 1911), auf die hier besonders hingewiesen sei.

und an der ausgedehnten Oberfläche der Gesamtheit der Duftschruppen schnell verdunste. Ein anderes Schutzmittel besteht darin, daß die Flügelfläche sich einfaltet und der Faltenraum die Duftschruppen umschließt (kometenförmiges Duftorgan von *Hesperia sylvanus* Esp., *thau-mas* Hfn.), wobei dann die Falte noch durch breite Deckschruppen nach außen abgeschlossen sein kann (*Hesperia comma* L., *Argynnis paphia* L.).

Die Duftorgane der Beine tragen gewöhnlich (Müller, Aurivillius) Büschel langer Dufthaare, welche, in der Ruhe zusammengelegt, strahlig ausgebreitet werden können, sobald das Organ in Tätigkeit treten soll. Einfache Duftbüschel dieser

Art sind an den Hinterschienen mancher Hesperiden (*Syrichthys malvae* L., *alveus* Hb., *carthami* Hb.) entwickelt. Auch hier tritt das Bestreben, die Dufthaare möglichst zu schützen, deutlich dadurch in Erscheinung, daß diese zusammengelegt und in einer Rinne der Tibieninnenseite verborgen werden. Das Aufrichten der Haare geschieht hier unter dem Einfluß von Muskelkontraktion (Illig 1902).

Bei *Hepialus hecta* L. sind die in den Tibien der Hinterbeine gelegenen Duftorgane in sehr vollkommener Weise entwickelt. Die ganze Tibia ist stark erweitert und der Tarsus infolge des Nichtgebrauches rudimentär geworden, aber noch vorhanden. An der dem Körper zugewendeten Seite der Tibia liegt das dreieckige Porenfeld, auf welchem einerseits die großen Drüsenzellen münden, andererseits die Duftschruppen stehen (Fig. 16). Die Duftzellen konvergieren alle nach dem Poren- oder Duftfelde zu und füllen den größten Teil des erweiterten Tibienhohlraumes aus (Fig. 17). Sie sind fast an ihrer ganzen Peripherie von Blut umspült

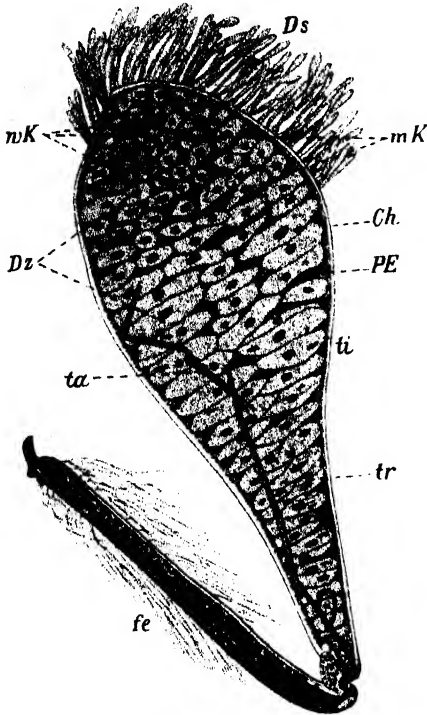


Fig. 16.

Femur, Tibia und rudimentärer Tarsus des dritten rechten Beines von *Hecalus hecta* L. ♂ von der Ventralseite aus gesehen, vergrößert. (Deegener 1902.)

fe Femur; tr Trachee; ta Tarsus; ti Tibia; PE Plattenepithel; Dz Drüsenzellen; Ch Chitineuticula; wk wandständige Kerne; mk mittelständige Kerne.

und besitzen je zwei verschiedene Kerne. Ihr Sekret wird durch den während der geschlechtlichen Erregung gesteigerten Blutdruck (das Tier führt einen Balzflug aus) in die an ihrem distalen Ende keulig erweiterten Duftschruppen gepreßt, welche sich infolge dieses Druckes (nicht durch die Wirkung besonderer Muskeln) aufrichten und das Sekret durch ihre dünne Wand verdunsten lassen. Auch bei *H. hecta* L. ist eine recht vollkommene Schutzvorrichtung des Duftorganes in Gestalt einer rechten und linken Tasche an der Unterseite des ersten Abdominalsegmentes zur Ausbildung gekommen, in welche die ganze Tibia hineingesteckt werden kann. Nur während des Balzfluges läßt das Männchen die

Hinterbeine ganz frei hängen, und man kann dann den Duft deutlich wahrnehmen, welchen Barrett (1882) dem der Ananas, ich (1902) dem der Walderdbeere ähnlich fand.

Mit der Entwicklung dieser sehr leistungsfähigen Duftorgane an den Tibien steht unzweifelhaft der schon von Degeer (1778) beschriebene eigentümliche Pendelflug der männlichen Tiere in Zusammenhang, den Schaposchnikow (1905) auch für *Phassus Schamyl* Chr. beschreibt, wo sich dieser Flug wie auch das Duftorgan, etwas abweichend gestaltet. Man kann das Duftorgan von *Ph. Schamyl* Chr., das ebenfalls der Tibia des letzten Beinpaars angehört, als eine primitivere Form auf dem Entwicklungswege ansehen, an dessen Ende das Organ von *Hepialus hecta* L. steht. Dementsprechend wird hier auch die Flugform noch nicht so vollständig von dem Duftorgan bestimmt, wie bei *H. hecta* L. (Deegener 1905).¹⁾

Duftorgane der Vorderbeine sind bei *Pechipogon barbalis* Cl. und bei *Catocala*-Arten bekannt geworden (Edwards, Kirby, Bailey, Haase). Am Vorderbein von *P. barbalis* Cl. sind drei Duftbüschel entwickelt, deren größter dem Femur nahe dem Tibiofemoralgelenk angehört, während die beiden anderen an der Tibieninnenseite liegen (Fig. 18). Das aus den großkernigen Drüsenzellen austretende Duftsekret dürfte in den basalen Teilen der Duft-

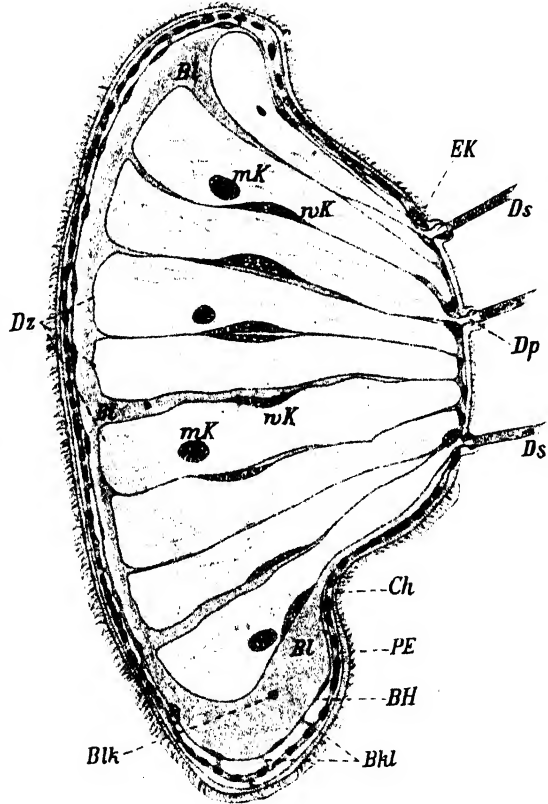


Fig. 17.

Querschnitt durch die distale Partie der Tibia von *Hepialus hecta* L. noch im Bereiche des Porenfeldes. Drei Poren und Duftschuppen sind angeschnitten. Vergr. (Deegener 1902.)

Bl Blut; mk mittelständiger, wk wandständiger Kern; EK größere Epidermkern in der Umgebung der Poren; Dz Duftschuppen; Dp Duftporen; Dx Drüsenzellen; Ch Chitin; PE Epiderm; BH Bindegewebige Hülle; Bkl Balkchen zwischen Epiderm und Bindegewebige Hülle; Blk Blutkörperchen.

haare ausgeschieden werden, ähnlich wie bei *Phassus Schamyl* Chr. Außer den Basaldrüsen finden sich hier noch Nebendrüsen in der Tibia näher dem Tarsus, welche da münden, wo die distale Hälfte der Duftbüschel in der Ruhe liegt. Von den ihnen zugehörigen Schuppen sollen die distalen Enden der Haare mit Duftstoff versorgt werden. Die Duft-

¹⁾ Vgl. Schneider, *Hepialus humuli*, Beobachtungen, in Internat. Entom. Zeitschr. Guben. 5. Jahrg. 1911.

büschel, welche auch hier mit Schutzvorrichtungen versehen sind, werden im Gegensatz zu *Hepialus hecta* L. durch Muskeln aufgerichtet und niedergelegt (Illig 1902).

An der Basis des Abdomens liegen die Duftorgane namentlich bei den Sphingiden, bei *Acherontia atropos* L. und *Sphinx ligustri* L. in einer Längsfalte des ersten und zweiten Abdominalsegmentes auf der Grenze zwischen Sternit und Tergit, also in geschützter Lage. Die Duftdrüsen bilden Felder, sind langgestreckt und großkernig. Ihr Sekret scheint osmotisch durch die Wand der hohlen Dufthaare hindurchzutreten. Außerdem ist ein zweites großes Drüsenfeld im Bereich der Falte am zweiten Abdominalsegment vorhanden, dessen Schuppen sehr

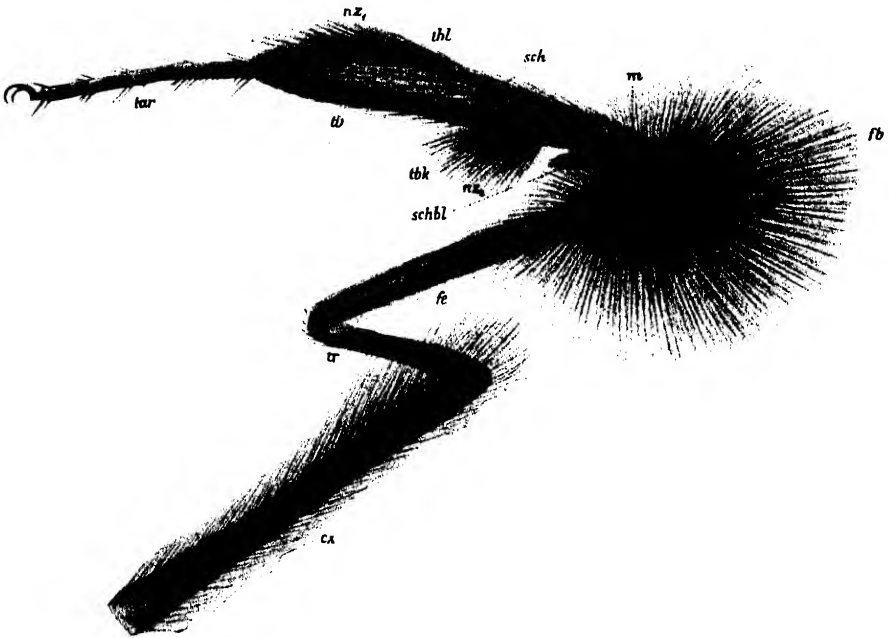


Fig. 18.

Rechtes Vorderbein von *Pechipogon barbalis* Cl. Vergr. 20:1. (Illig 1902.)

tar Tarsus; nx Nebendrüse; tb Tibia; tbl langes, tbs kurzes Tibiabüschel; sch Anhang der Tibia; m Muskeln; fb Duftbüschel am Femur; fe Femur; ca Coxa; tr Trochanter; schbl Schienenblatt.

klein sind. Möglicherweise handelt es sich um einen accessorischen Duftapparat, wie bei *Pechipogon*. Die ganze Duftfalte kann durch Blutdruck ausgestülpt und durch Muskeln zurückgezogen werden (Illig 1902).

Bei den Danaiden und Euploeen befindet sich der Duftapparat am Ende des Abdomens; ein Duftpinsel tritt jederseits zwischen dem 7. und 8. Segment hervor (Müller, Haase, Illig). Die Duftorgane haben die Gestalt langgestreckter Säcke, welche sich vom 7. bis zum 4. Abdominalsegmente erstrecken und als Einstülpungen der äußeren Körperhaut in die Leibeshöhle mit Chitin ausgekleidet sind. Die Dufthaare liegen in dieser Tasche und entspringen von Alveolen in deren Grunde, wo sich auch die zweikernigen Drüsenzellen befinden. Auch hier wird die Tasche durch Blutdruck ausgestülpt und durch Muskeln zurückgezogen (Illig).

Funktion der Duftdrüsen männlicher Lepidopteren. Man darf annehmen, daß ursprünglich alle Schmetterlinge kleine epidermale Drüsenzellen besaßen, deren Sekret es zunächst den mit feinen Geruchsorganen ausgestatteten Tieren ermöglichte oder doch erleichterte, einander zum Zwecke der Kopulation zu finden (Günther, Illig). Die beiden Geschlechtern eigenen Drüsen (vgl. Freiling!) erfuhren dann eine Weiterbildung in den verschiedensten Körperteilen, vorwiegend bei den ja gewöhnlich in der Aufwärtsentwicklung voraus-eilenden männlichen Tieren, erhielten für ihre Aufgabe besonders spezialisierte cuticulare Bildungen in Gestalt umgeformter Haare und Schuppen und wurden mit verschiedenen Schutzorganen ausgestattet, welche einen Schluß auf die Wichtigkeit dieser Duftorgane zulassen. Ferner dürfte das Sekret ursprünglich den Duft der Nährpflanze be-sessen haben; *Pieris napi* L. duftet wie der Saft mancher Cruciferen, *Ache-rontia atropos* L. wie *Solanum tuberosum* usw. (Illig). Daß diese Düfte (Blüten-, Obstdüfte) ursprünglich für die Lepidopteren Lustdüfte waren, welche ihnen die Nahrungsquelle anzeigten, macht es verständlich, daß auch die sexuellen Lustdüfte ganz ähnliche Qualitäten im Interesse der Arterhaltung zu starker Wirkung steigerten. Sie behalten natür-lich ihren Einfluß auf das Tier auch dann, wenn für dieses (wie *H. hecta* L. u. a.) als Imago sekundär Düfte im Interesse der Ernährung nicht mehr in Frage kommen, weil das geschlechtlich aktive Individuum nicht mehr frißt. Bei hoher Ausbildung der Duftorgane kann das Männchen das Aufsuchen des anderen Geschlechtes fast ganz dem Weibchen über-lassen, indem es selbst nur dafür sorgt, daß der zum Lockduft gewor-dene Reizduft der Umgebung möglichst wirksam mitgeteilt wird (Balz-flug von *Hepialus hecta* L., *Phassus Schamyl* Chr.). Im allgemeinen sind die Duftorgane sexuelle Reizorgane.

b) Duftorgane der weiblichen Lepidopteren. Auch den Weibchen der Schmetterlinge sind als Träger des Spezies-(Lock-)Duftes, welcher die Männchen oft aus weiter Entfernung herbeizieht, besondere Drüsen eigen, welche erst kürzlich durch Freiling (1909) bekannt geworden sind. Solche Duftorgane fand Freiling in beiden Ge-schlechtern auf dem Flügelelde von *Adopaea lineola* O. und auf den Flügeladern bei *Aciphtilia pentadactyla* L. und *Notris verbascella* H.; ausschließlich bei den Weibchen dagegen im Umkreise der äußeren Genitalien als umgewandelte Schuppen- oder Borstenkomplexe bei *Gonepteryx rhamni* L., *Euploea asela*, *Stilpnotia salicis* L., *Thaumetopoea pinivora* Tr.; in Gestalt von Hautduplikaturen zwischen dem achten und neunten Abdominalsegment: eine dorsale Duftfalte bei *Orgyia an-tiqua* L. und „Sacculi laterales“ bei *Bombyx mori* L.

Da die „Androconien“ (Männerschuppen) auch bei den Weibchen vorkommen (*Lycaena*, nach Köhler 1900), ist die bisher übliche Be-zeichnung für sie nicht mehr aufrecht zu erhalten.

Auf den nahe der Vorderflügelwurzel gelegenen Duftflecken von *Adopaea lineola* O. stehen die Duftschuppen in relativ mächtigen Schuppen-bälgen oder Alveolen so fest eingepflanzt, daß man sie mit einer Pinzette nicht unzerstört herausziehen kann. Unter den Alveolen liegen mächtige Drüsenzellen (Fig. 19) von rundlicher bis ovaler Gestalt, eng um-faßt von den Epidermzellen. Ihr chromatinreicher Kern ist groß, halb-mond- oder hufeisenförmig und nimmt fast die Hälfte der ganzen Drüsen-zelle ein. Nach der Zelloberfläche zu umschließt jeder Kern einen Hohlraum, der unter dem hohlen Schuppenstiel liegt und wahrschein-

lich den Duftstoff enthält. Da auch die umgebenden Epidermzellen vakuolisiert sind, beteiligen sie sich möglicherweise an der Bereitung des Duftstoffes. Innerviert sind diese Zellen nicht, werden aber mit Tracheen versorgt.

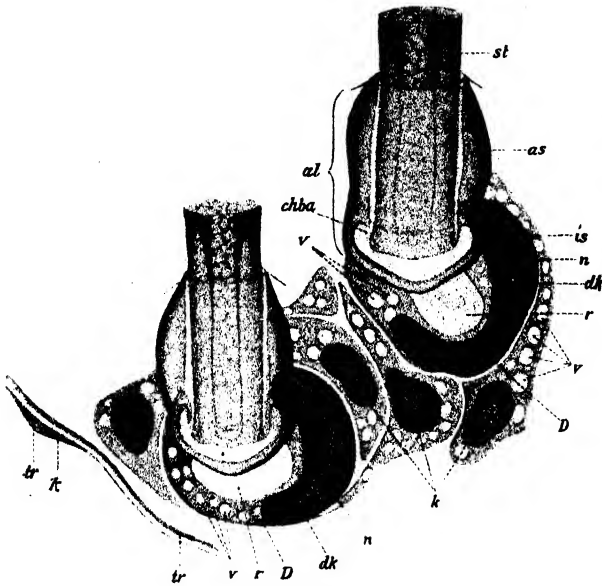


Fig. 19.

Zwei große Drüsenzellen von *Adopaea lineola* O. nebst zugehörigen Duftschnuppenalveolen von der Fläche gesehen. Vergr. 1000:1. (Freiling 1909.)

st Schuppenstiel; as äußeres Chitinsäckchen der Alveole; is inneres Chitinsäckchen der Alveole; n Nucleolus; dk Duftdrüsenkern; r Sekretreservoir; v Vacuolen; D Drüsenzelle; k Kerne der Epidermzellen; tr Nebentrachee; trk Tracheenmatrixkern.

Bei *Aciptilia pentadactyla* L. befindet sich das beiden Geschlechtern gemeinsame Duftorgan auf der Unterseite der zweiten Feder des Hinterflügels; die Duftschnuppen haben Komma- oder Keulenform mit schwacher S-förmiger Biegung (Fig. 20) und sind ebenfalls fest eingefügt. Das engmaschige Gewebe der Schnuppenachse steht durch Porenkanäle mit der Außenwelt in Verbindung. Die sackförmigen Drüsenzellen enthalten einen von der Fläche gesehen annähernd viereckigen Kern, und an jede Duftschnuppenalveole tritt eine langgestreckte Sinneszelle mit langem Terminalschlauch heran (Fig. 21).

Das Duftbüschel des Weibchens von *Gonepteryx rhamni* L. liegt in der ventral tiefer eindringenden Intersegmentalfalte zwischen dem 7. und 8. Segment verborgen (Fig. 22). Zwischen den Duftschnuppen stehen vereinzelt lange starre innervierte Chitinborsten. Die Duftschnuppen haben die Gestalt einer langen schmalen Schaufel, die Drüsen sind einkernig, doch ist der Kern verzweigt. Die Entfaltung des Duftbüschels geschieht durch Blutdruck.

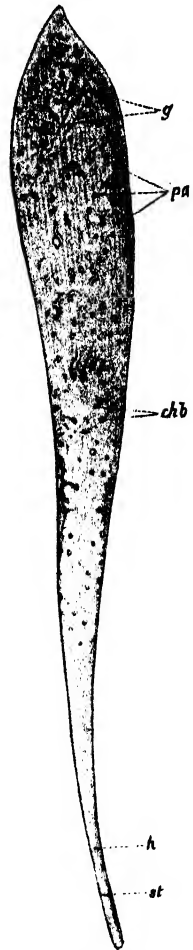


Fig. 20.

Duftschnuppe der Ader II, 1 von der Unterseite des Hinterflügels von *Aciptilia pentadactyla* L. Vergr. 335:1. Freiling 1909.)

g Gang; po Poren; chb Chitinbalken; h Hohlraum; st Schuppenstiel.

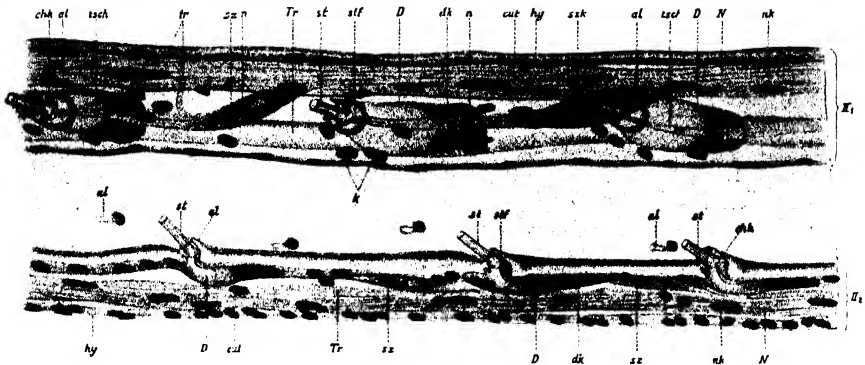


Fig. 21.

Teil der Adern II₁ und II₂ von *Acptilia pentadactyla* L. (Hinterflügel) von der Fläche gesehen. Vergr. (Freiling 1909.)

cha Chitinhaken der Alveole (al); tsch Terminalschlauch, tr Nebentrachee; sz Sinneszelle; n Nucleolus; Tr Tracheenstamm; st Schuppenstiel; stf Endstiftchen des Terminalschlauches; D Drüsenzelle; dk Duftdrüsenkern; cut Cuticula; hy Epiderm; szk Sinneszellenkern; N Nerv; nk Neurilemmkern; k Kerne der Epidermzellen.

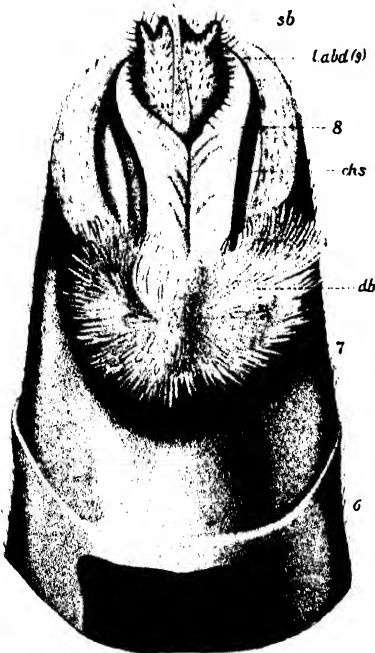


Fig. 22.

Die vier letzten Abdominalsegmente von *Gonepteryx rhamni* L. ♀ mit ausgestülptem Duftbüschel von der Ventralseite gesehen. Vergr. 17:1. (Freiling 1909.)

sb Sinnesborsten; l.abd(9) Laminae abdominales des 9. Abdominalsegmentes; 6—8 sechstes bis achttes Abdominalsegment; chs Chitinspangen; db Duftbüschel.

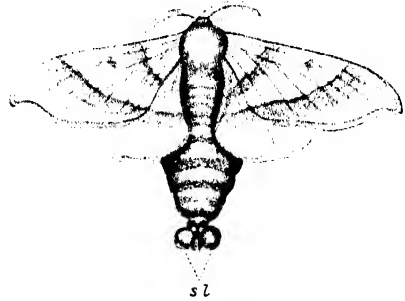


Fig. 23.

Weibchen von *Bombyx mori* L. mit ausgestülpten Sacculis lateralibus, Gr. 1:1. (Freiling 1909.)

sl Sacculi laterales.

Am höchsten vollendet erscheint das Duftorgan bei dem Weibchen von *Bombyx mori* L., bei welchem es in Gestalt der Sacculi laterales (Tichomirow) auftritt. Es besteht nach Freiling aus zwei seitlich von den Laminae abdominales ausgestülpbaren, großen Säcken (Fig. 23), welche durch Blutdruck zum Vortreten gebracht und durch besondere Muskeln wieder zurückgezogen werden können. Die Wirkung ihres Duftes, der übrigens für menschliche Riechorgane nicht wahrnehmbar zu sein scheint, auf die Männchen wurde durch Versuche nach-

gewiesen. Die Sacculi bestehen aus einer mächtigen, vielfach gefalteten Drüsenepithelschicht und einer farblosen schwächeren Cuticula mit ziemlich regelmäßiger, paralleler Schichtung und dicht gestellten kleinen Chitinstacheln ihrer Oberfläche. Die Drüsenzellen sind langgestreckt, annähernd spindelförmig; ihr Kern ist groß und von fußsohlenartiger Gestalt. Sie sind reich an Vakuolen, welche sich dem Kern eng anschmiegen, der wohl hier sicher (wie auch bei vielen anderen Drüsenzellen) einen lebhaften Anteil an der Bildung des Sekretes nimmt. Das Sekret muß durch die Cuticula hindurch diffundieren.

B. Duftorgane anderer Insekten.

Bei anderen Insekten sind bisher nur wenige Duftorgane aufgefunden worden. W. Müller (1887) fand bei Trichopteren solche, deren eingehende Untersuchung indessen noch nicht erfolgt zu sein scheint. *Sericostoma personatum* Spence ♂ besitzt in seinen erweiterten Maxillartastern Haarbüschel, welche ausgespreizt „den Kopf wie einen Heiligenschein“ umgeben und einen vanilleähnlichen Geruch ausströmen. Das die Duft-haare tragende Glied ist ungefähr löffelförmig und legt sich dem Kopf fest an, so daß ein dichter Verschuß entsteht, welcher die Verdunstung des Duftsekretes verhindert.

Über Duftorgane bei Coleopteren liegen nur ziemlich dürftige Angaben vor. Brandes (1889) spricht von einem solchen bei dem männlichen *Blaps mortisaga* L., welcher in der Medianlinie zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment dem letzteren dicht angepreßte, analwärts gerichtete Haare besitze, die mit einem feinen distalen Porus ausgestattet seien, während der von ihnen umschlossene Hohlraum kleinste Tröpfchen einer ölartigen Substanz enthalte. Das Haarlumen sei der Ausführungsgang im Thorax gelegener Drüsen, welche einen halbkuglig in die Leibeshöhle vorspringenden, zottigen Körper bildeten, dessen Zotten (= beutelartigen Einstülpungen) die Drüsenzellen innen aufsäßen. Die langen Ausführungsgänge der Drüsenzellen verlaufen bündelweise im Inneren des Beutels.

Ähnliche Borstenflecke mit zugehörigem Drüsenkörper sind für *Dermestes* bekannt und liegen median am 3. und 4. Abdominalsegment. Hier sollen die Borsten erektil sein (Rousseau 1838). Der Drüsenkörper besteht nach Dufour aus zahlreichen Bläschen. — Auch von anderen Käfern wurden Borstenflecke beschrieben.

Schließlich sei noch der Duftapparat der Bienen kurz erwähnt. Die Drüse, welche das etwas scharf riechende Sekret liefert, besteht aus einer langen schmalen Einsenkung, in deren Grunde zahlreiche kleine ovale Drüsenzellen liegen und ihre Ausführungsgänge zu deren Wand entsenden. Das fragliche Organ gehört der Basis des 6. Abdominalsegmentes an. Die Bedeutung des von ihm produzierten Riechstoffes scheint darin zu bestehen, bei dem „fröhlichen Summen“ („joyful hum“, „Tüten“) andere Bienen aufmerksam zu machen und anzulocken (Sladen 1902).

Über mutmaßliche Duftdrüsen von *Phyllodromia* siehe Stinkdrüsen der Orthopteren.

3. Wehrdrüsen.

Die Wehrdrüsen und Stinkdrüsen lassen sich nicht durch eine scharfe Grenze voneinander trennen. Ihre gesonderte Behandlung erfolgt hier ausschließlich im Interesse größerer Übersichtlichkeit.

a) Lepidoptera. Die Liparidenlarven besitzen zwei kleine dorsale Erhebungen des 9. und 10. Körpersegmentes, die meist lebhaft gefärbten ovalen oder kreisrunden sogenannten Trichterwarzen, welche eine mediane Vertiefung in Gestalt einer trichterförmigen Einstülpung in die Leibeshöhle aufweisen, die auf Reiz als abgestumpfter Kegel ausgestülpt werden kann. Man deutet sie als Trutzorgane. Der Warzenwall (Fig. 24) wird allein vom Epiderm und seiner Cuticula aufgebaut, ebenso der Warzensack. Der ausgestülpte Warzensack wird durch besondere Muskeln zurückgezogen, während seine Ausstülpung durch eingepreßtes Blut bewirkt wird. Von den drei Riesenzellen jederseits

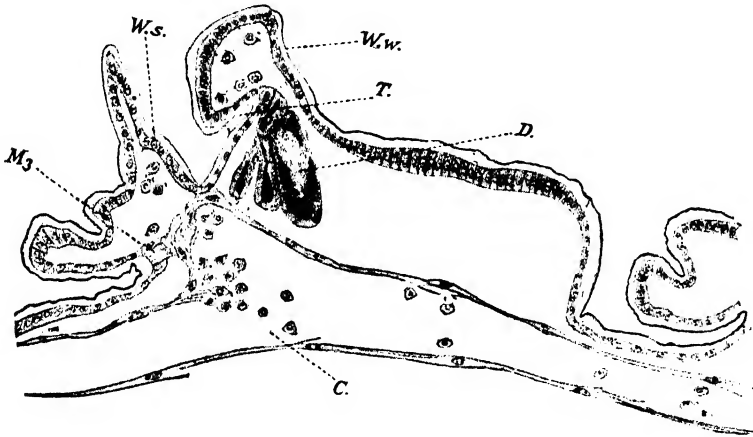


Fig. 24.

Lymantria dispar L., Sagittalschnitt durch das Warzensegment; die Riesenzellen sind nur angeschnitten. Vergr. 78:1. (Klatt 1908.)

M. Muskeln; W.s. Warzensack; W.w. Warzenwall; T. Tasche; D. Drüsenorgan; C. Herz.

am Grunde des Warzensackes kommt nur die innerste größte als sezernierendes Organ in Frage. Dieser in ihrer Form nach den Arten wechselnden Drüsenzelle schließen sich eine Zelle mit intracellulärem Lumen (Schaltzelle) sowie eine Zelle mit intracellulärem, von Chitin ausgekleidetem Kanal an (Kanalzelle). Das Lumen der Schaltzelle hat die Bedeutung eines Reservoirs für das Sekret der Drüsenzelle; seine großen Divertikel machen es bei *Euproctis* und *Porthesia* fähig, eine große Sekretmasse aufzuspeichern. — Die Drüsenorgane sind phylogenetisch von den Häutungsdrüsen (siehe diese) abzuleiten. Nach Verson (1890) sind bei *Bombyx mori* L. je zwei dorsale und ventrale Häutungsdrüsen in jedem Thorakalsegment entwickelt; bei den Lipariden sind nur die ventralen übrig geblieben und können in manchen Fällen ebenfalls fehlen (*Orgyia*, *Euproctis*). — „Wahrscheinlich sind die Verhältnisse bei den Lipariden infolge der ganz gewaltigen Überproduktion von Sekret in den Warzensegmenten derart verändert, daß in den übrigen Segmenten die Häutungsdrüsen ruhig eine Reduktion erfahren oder ganz verkümmern

können, ohne daß der Häutungsprozeß deswegen weniger glatt von statten geht" (Klatt 1908).

Die Raupen der Prozessionsspinner (*Thaumetopoea*) besitzen Haare, welche, in die Haut des Menschen oder anderer Tiere eindringend, zur Ursache der *Urticaria endemica* werden. „Das Wesen dieser Krankheit besteht in einem Hautausschlage, bei welchem sich teils Papeln, teils Quaddeln bilden, von denen bald die eine, bald die andere Form mehr zutage tritt, und die sich über den ganzen Körper verbreiten können" (Laudon 1891). Eingeatmet können die Haare zu Erkrankungen der Atemwege führen. Die in Frage kommenden kurzen Haare stehen auf der Dorsalseite jedes der acht letzten Segmente, wo sie von zwei vorspringenden beweglichen Falten der Haut begrenzt die sog. Spiegel bilden. Wenn man die Raupe reizt, weichen die beiden Hautfalten auseinander, der Spiegel tritt hervor und seine Länge erreicht fast die Hälfte der Segmentlänge. Jeder der beiden Wülste, welche den Spiegel begrenzen, trägt zehn Bündel symmetrisch gruppierter Borsten, welche verschieden orientiert und einem Chitinrahmen der Haut fest eingepflanzt sind. Sie tragen zahlreiche auf- und auswärts gekrümmte Widerhäkchen und besitzen einen Achsenkanal, welcher mit einer epidermalen Drüsenzelle in Verbindung steht. Außerdem besitzen diese Raupen noch viel kleinere und zahlreichere Brennhaare, welche auf dem Spiegel stehen und kleinsten mit Widerhaken ausgestatteten Pfeilen verglichen werden können; ihr zentraler Kanal erscheint leer oder mit Tropfen einer körnchenhaltigen Flüssigkeit und kleinen Luftblasen gefüllt. An seinem freien Ende ist der Kanal geschlossen, steht aber andererseits basal mit den epidermalen Drüsen des Spiegels in Verbindung, welche durch Bindegewebe voneinander und durch eine Grenzlamelle von den darunter liegenden Geweben gesondert werden und wie die Härchen in sehr großer Anzahl entwickelt sind (5000 nach Keller). Diese kleinen Haare des Spiegels fallen leicht ab und nehmen etwas von der nesselnden Substanz in ihrem Hohlraum mit. Die Spiegel werden natürlich bei jeder Häutung erneuert, und damit wird der Verlust an Brennhaaren stets wieder ersetzt (Beille 1896). Vorstehende Angaben beziehen sich auf *Thaumetopoea pityocampa* Schiff.

Hierzu sei übrigens bemerkt, daß die Angaben der Autoren über die Brennhaare einander teilweise widersprechen. Nach Laudon (1891) handelt es sich bei dem Kiefernprozessionsspinner nicht um Widerhäkchen, sondern um Seitenästchen, welche nach oben und außen gerichtet sind und deren Hohlraum mit dem Innenraum des Haares kommuniziert; auch seien präformierte Öffnungen an den Haaren vorhanden. Der wirksame Stoff, welcher in den Drüsen produziert wird und den die Brennhaare enthalten, wäre nach Will Ameisensäure, nach Goossens und Girard dagegen Cantharidin, während v. Siebold keinen giftigen Inhalt der Härchen annehmen zu müssen glaubt. Es ist indessen am wahrscheinlichsten, daß sowohl eine mechanische Wirkung durch die Haare, als auch eine chemische Wirkung durch das Sekret der Hautdrüsenzellen in Betracht kommt.

Eigentümliche ausstülpbare Schläuche besitzt die Raupe von *Dicranura vinula* L. in den gabelförmigen Fortsätzen des Hinterleibsendes. Sie werden auf Reiz durch Blutdruck ausgestülpt und stellen einen von zarter, mit Würzchen besetzter Chitincuticula ausgekleideten Schlauch aus großen Zellen (? D.) dar (Claus 1862). Ferner besitzt die Raupe einen großen Drüsensack, welcher ventral mit einem Querschlitz aus-

mündet. Das widerlich riechende Sekret kann weit fortgespritzt werden und reagiert intensiv sauer (vgl. die Bauchdrüsen der Lepidopterenraupen!).

b. Coleoptera. Die Larve von *Chrysomela populi* L. läßt gereizt ein weißliches Sekret von intensivem Bittermandelölgeruch durch die Haut austreten, welches in Tropfenform jederseits auf neun hintereinander stehenden schwarzen Papillen der Rückenfläche erscheint, um bald wieder zurückzutreten. Zwei Papillen gehören dem Meso- und Metathorax an, die sieben kleineren den sieben Abdominalsegmenten. — Ähnliche Bildungen mit anders riechendem Sekret kommen auch anderen Chrysomelidenlarven zu. Bei *Chrysomela populi* L. enthält das Sekret salizylige Säure (Taschenberg)¹⁾ und besteht aus verschiedenen großen, fettartig glänzenden Kugeln, welche einer homogenen farblosen Flüssigkeit eingelagert sind. Es erfüllt das Lumen eines in und unter der Papille gelegenen Sackes, dessen Hals durch Muskeln vorgestülpt und zurückgezogen werden kann. Am Grunde des Sackes sitzen 12—45, große gekernte Drüsenzellen, in welche vom Chitin des Drüsensackes her kleine geschlängelte Kanälchen mit erweiterter Mündung eintreten (Fig. 25). Diese Kanäle münden an der Wand des Drüsensackes in je einem unwallten Porus aus (Claus 1862).

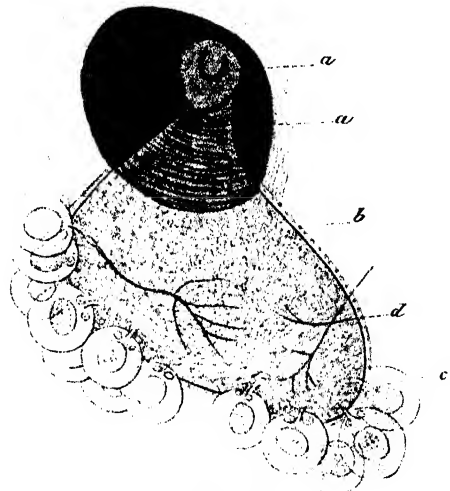


Fig. 25.

Seitendrüsen der Larve von *Chrysomela populi* L. Vergr. 90:1. (Claus 1862.) Die Papille mit der Drüse von innen gesehen (nach Entfernung des Fettkörpers).

a Innenraum der Papille; b Drüsensack; c Drüsenzellen; d Tracheen.

4. Wachsdrüsen.

Die Wachsdrüsen der Insekten sind in allen bekannten Fällen umgebildete Zellen des Epiderms, also Hautdrüsen. Die Wachsproduktion ist ziemlich verbreitet und findet sich bei verschiedenen Ordnungen (Hymenoptera, Rhynchotha, Odonata, Lepidoptera). Da es sich bei den wachsausscheidenden Arten vorwiegend um Tiere handelt, welche von vegetabilischen Stoffen leben, lag die Auffassung nahe, daß die Insekten ihr Wachs aus pflanzlichen Materialien gewinnen. Indessen erhielt schon Dujardin (1849) diese Substanz von den Deckflügeln des Rückenschwimmers (*Notonecta glauca* L.) und wies den reifartigen Überzug des Bauches von *Gerris lacustris* L. als Wachs nach. Wie diese Hemipteren sind auch die Odonaten reine Fleischfresser, und der blaue Reif, welcher eine größere Anzahl männlicher Libellen auszeichnet und erst einige Zeit nach dem Beginn des imaginalen Lebens auftritt, ist ebenfalls eine Wachsausscheidung. Woher sie stammt und warum sie nur den Männchen eigen ist, wurde nicht ermittelt. Jedenfalls lehren diese Beispiele,

¹⁾ Nach Candèze Blausäure (Scholz 1907).

daß auch rein karnivore Insekten Wachs zu produzieren vermögen, die Natur des Wachses als rein tierische Ausscheidung kennen, welche keineswegs direkt dem Pflanzenreiche entnommen sein muß.

Die Produktion von Wachs ist bei den Rhynchoten sehr verbreitet und findet sich auch bei Wasserwanzen, deren Körper es möglicherweise vor der Benetzung mit Wasser schützt. Unter den Fulgoriden sind die Gattungen *Flata* und *Lystra* durch den Besitz von Wachausscheidungen ausgezeichnet.

Bei den Gattungen *Schizoneura*, *Pemphigus* und *Chermes* nimmt das Wachs die Form einer aus zahlreichen Fäden gebildeten Wolle an, welche den Körper schützend bekleidet.

Die Wachsdrüsen liegen dorsal und seitlich am Kopf, Thorax und Abdomen. Am Abdomen stehen auf jedem Segment sechs Wülste in einer Querreihe; jede Warze ist von einem runden Chitinring umgeben; das von ihm umschlossene Feld erscheint durch Verdickungen seiner Cuticula hexagonal oder polygonal gefeldert, und jedes Feldchen ist von Poren für die austretende Wachsmasse durchbohrt. An der Innenfläche der gefelderten Cuticula liegt eine Schicht schlauchförmiger Drüsenzellen, welche mit halsartig verengtem Abschnitt unter dem Chitin beginnen und kolbig oder

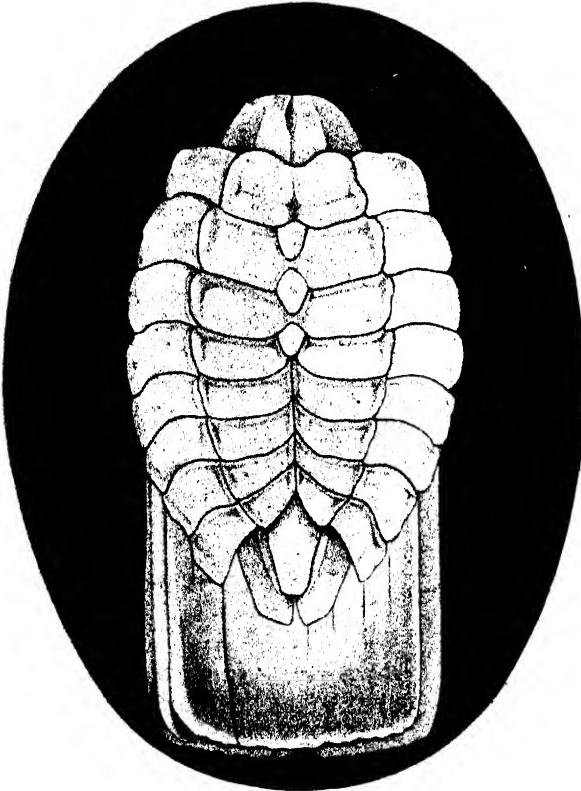


Fig. 26.

Orthesia cataphracta Shaw ♀. Vergr. ca. 24:1.
(List 1887.)

kuglig aufgetrieben enden; sie sind die Produzenten des Wachses. Bei den Cocciden fehlen gefelderte Warzen (Claus 1867).

Besonders mächtig und auffallend gebildet ist der Wachsmantel bei *Orthesia*, bei welcher er aus einzelnen Wachsplatten von blendend weißer Farbe aufgebaut wird (Fig. 26). Hinsichtlich des feineren Baues dieses Stäbchenpanzers sei auf die Darstellung von List (1887) verwiesen. Das Wachs tritt aus hohlen Borsten an die Oberfläche des Körpers und stammt aus einzelligen kolbenförmigen Drüsen des Epiderms.

Nach Witlaczil (1882, 1885) dienen bei Aphiden und Psylliden die flockigen Wachsfäden zur Umhüllung des Kotes, was nach P. Mayer

(1892) auch für *Coccus cacti* L. zutrifft. Die Exkremente treten in flüssiger Form aus dem After aus, und der Tropfen wird von dem Wachs solange umgeben, bis seine flüssigen Bestandteile verdunstet sind. Die Wachsdrüsen sind in der Umgebung des Afters besonders reichlich entwickelt. Bei *Coccus cacti* L. sind die Wachshaare abgestumpfte Kegel, welche mit einem dünnen Chitining der Haut aufsitzen und keine Öffnung zum Austritt des Wachses besitzen. Auch die sogenannten Wachsporen sind geschlossen (P. Mayer 1892 gegen Claus). Das Wachs („Coccerin“) muß also in beiden Fällen durch das Chitin hindurchtreten. Dieser sowie eine ganze Reihe anderer Fälle sprechen für die vielbestrittene Durchlässigkeit des Chitins für flüssige Substanzen. Die flaschenförmigen Wachsdrüsen liegen unter den „Poren“ gewöhnlich in einer Gruppe von fünf Zellen und bilden mit ihren verschmolzenen Hälsen einen gemeinsamen kurzen Ausführang. — Außer den Wachsfäden finden sich bei den Cocciden wohl allgemein lange zähe Fäden, welche aus „Klebdrüsen“ (P. Mayer) stammen. Sie unterscheiden sich von den Wachsdrüsen durch den großen Sekretballen, den ihr durch diesen aufgetriebenes Plasma umgibt. In dem langen Halse jeder dieser Zellen ist ein langes, ziemlich feines Chitinrohr entwickelt. Die zugehörigen Poren sind bei den Männchen sehr zahlreich und unregelmäßig zerstreut, bei den Weibchen treten einer oder zwei mit einer Anzahl von Wachsporen zu einer Gruppe zusammen (P. Mayer 1892).



Fig. 27.

Ein Drüsenfeld von *Mindarus abietinus* Koch. Vergr. 500:1. (Nüsslin 1900.)

Bei der Schizoneuridengattung *Mindarus* ♀ fand Nüsslin (1900) im vierten Entwicklungsstadium an zwei seitlichen, auf der Ventralfläche des 5. und 6. Segmentes gelegenen Stellen aus hochzylindrischen Zellen bestehende, große, unregelmäßig rundlich ovale Drüsenfelder (Fig. 27), deren jedes von einem der dorsoventralen Muskeln, die zwischen dem 5. und 6. Segment verlaufen, durchbohrt wird. Die Drüsen sind einzellig, und jede der hohen Zylinder- oder Schlauchzellen grenzt sich scharf von den Nachbarzellen durch ihre Außenwand ab, an welche sich nach innen ein homogener Wandbelag anschließt, der einen zentralen Zylinder von weniger dichter Substanz umgibt. Der Kern liegt gewöhnlich basal. Die drei- bis sechseckig gefelderte, dicke und dunkel gefärbte Cuticula ist von äußerst feinen Poren durchsetzt, durch welche die Wachsmasse gleichsam hindurchfiltriert wird, wobei jeder Zelle (und zwar dem Umfang ihres peripherischen Wandbelages) ein Wachsfaden entspricht, deren jeder wieder aus feinen Elementarfäden zusammengesetzt ist. Wenn das Weibchen ein Ei abgelegt hat, reibt es seine Drüsenfelder an der Eischale so, daß ein Teil der Fäden abbricht und an der klebrigen äußersten Schalenschicht hängen bleibt. Das Wachs dient hier also (wie auch bei anderen Arten) zur Brutpflege. Die anfangs schwach konvexen Drüsenfelder können nach der Eiablage tief konkav erscheinen.

Nach Sulč (1910) sondert das erwachsene Weibchen von *Pseudococcus* (*Phenococcus*) *farinosus* de Geer gereizt am Kopf und auf der

Dorsalseite des Abdomens jederseits der Mittellinie zwischen dem 6. und 7. Segment einen gelben Tropfen ab, der an den Antennen usw. der angreifenden Insekten haften bleibt und sie verjagt. Die Untersuchung von Schnittserien lehrt, daß an den genannten Stellen Fissuren in Gestalt schmaler halbmondförmiger Spalten der Cuticula vorhanden sind, welche in die Leibeshöhle führen und durch einen besonderen Muskelapparat geöffnet und geschlossen werden können. Nach der mikroskopischen Prüfung soll der ausgeschiedene Tropfen aus zerfallenem Fettkörper bestehen, und in der Umgebung der Fissuren sollen nur gewöhnliche Fettkörperzellen liegen, welche zur Abwehr benutzt werden, wie Sulc meint, offenbar wegen ihrer Klebrigkeit, ihres Fettgehaltes und eventuell ihrer Fettester. Diese „adipopugnatorischen“ Organe (keine Drüsen!) seien analog oder auch homolog den sogenannten Zuckertröhrchen (Nektarien) der Aphiden, die ebenfalls Fettwehrgänge seien.

Bei den Aphiden tritt eine klebrige (Wachs-)Masse aus den sog. Nektarien oder Honigröhrchen aus, welche zu einem Paare auf dem Rücken des 5. Abdominalsegmentes stehen und ihren Namen der irrtümlichen Ansicht verdanken, daß von ihnen der „Honigthau“ ausgeschieden werde, der jedoch in Wirklichkeit aus dem After austritt (flüssiger, zuckerhaltiger Kot, Blattlaushonig). Büsgen (1891) meint, daß die flüssige, an der Luft erstarrende Wachsmasse der Nektarien der Produkt zweier an der Basis der Honigröhrchen gelegenen Wachsdrüsen sei, deren Existenz indessen von anderen Autoren geleugnet wird (Flögel 1905 für *Aphis ribis* L., Sulč 1910 u. a.). Die wasserhelle Substanz nimmt bei dem Erstarren kristallinische Struktur an; mit ihrer Hilfe wehren sich die Blattläuse, wenn auch nicht mit durchgreifendem Erfolg, gegen ihre Feinde (*Chrysopa*-, *Hemerobius*-, *Coccinelliden*-Larven und deren Imagines, *Syrphiden*-Larven), indem sie ihnen das flüssige Wachs auf den Vorderkörper oder die Mundteile schmieren und damit den Verfolger vorübergehend entwarnen. Den Ichneumoniden gegenüber erweist sich dieses Mittel als ganz unwirksam (Büsgen 1891, Horvath 1904). Übrigens sind die Honigröhrchen an ihrem Ende mit einer Ventilklappe ausgestattet, und unter ihrer Basis liegt im Abdomen ein zu gewissen Zeiten deutlich erkennbarer rundlicher Hohlraum, in welchem die durch die Klappe austretende Substanz bereit gehalten wird (Flögel 1905, auf dessen genauere Angaben hier verwiesen sei).

Wachsdrüsen der Apiden. Das Wachs der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) wird an den vier letzten Abdominalsegmenten ausgeschieden. An jedem Segment ist ein vorderer, schwach chitinisierter, vollständig glatter Teil zu unterscheiden, welcher von dicken Leisten eingefast ist und durch einen in seiner Mitte verlaufenden Streifen in eine rechte und linke Hälfte zerlegt wird. An diesen ventral gelegenen Wachsplatten (Curler 1891) oder Spiegeln (Cowan 1891, Dreyling 1903) tritt das Wachs hervor (Fig. 28). Der behaarte Abschnitt einer Ventralplatte deckt stets den Spiegel der darauf folgenden. Von dem nach hinten mit scharfer Kante auslaufenden, behaarten Teile löst sich im vorderen Drittel ein zartes Chitinhäutchen ab und setzt sich an das Vorderende des nachfolgenden, ihm gegenüberliegenden Spiegels an; so wird eine kleine, nur nach hinten offene Tasche gebildet (Dreyling 1905). — Die Wachsproduzenten sind Drüsen, welche den Spiegeln innen aufliegen und zugleich deren Matrix darstellen. Die den Spiegeln aufliegenden Wachsplättchen wiederholen genau die Form und Größe der Spiegel und sind da konvex, wo diese konkav sind. Die Spiegel bilden gleichsam

die Form für die Sekretmasse, deren Prägung die darüberliegende Segmentpartie übernimmt (Dreyling 1903). Die Wachsdrüsen sind spezialisierte Zellen des Epidermis (Fig. 29), welche zwischen dem 15. und 25. Lebenstage der jungen Bienen funktionsfähig werden. Nach Dreylings Untersuchungen bleibt ihre Größe nicht konstant, sondern ändert sich mit zunehmendem Alter und wohl auch mit der gesteigerten Tätigkeit des Individuums im Stock. Ihre Höhe erreicht das Maximum zur Zeit der ausgiebigsten Wachserzeugung. Bei alten Bienen degenerieren die Wachsdrüsen (Fig. 29, 5. 6). — Das zunächst flüssige Wachs tritt durch sehr feine Porenkanäle des Spiegelchitins an die Oberfläche, deren 35—50 über jeder Drüsenzelle liegen. Die Hohlräume zwischen den einzelnen Drüsenzellen enthalten nicht (wie Dreyling annahm) das ausgeschiedene Sekret, sondern sind Lufträume, welche mit Tracheen in Verbindung stehen. Die Wachsproduktion dürfte mit einer starken Oxydation verbunden sein (Arnliart 1906). — Bei der Königin und der Drohne sind eigentliche Spiegel nicht ausgebildet.

Bei den Meliponen findet die Wachsausscheidung nur auf der Rückenseite statt, namentlich an den vier letzten Segmenten, ohne daß deutlich ausgeprägte Spiegel vorhanden wären. Die dorsalen Wachsdrüsen sind den ventralen der Honigbiene sehr ähnlich, die Wachsplättchen stets paarig. — Die *Trigona*-Arten tragen ihre Wachsdrüsen gleichfalls dorsal am 2.—6. Segment. — Bei den Hummeln (*Bombus*) wird das Wachs an der dorsalen und ventralen Seite des Abdomens mit Ausnahme des ersten an allen Segmenten abgeschieden. Die Wachsmassen finden sich nicht nur zwischen den Segmenten, son-

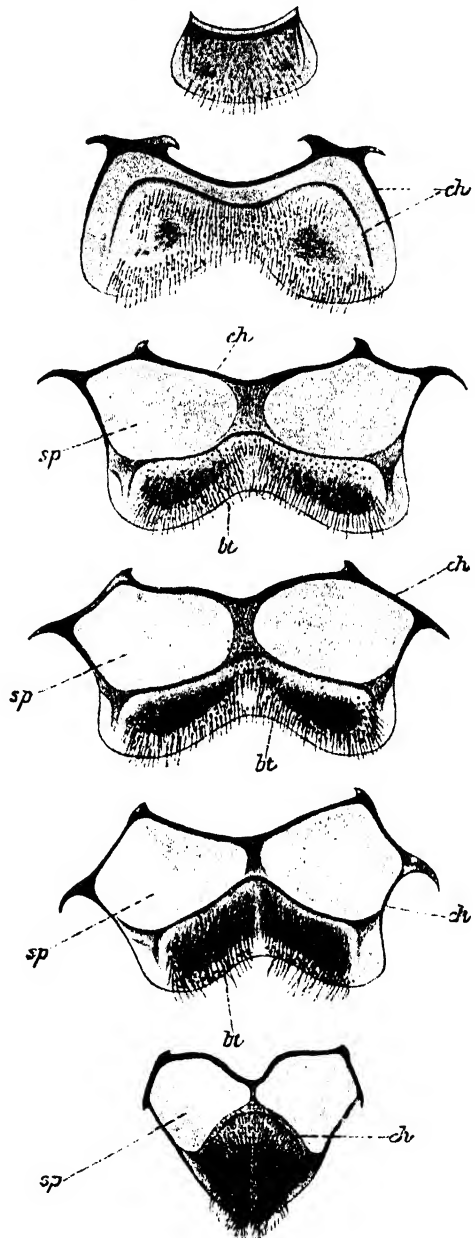


Fig. 28.

Die 6 Abdominalsegmente von *Apis mellifica* L. isoliert und von der Ventralseite gesehen.
sp Spiegel, ch deren Chitinrahmen; bt behaarte Teile.
(L. Dreyling 1903.)

dern liegen auch noch den behaarten Teilen auf. Hier ist auch die Königin zur Wachsproduktion befähigt. — Auch von solitären Bienen ist die Wachsbereitung bekannt (Dreyling 1905).

Über die Hautdrüsen der Cimbicidenlarven s. unter reflektorische Blutung! — Drüsen der Haftorgane s. Hafthaare.

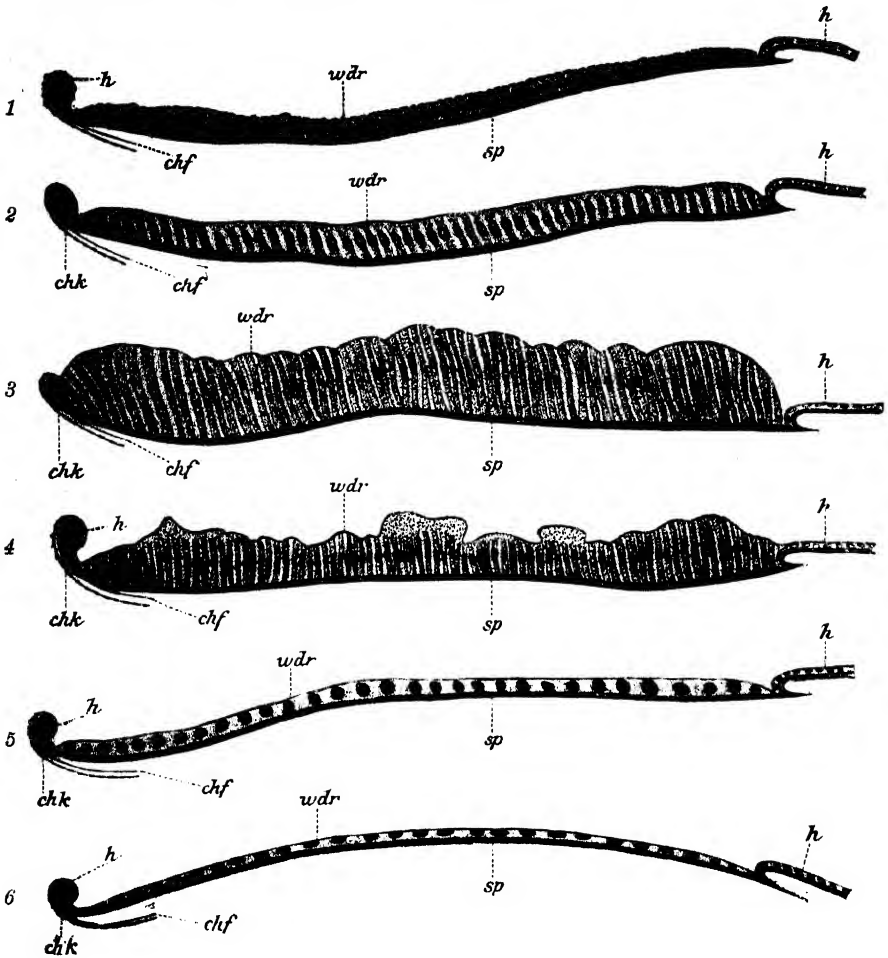


Fig. 29.

Sagittalschnitte durch je einen Spiegel mit aufliegender Wachdrüse von verschiedenen Altersstufen der Bienen. Vergr. 78:1. (Dreyling 1905.)

1 In der Entwicklung begriffene Wachdrüse einer jungen Biene; 2 Weiter entwickelte Wachdrüse; 3 Wachdrüse auf der Höhe der Entwicklung; 4 Wachdrüse in allmählicher Abnahme ihrer Tätigkeit; 5 in starker Rückbildung, 6 im Zustande stärkster Degeneration. — h Epidermis; chf Chitinfortsatz; wdr Wachdrüsen; sp Spiegel; chk Chitinknoten.

5. Tarsale Spinnndrüsen der Embiiden (Fig. 80).

Das erste Tarsalglied der Vorderbeine von *Embiaramburi* Rimsky-Kors. und *solieri* Ramb. trägt an der Sohlenfläche außer den gewöhnlichen etwas längere und stärkere Haare, welche die Ausführungsgänge von Spinnndrüsen enthalten, die an der Haarspitze ausmünden. Die Spinnndrüsen füllen den

ganzen Innenraum des Gliedes aus und sind ungefähr in vier Etagen geordnet. Jede Drüsenzelle enthält einen großen Sekretraum, in welchem sich der Spinnstoff befindet. Die Zellen liegen entweder dicht beieinander (*E. ramburi* Rimsky-Kors.) oder sind durch das Spinnsekret, welches aus ihnen in die Interzellularräume gelangt ist (? D.), voneinander getrennt (*E. solieri* Ramb.). Rimsky-Korsakow (1905) faßt entgegen anderen Autoren, welche von einer mehrzelligen Drüse sprechen, jede Drüse als eine große mehrkernige Zelle auf; der ganze Spinnapparat des ersten Tarsalgliedes würde dann einen Komplex einzelliger Drüsen darstellen (Fig. 31). In dem Sekretraum jeder Drüse beginnt ein chitinöser Ausführungsgang mit einer eigenartigen Ampulle, einer Erweiterung des Rohres selbst, die vier große ovale, mit dem Sekretraum kommunizierende Öffnungen und mehrere Ausläufer in Form von Fäden aufweist (Rimsky-Korsakow 1905). In einer späteren (1910) Mitteilung wendet sich Rimsky-Korsakow gegen Enderlein's Auffassung, daß die Öffnung der Spinnrüsen sich an der Unterlippe befinde. — Es sei bemerkt, daß Spinnrüsen bei Imagines außer den Embiiden nur noch den Copeognathen zukommen, bei welchen nach Ribaga (1902) von zwei Paaren Kopfdrüsen das eine Paar als Spinn-, das andere als Speicheldrüse entwickelt ist.

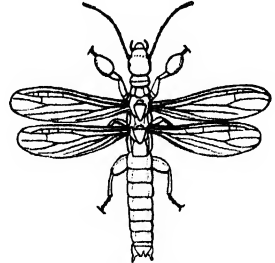


Fig. 30.
Embia mauritanica Luc.,
vergr. (nach Lucas aus
Claus-Grobben
1905.)

6. Schaumdrüsen der Schaumicaden.

Der Schaum („Kuckucksspeichel“), mit welchem sich die Jungformen der Schaumicaden umgeben,

ist entgegen den Angaben Gruners (1901) nach Porta (1901) nicht der flüssige Darminhalt, sondern ein Drüsensekret. Bei der vom Schaum sorgfältig gereinigten „Larve tritt das fragliche Sekret zuerst am Rücken auf und verteilt sich dann infolge seiner Klebrigkeit über den ganzen Körper. Wenn das Insekt mit Flüssigkeit bedeckt ist, beginnt die Herstellung des Schaumes. Das Tier hebt die Spitze des Abdomens aus der Flüssigkeit heraus und öffnet zwei Fortsätze des 9. Segmentes, mit deren Hilfe unter entsprechender Bewegung des Abdomens die Flüssigkeit mit Luftblasen durchsetzt wird. Mittels des letzten Abdominalsegmentes und der Beine wird der Schaum über den ganzen Körper verteilt. Die Chitin-

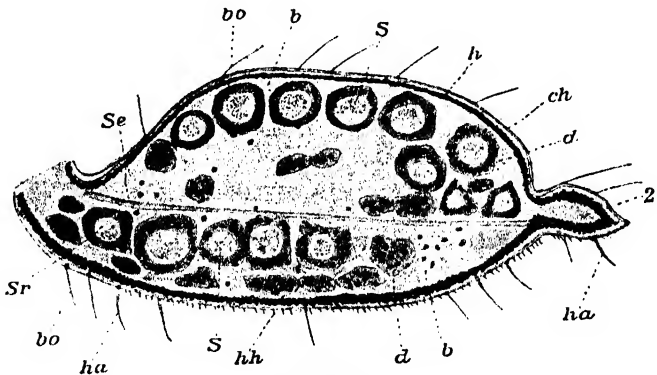


Fig. 31.

Sagittaler Längsschnitt durch das 1. und 2. Tarsenglied des Vorderbeins einer erwachsenen Larve von *Embia ramburi* Rimsky-Kors. Vergr. (Rimsky-Korsakow 1905.)

ch Chitin; h stark pigmentiertes Epidermis; d Drüsen; sr Sekretraum; s Sekret; b Blut; se Sehne; 2 das zweite Tarsenglied; bo gewöhnliche Borstenhaare; ha Haare mit dem Ausführungskanalchen; hh Häutungshaare.

schicht des Rückens läßt an mehreren Tergiten kleine runde Öffnungen erkennen, welche unregelmäßig verstreut sind. Unter diesen liegen kleine einzellige Drüsen (Batellische Drüsen, 1891), die bei ihrer großen Anzahl fast eine kontinuierliche Drüsenschicht bilden. Um jeden Ausführungsgang gruppieren sich 6, 5 oder weniger Zellen, welche das zur Herstellung des Schaumes verwendete Sekret in Gestalt von Tafeln (Guilbeau 1908) liefern. — Diese Angaben widersprechen durchaus den Resultaten der Untersuchung des gleichen Objektes durch Gruner (1901). Doch besteht nach Guilbeau der Schaum aus einem Gemisch des Sekretes der Batelli'schen Drüsen mit einer klaren, aus dem After austretenden Flüssigkeit.

7. Die Gilsonschen Drüsen und Bauchdrüsen.

Interessante epidermale Drüsenorgane sind die von Gilson bei den Trichopterenlarven entdeckten und von Henseval (1895) genauer untersuchten Gilsonschen Drüsen, welche an den drei beintragenden Thoraxsegmenten liegen und medioventral ausmünden. Die prothorakale ist voluminös und in zwei Lappen geteilt, welche den Darm von der Ventralseite her halb umgreifen und deren jeder sich aus etwa zehn Tubuli aufbaut. Diese vereinigen sich miteinander und bilden schließlich drei stärkere Gänge, welche in den gemeinsamen Endkanal einmünden. Der Endkanal der rechten und linken Seite umgreifen die Nervenketten und fließen zu einem unpaaren Reservoir zusammen, welches an der bezeichneten Stelle durch Vermittelung eines 1 mm langen, vorragenden Röhrchens mündet. — Die metathorakale Drüse ist erheblich schwächer entwickelt, übrigens aber wesentlich von dem gleichen Bau wie die vordere; ihr fehlt das Reservoir, und die Mündung ist ein enger Porus ohne Röhrchen. — Am schwächsten ist die metathorakale Drüse ausgebildet, welche von der mesothorakalen weniger verschieden ist als diese von der prothorakalen.

Bei *Limnophilus flavicornis* L. ist nur die prothorakale als einfache tubulöse Drüse entwickelt, die übrigen fehlen. — Der histiologische Bau aller drei Drüsen ist der gleiche, und es handelt sich um Einstülpungen des ektodermalen Hautepithels, welche mit einer Chitincuticula (Intima) ausgekleidet und von einer plattzelligen kleinkernigen „Tunica propria“ (Grenzlamelle) umgeben sind. Eine eigene Muskelpleura fehlt durchaus. Sie werden vom 2., 3. und 4. Ganglion der Bauchkette aus mit Nerven versorgt.

Die Gilsonschen Drüsen sezernieren eine ölige Flüssigkeit in Form einer Emulsion, welche in absolutem Alkohol löslich ist. Henseval (1895) betrachtet sie als stark veränderte Nephridien und nicht als provisorische Larvenorgane, gestützt vornehmlich auf ihre metamere Anordnung und ihre Sonderung von den Coxen (daher nicht Coxaldrüsen); er vertritt ferner die Ansicht, daß die Stinkdrüsen der Wanzen und die Bauchdrüsen mancher Lepidopterenlarven ebenfalls als Gilsonsche Drüsen anzusehen seien.

Die Bauchdrüsen einiger Lepidopterenraupen wurden von C. Schaeffer (1889) untersucht. Bei *Hyponomeuta evonymella* L. stellt sich dieses Organ als ein Schlauch dar, welcher im Metathorax beginnend ventral nach vorn verläuft und am Vorderende des Prothorax auf einer mit zwei Retraktoren ausgestatteten konischen Ausstülpung der Bauch-

wand des Körpers ausmündet. Der Mündungskegel wendet sich schräg nach vorn und unten. Der reichlich von Tracheen umspinnene Schlauch ist von oben nach unten abgeplattet und verschmälert sich ziemlich plötzlich nach seinem blinden Ende zu, welches mit einer starken, kleine Borsten tragenden Cuticula ausgekleidet ist, die sich im basalen Abschnitt als dünne borstenlose Intima wiederfindet (Fig. 32). Die Zellen des basalen Abschnittes führen rundliche, die des distalen verzweigte Kerne; das Plasma der ersteren ist vakuolisiert, das der letzteren nicht. Bei ganz jungen Raupen ist noch keine Differenzierung in die beiden Abschnitte durchgeführt. Schaeffer schreibt dem Organ eine sekretorische Tätigkeit zu.

Bei *Dicranura vinula* L. liegt die Mündung der Drüse an derselben Stelle wie bei *H. evonymella* L., das Organ ist jedoch komplizierter gebaut und besteht aus 5 Schläuchen (einer mittleren Tasche und zwei Schläuchen jederseits der Tasche) [Poulton (1887), Schaeffer (1889)]. Die Tasche zeigt einen etwas anderen histologischen Aufbau als die Schläuche; und Sekretballen, wie sie bei *Hyponomeuta* gefunden wurden, fehlen in beiden. Als Retraktoren dienen zahlreiche Muskeln, deren mehrere

sich an jeden Schlauch ansetzen. Daß dieses Organ eine Säure produziert, ist allbekannt und von mehreren Autoren bestätigt worden. Nach Poulton handelt es sich um starke Ameisensäure. Während dieser Autor die mittlere Tasche für ein Reservoir hält, glaubt C. Schaeffer sie als den drüsigen Teil auffassen zu müssen, die Schläuche dagegen als Reservoirs.

Bei *Plusia gamma* L. hat der einfache Schlauch einen drüsigen und einen ausführenden Abschnitt; der letztere ist zugleich Reservoir. Schaeffer betrachtet auch dieses Organ als Verteidigungsapparat, ohne den Austritt eines Sekretes auf Reize beobachtet zu haben.

Übrigens wurden die Bauchdrüsen auch bei anderen Raupen nachgewiesen (*Catocala*, *Melitaea* usw.).

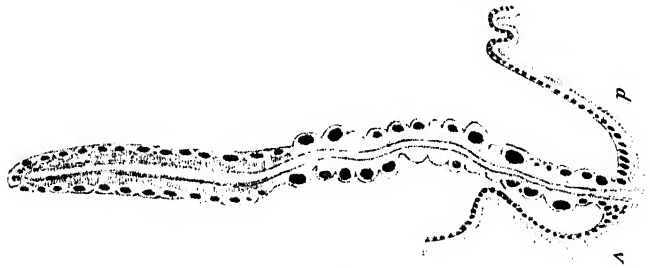


Fig. 32.

Längsschnitt durch die Bauchdrüse von *Hyponomeuta evonymella* L., vergr. (Schaeffer 1889). — d dorsal; v ventral.

8. Häutungsdrüsen.

Die Häutung der Insekten, d. h. das periodische Abwerfen und die Erneuerung der chitinösen Cuticula der Haut und ihrer Einstülpungen (wie Vorder- und Enddarm, Tracheen usw.) ist unzweifelhaft ein Prozeß, welcher ursprünglich durch das Wachstum der Tiere, welchem die Cuticula als Hautschicht ohne eigenes Leben nicht über die Grenze ihrer (oft großen) Dehnungsfähigkeit hinaus zu folgen vermochte, bedingt wurde. Daß gewisse und namentlich bei den Holometabolen recht tiefgreifende Veränderungen im Bau und in der Beschaffenheit des cuticularen

Überzuges Hand in Hand mit den Häutungen gehen, darf nicht so gedeutet werden, daß die Häutung notwendig wurde, um diese Veränderungen zu ermöglichen; vielmehr war die durch das Wachstum bedingte Häutung die Voraussetzung, unter welcher solche Umformungen nachträglich erst möglich wurden (vgl. Pantel 1898).

Die Cuticula wird durch die Epidermzellen gebildet, indem deren Oberflächenschicht sich in Chitin verwandelt. Plotnikow (1904) nennt diese zuerst auftretende, chitinogene Oberflächenschicht „plasmatische Schicht“ und fand, daß sie zu dem Zeitpunkt, in welchem die Larven „erstarren“, d. h. nicht mehr fressen und sich regungslos verhalten, gebildet wird. Sie hebt sich dann scharf von dem Epiderm ab (Fig. 33, c.) und zeigt bei stärkerer Färbbarkeit mit Haematoxylin die horizontale Schichtung und Andeutungen der senkrechten Streifung, welche die Cuticula charakterisieren. Nach der Auffassung Plotnikow's erleichtert diese Schicht die Bewegungen des bei der Häutung aktiven Epiderms unter der Cuticula; sie begünstigt eine Faltenbildung bei der Oberflächenvergrößerung der Haut, verhindert die Reibung bei dem Austreten der alten Cuticula aus den Tracheen, Drüsenausführgängen usw., eine Rolle, welche später zum Teil durch die Exuvialdrüsen übernommen wird.

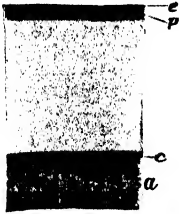


Fig. 33.

Ein Stück Rückenhaut der Larve von *Tenebrio molitor* L. im Anfang der Verpuppung. Vergr. (Plotnikow 1904.)

c äußere lichtbrechende Membran der Cuticula; p pigmentierte Cuticula; c die „plasmatische“ Schicht; a Epiderm.

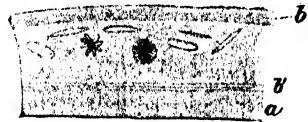


Fig. 34.

Kristalle oxalsaurer Kalkes zwischen den beiden Cuticulae bei der zweiten Häutung von *Bombyx mori* L. Vergr. (Plotnikow 1904.)

a Epiderm; b alte, b' neue Cuticula.

Diese nach ihrem Entdecker auch Versonsche Drüsen genannten Hautzellen scheiden periodisch das Sekret aus, welches sich zur Zeit der Häutung zwischen der Cuticula und dem Epiderm ansammelt. Diese Drüsen verschwinden nach dem Larvenleben, daher die bei der Puppenhäutung entstehende Exuvialflüssigkeit auf andere Weise entstehen muß als bei den Larven.¹⁾ Nun bilden sich unter der Oberfläche der Epidermzellen zur Zeit der Häutung Vakuolen, deren Inhalt sich an der Lieferung der Exuvialflüssigkeit beteiligt, diese jedoch bei der Puppenhäutung allein liefert. Nach Verson (1891) besteht die Exuvialflüssigkeit (bei *Bombyx mori* L.) bis zur vierten Häutung aus gelösten oxalsaurer Salzen, enthält dagegen bei der Häutung zur Puppe und zur Imago harnsaure Salze. (Ebenso verhält sich der Inhalt der Vasa malpighii in verschiedenen Lebensperioden.) Plotnikow fand keinen oxalsaurer Kalk in den Versonschen Drüsen, wohl aber in der Exuvialflüssigkeit zwischen den beiden Cuticulae in Form von platten Kristallen mit abgerundeten Ecken und kleiner Drüsen (Fig. 34). Da diese Kristalle zwischen den Cuticulae

¹⁾ In einer kürzlich erschienenen Arbeit (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 97, H. 3, 1911) betont dagegen Verson ausdrücklich, daß bei der Puppe von *Bombyx mori* L. die Exuvialflüssigkeit ebenfalls aus den Häutungsdrüsen stamme.

zu derselben Zeit auftreten, in welcher sie aus den *V. malpighii* verschwinden, meint Tichomirow (1895), daß die Exuvialflüssigkeit aus den Malpighischen Schläuchen stammen könne, indem sich deren Inhalt zwischen Darmepithel und -Intima ansammle und von hier aus zur Haut gelange. — Die Häutungsflüssigkeit enthält ferner einen teilweise den Exuvialdrüsen entstammenden Eiweißstoff. Noch vor dem Beginn der Neubildung der Cuticula tritt sie zwischen die plasmatische Schicht und das Epiderm und hebt die alte Cuticula ab. Der von der Flüssigkeit eingenommene Raum gibt den verschiedenen Cuticularbildungen (Härchen, Dornen usf.) Gelegenheit zur Ausbildung. Ferner dient die Häutungsflüssigkeit zur Erweichung und teilweisen Auflösung der alten Cuticula.

Bei den Lepidopterenlarven liegen zwei Paare von Exuvialdrüsen in jedem Thoraxsegment: ein oberes vor den Stigmen, ein unteres an der Basis der Extremitäten. Dagegen besitzt jedes Abdominalsegment nur ein Drüsenpaar, welches topographisch den oberen thorakalen Drüsen entspricht. Die schon bei der jungen Raupe vollzählig vorhandenen Exuvialdrüsen sind bei der erwachsenen Larve blattartige Organe, welche einwärts vom Epiderm in der Leibeshöhle liegen. Mit dem Wachstum des ganzen Tieres nehmen sie an Umfang zu (von 0,02—2 mm Plotnikow). Ihr funktionell wichtigster Teil ist die sezernierende Zelle; ihrschließen sich nach dem Epiderm zu zwei ausleitende Zellen an, welche den Ausführungsgang umschließen, der sich in einer der beiden Zellen stark verzweigt. Die cuticulare Auskleidung des Ganges geht direkt in die Cuticula über, die Gangzellen, deren Grenzen deutlich erkennbar sind, übertreffen an Größe die Deckzellen des Epiderms und besitzen einen großen verzweigten und gebogenen Kern (Fig. 35). Alle drei sind als umgebildete Deckzellen der Haut anzusehen (Nassonow 1903 nach Plotnikow 1904). Die sezernierende Zelle erscheint stark vakuolisiert, ihr Aussehen wechselt natürlich je nach ihrem Funktionszustande. Nach der Häutung verkleinert sich die sezernierende Zelle unter Verlust ihrer Vakuolen.

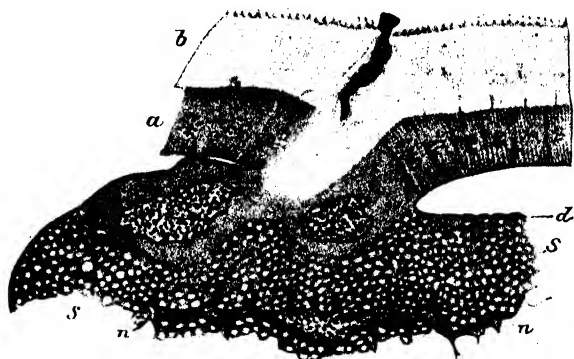


Fig. 35.

Exuvialdrüse eines der vorderen Abdominalsegmente von *Bombyx mori* L. bei der 4. Häutung. Vergr. (Plotnikow 1904.)

a Epiderm; b Cuticula; s sezernierende Zelle; n deren Kern; d Basalmembran.

Nach der Häutung verkleinert sich die sezernierende Zelle unter Verlust ihrer Vakuolen.

Außer bei den Lepidopterenraupen wurden Exuvialdrüsen gefunden: bei der Larve von *Tenebrio molitor* L., bei Chrysomeliden- und Coccinellidenlarven, bei den Larven von Tenthrediniden, bei *Chrysopa* (Plotnikow 1904) und bei den Apterygoten (Philipschenko 1907).

Bei den genannten pterygoten Insekten bestehen die Häutungsdrüsen nicht, wie bei den Raupen, aus drei, sondern nur aus zwei Zellen, deren eine sekretorisch tätig ist, deren andere den Ausführungsgang repräsen-

tiert. — Noch einfacher liegen die Verhältnisse bei den Collembolen, bei welchen die ausführenden Zellen vollständig fehlen. Die Häutungsdrüsenzellen liegen auch hier in streng segmentaler Anordnung. Bei *Neanura* und *Onychiurus* fehlen sie im Kopf und (wie bei allen Collembolen) an den beiden letzten Abdominalsegmenten; jedes Thoraxsegment trägt drei Paare: ein Paar im vorderen Abschnitt des Segmentes jederseits vom Herzen, ein zweites im mittleren Teile des Segmentes unter dem Ganglion und die Drüsen des dritten Paares im hinteren Abschnitt des Segmentes (Fig. 86). Im Prothorax fehlt das obere erste Drüsenpaar. Jedes Abdominalsegment mit Ausschluß des ersten und der beiden letzten besitzt drei Drüsen: zwei im vorderen Abschnitte jederseits vom Herzen, eine an der Ventralseite in der Nähe des hinteren Segmentrandes (welche dem ersten Abdominalsegment fehlt). Bei den Entomobryidae finden sich statt einer Drüse an der Basis jedes Beines und an der Ventralfläche jedes Abdominalsegmentes gewöhnlich deren

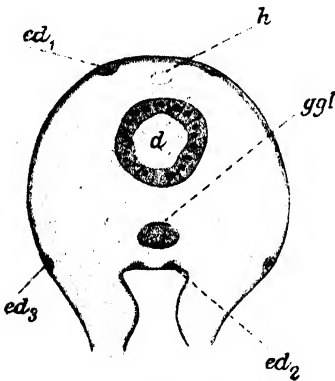


Fig. 86.

Anordnung der Exuvialdrüsen in den Thoraxsegmenten der Achorutidae, Schema. (Philipstschenko 1907.)

ed1, ed2, ed3 1.—3. Exuvialdrüsenpaar; gg1 Ganglion; d Darm; h Rückengefäß.

mehrere ziemlich nahe beieinander. An Stelle der den Achorutiden fehlenden unteren Drüse des ersten Abdominalsegmentes sowie im zweiten bis vierten Abdominalsegment liegt hier hinter dem Ventraltubus eine ganze Gruppe kleiner Drüsenzellen. Bei den Sminthuriden verschwinden mit der Reduktion der beiden ersten Thorakalsegmente die oberen Drüsenpaare des Pro- und Mesothorax und ferner das mittlere (subgangliäre) Drüsenpaar des Metathorax. An der Basis jedes Beines befindet sich stets eine Drüse. An der unteren Fläche des ersten Abdominalsegmentes fehlt die Drüse, dagegen sind je zwei an der Ventralfläche der drei folgenden Segmente vorhanden. Die Entomobryidae und Sminthuridae besitzen auch am Kopf Exuvialdrüsen, und zwar an dessen vorderer oberer Fläche bei der Insertion der Antennen (meist drei

Paare). — Im Gegensatz zu den pterygoten Insekten funktionieren hier die Exuvialdrüsen das ganze Leben hindurch (im Zusammenhang mit den hier an kein Lebensalter gebundenen Häutungen). Philipstschenko, 1907.

Man kann die drei Exuvialdrüsenformen unterscheiden als

1. Philipstschenko'sche Drüsen (einzellig),
2. Plotnikow'sche Drüsen (zweizellig),
3. Verson'sche Drüsen (dreizellig).

9. Hautdrüsen mit verschiedener, z. T. unbekannter Funktion.

Die in weiter Verbreitung bei den Insekten vorkommenden, großen Hautdrüsenzellen mit chitinösem Ausführgang können entweder vollständig voneinander gesondert bleiben und erscheinen dann kuglig oder birnenförmig, oder sie liegen mehr zusammengedrängt und platten sich an ihren Berührungsstellen gegenseitig ab; endlich können sie zu mehr

oder minder umfangreichen Paketen miteinander verbunden sein, wobei dann die Ausführungsgänge nicht mehr gesondert münden, sondern sich zu verschiedenen starken Stämmen miteinander vereinigen. Das gemeinsame Ausführungrohr hat dann eine eigene Wand aus abgeplatteten Zellen und geringelter Chitinintima (wie die Tracheen).

Bei den Coleopteren sind die Hautdrüsen, welche aus isolierten oder zu Gruppen vereinigten Zellen bestehen, auf der Innenfläche der Haut verstreut und wurden von Leydig (1859) bei *Dytiscus* an den Tastern, am Kopf und Thorax, an den Beinen, Elytren und auch an den von den Flügeln bedeckten Rückenpartien aufgefunden. Bei den Hymenopteren haben sie scheinbar mehr die Tendenz, sich zu vereinigen, bilden aber noch zahlreiche Gruppen. Weniger zahlreich bei *Formica*, scheinen sie bei *Myrmica rubra* L. auf ihr Minimum reduziert zu sein (Janet 1898). Bei dem Weibchen dieser Ameise fand Janet acht Paare von Hautdrüsen (Fig. 37), über deren Lage und Beschaffenheit er eingehend Auskunft gibt. Die von Janet konstatierte alkalische Reaktion der Wohnkammern in den Ameisenestern führt der französische Autor auf die Sekrete der Hautdrüsen zurück, welche (mit Ausnahme der Giftdrüsen) alkalische Produkte sind. Durch die den Giftdrüsen entstammende Ameisensäure werden die Tiere selbst geschädigt und können unter ungünstigen Verhältnissen ihrer Wirkung erliegen. Diese wird nun durch die alkalischen Hautdrüsensekrete paralysiert, welche somit den Tieren Schutz gegen das Gift fremder Ameisen sowie gegen ihr eigenes gewähren.

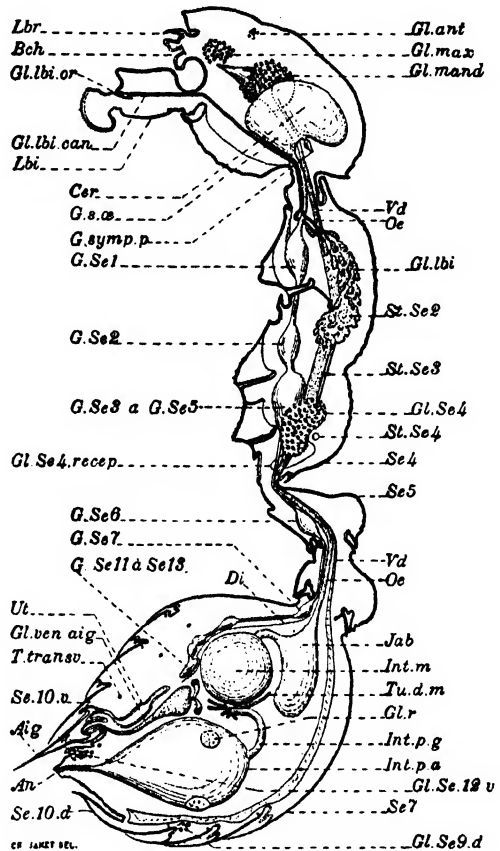


Fig. 37.

Längsschnitt durch *Myrmica rubra* L. (Arbeiter) zur Demonstration der Hautdrüsen. (Janet 1898.)

Lbr Labrum; Beh Mund; Gl. lbi. or Mündung der Labialdrüse, Gl. lbi. can deren Ausführungsgang; Lbi Labium; Cer Gehirn; G. s. α. Unterschlundganglion; G. symp. p Ganglion des paarigen Visceralnervensystems; G. Se 1—13 Ganglien der Bauchkette; Gl. Se 4 recep Receptaculum der Drüse des 4. Segmentes; Di Diaphragma; Ut Uterus; Gl. ven aig Stachelgiftdrüse; T. transv. quere Tracheenstamm; Se 1—18 (v ventral, d dorsal) metacephale Segmente; Aig Stachel; An After; Gl. Se 9 d Dorsaldrüse des 9. Segmentes; Gl. Se 12 v Ventraldrüse des 12. Segmentes; Int. p. a Rectalampulle; Int. p. g Dünndarm; Gl. r Rectaldrüse; Tu. d. m Vasa Malpighii; Int. m Mitteldarm; Jab Kropf; Oe Oesophagus; Vd Rückengefäß; St. Se 4 drittes Spiraculum (des 4. Segmentes); Gl. Se 4 Drüse des 4. Segmentes; St. Se 3 Spiraculum des 3. Segmentes; St. Se 2 des 2. Segmentes; Gl. lbi Labialdrüse; Gl. mand, Gl. max, Gl. ant Mandibel-, Maxillen- und Antennendrüse.

Die am Thoraxende gelegene Drüse (vgl. Fig. 87 u. 88) entleert ihr Sekret in einen weiten Hohlraum, welcher stets mit Luft gefüllt ist; das Sekret dürfte also nur in geringen Mengen ausgeschieden werden und schnell verschwinden. Janet kommt zu der Auffassung, daß vielleicht der Nestgeruch, welcher es der Ameise ermöglicht, ihre Gefährten aus demselben Bau zu erkennen, ein Produkt dieser Drüse sei.

Die Dytisciden (*Dytiscus*, *Acilius*) lassen (bisweilen zu gleicher Zeit) zwei Flüssigkeiten von verschiedener Beschaffenheit austreten: die eine ist milchig und erscheint immer zwischen dem Kopf und der Dorsalregion des Prothorax, die andere gelblich und tritt an der Grenze zwischen Meso- und Metathorax zutage. Diese Sekrete stammen nach Plateau (1876) nicht aus einer lokalisierten vielzelligen Drüse, sondern aus einer großen Anzahl einzelner Hautdrüsen. Die milchige Flüssigkeit ist weder giftig, noch kann sie als sexuelles Anziehungsmittel dienen,

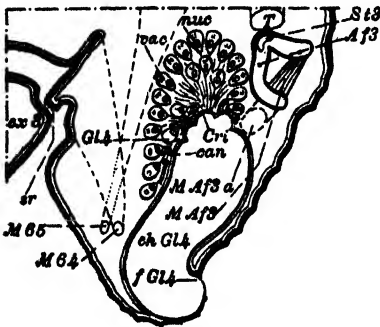


Fig. 38.

Sagittalschnitt durch die am 4. Segment gelegene Drüse des Arbeiters von *Myrmicarubra* L. (Nach Janet 1898.)

Ch GL 4 lufthaltige Kammer, in deren Grunde Cr („Cribellum“) die Drüsenporen; f GL 4 Öffnung der Luftkammer; GL 4 Drüsenzellen; M Af 3 Musculus adductor des Verschlussapparates des 3. Spiraculums St 3; M Af 3 dessen Antagonist; Af 3 Verschlussapparat des 3. Spiraculums; M 64, 65 Muskeln vac Vacuolen; nuc Kerne, can Ausführungsgänge der Drüsenzellen.

weil sie weder leuchtet, noch stark riecht und in Wasser unlöslich ist. Sie dient weder als Verteidigungsmittel noch zur Einfettung des Körpers und ist vom Blute verschieden. Ihre Bedeutung bleibt rätselhaft. — Die Sekrete, welche zwischen dem Meso- und Metathorax austreten, betrachtet Plateau als Produkte solcher Hautdrüsen, welche die Aufgabe haben, mittels ihrer Ausscheidungen namentlich die Hautflächen zu schmieren, welche einer Reibung ausgesetzt sind.

— Nach Holste (1910) wird der milchähnliche Saft im ganzen Prothorax überall da produziert, wo zwischen den Muskeln und der Chitindecke Lücke bleiben. Vom Sternum erstrecken sich die Drüsen am Vorderende des Segmentes jederseits in die Höhe bis an den Rückenschild, wo sie alle Spalten ausfüllen. Ihre Hauptmasse lagert quer unter dem Vorderende des Rückenschildes, und hier

liegt auch jederseits ein großer Drüsensack, in dem das Sekret aufgespeichert wird. Der Drüsensack besitzt einen Ausführungsgang am vorderen umgeschlagenen Rande des Rückenschildes.

Ein merkwürdiges und wiederholt, jedoch erst in neuester Zeit sehr eingehend von P. Schulze (1910 nach dem Manuskript¹⁾) untersuchtes Drüsenorgan ist die Nackengabel (Osmeterium) der Papilionidenraupen. Die nachstehenden Angaben beziehen sich hauptsächlich auf *Papilio machaon* L.

Beunruhigte Tiere strecken aus dem ersten Thorakaltergit zwei schlauchförmige, orangegelb oder rot (tropische Formen) gefärbte Hauteinstülpungen hervor, welche einen stark aromatischen Geruch verbreiten. Die Basis des eingestülpten Organs ist in zahlreiche Falten gelegt; beide Schläuche liegen der dorsalen Körperwand genähert

¹⁾ Erscheint in Zool. Jahrb. Morph. Bd. 32 (1911).

jederseits des Darmes und erreichen etwa die Mitte des dritten Segmentes, wo sich an ihr blindes Ende ein Retraktor ansetzt, der sie jedoch nicht völlig in die Leibeshöhle zurückziehen vermag; vielmehr wird die Basis durch zahlreiche besondere Muskelbündelchen eingestülpt. Die Ausstülpung geschieht durch Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit. Die Schläuche werden je durch zwei voneinander getrennte verhältnismäßig starke Nerven versorgt, welche unverzweigt längs des Retraktors verlaufen und an jedem Teilbündel des Retraktors kurz vor dessen Ansatz an den Schlauch mit einer Polplatte enden; sie scheinen rein motorisch zu sein und keine Zweige an die Drüse selbst abzugeben.

Das Epithel besteht in der größten Ausdehnung des Schlauches aus großen, flachen, rundlich polyedrischen Zellen, welche im Leben mit größeren und kleineren Kügelchen angefüllt sind und auch andere Einschlüsse enthalten können. Die Cuticula dieses Epiderms (Intima des Schlauches) bildet über jeder Zelle einen mächtigen, rundlichen Chitinsockel, auf welchem sich sekundäre Erhebungen in mehrere fingerförmig starre Spitzen ausziehen; die Zwischenräume zwischen diesen Sockeln bestehen aus dünnem, schwach gewelltem Chitin. Hier finden sich bei *P. machaon* L. gelbe Kristalle, die sich als ein Carotin erwiesen haben.

Dicht hinter der gemeinsamen Basis der Schläuche besitzt deren jeder eine Anschwellung, welche bei erwachsenen Raupen ungefähr ein Viertel des ganzen Schlauches einnimmt: den Hauptdrüsenkomplex („ellipsoide Drüse“, Schulze). Seine Zellen gleichen in der Form ungefähr den Leberzellen der Wirbeltiere. An ihrer Oberfläche gehen sie ohne Grenzen ineinander über, ihre Kerne sind groß. — Die sämtlichen Zellen des Schlauches liegen einer kerneführenden Grenzlamelle auf, zwischen deren beiden Lamellen die Tracheen des Organs zu enden scheinen.

Das Sekret ist sauer, von starkem, kaum unangenehmem Geruch und nicht widerwärtigem, etwas beißendem Geschmack (Karsten). Bei *Parnassius* fehlt jedoch jeder noch wahrnehmbare Geruch (Schulze). Das Sekret wird von allen Schlauchzellen produziert, wobei sich der Kern in interessanter Weise beteiligt (Näheres siehe Schulze!).

Da diese Drüse während der Puppenperiode verschwindet und nicht neu gebildet wird, haben wir in ihr ein provisorisches Larvenorgan vor uns, welches Schulze in geschickter und einleuchtender Weise von den aus Dornen hervorgegangenen, fleischigen Zapfen des ersten Segmentes verwandter Raupen ableitet.

Man hat früher allgemein, jedoch, wie oft in ähnlichen Fällen, mit recht mangelhafter Begründung die Nackengabel als Abwehrorgan gegen Feinde angesehen. Die Beobachtung hat indessen gelehrt, daß sie die Ichneumoniden durchaus nicht abschreckt, ebenso wenig Vögel. Schulze konstatierte, daß die Raupen von Eidechsen gefressen werden, ohne durch die Nackengabel einen rettenden Erfolg zu erzielen; er bringt mit allem Vorbehalt dieses Organ mit der Tatsache in Verbindung, daß die es besitzenden Raupen vorwiegend giftige und aromatische Stoffe aufnehmen, welche möglicherweise von der Drüse ausgeschieden und zur Verdunstung gebracht würden.

Guenée (1867) fand bei der Raupe von *Lycaena boëtica* L. am 11. Segment etwas hinter und unter dem letzten Stigmenpaar zwei den Stigmen ähnliche Öffnungen, aus welchen das beunruhigte Tier je einen eigentümlichen Körper ausstülpen kann, welchen der genannte Autor ganz passend

mit einem Polypen vergleicht, der seine verzweigten Tentakeln ausgestreckt hat. In der Mitte des 10. Segmentes befindet sich eine ausstülpbare halbkuglige Blase, welche eine Flüssigkeit austreten läßt. Diese fadenziehende Substanz dürfte zuckerhaltig sein und wird regelmäßig von Ameisen aufgesogen (Näheres bei Thomann 1901). Thomann faßt die paarigen Organe des vorletzten Segmentes, die wie die mittlere Drüse auch anderen *Lycaenidenraupen* eigen sind (*L. argus* L., *dorylas* Hb.) als Duftorgane auf, deren Sekret auf die Ameisen anziehend wirke.

Übrigens sei hier auf die kürzlich durch Krüger (1910) genauer untersuchten „Myrmecophilendrüsen“ von *Claviger testaceus* Preissl. aufmerksam gemacht.

Unter den Malacodermata (Coleoptera) finden wir bei *Malachius bipustulatus* L., *Anthoncomus equestris* Fabr. und *Ebaeus thoracicus* Fabr, an den Seiten des Pro- und Mesothorax und auf der Mitte des Abdomens orangegelbe fleischige Warzen, welche vorgestülpt werden können (Laboulbène) und deren vordere drei-, deren mittlere zweiästig erscheinen. Die vier ausstülpbaren Säcke von *Malachius aeneus* L. liegen symmetrisch auf den Seitenflächen des Körpers, das vordere Paar zwischen Kopf und Prothorax, das hintere Paar hinter den Pleuralstücken des Metathorax zwischen diesem und dem ersten Abdominalsegment (Lielg 1874). Die birnenförmigen Drüsenzellen sind zwischen die Deckzellen der Schläuche eingestreut, an den Spitzen der Ausläufer am stärksten gehäuft. Ihr chitinöser Ausführungsgang verläuft gewunden intracellulär und mündet mit deutlichem Porus auf der Cuticula aus. Diese (Intima) ist dick, regelmäßig gefaltet und (mit Ausschluß der Äste) mit kleinen haarigen Höckerchen besät. Die Ausstülpung geschieht durch Blutdruck, die Einziehung durch Muskeln. Über die Natur des Sekretes ist nichts Sicheres ermittelt (Klemensiewicz 1882).

Harrison (1906) fand bei *Stylopyga orientalis* L. ein Drüsenpaar, das beiden Geschlechtern zukommt und im 6. Abdominalsegment durch eine unpaare Öffnung mündet. Da die Ausmündung ventral zwischen dem 6. und 7. Sternit stattfindet, kann man diese Organe als Sternaldrüsen bezeichnen (im Gegensatz zu den Stinkdrüsen). Sie bestehen aus zwei longitudinal verlaufenden Säcken, welche durch eine Querbrücke miteinander verbunden sind. Die drüsigen Epithelzellen, welchen eine chitinöse Intima aufliegt, enthalten ein bis zum Kern reichendes Ausführungsröhrchen. Die Bedeutung ihres Sekretes ist unbekannt.

Philipstschenko (1907) fand bei *Orchesella rufescens* Tulb. subepidermale Drüsenzellen, welche die Hautzellen an Größe erheblich übertreffen und in der Regel zu Gruppen angeordnet sind, indem sie einschichtige Plättchen bilden; solche finden sich an der Dorsalseite aller Abdominal- und Thorakalsegmente mit Ausnahme des Prothorax. Im Meso- und Metathorax verbreiten sie sich häufig auch auf die lateralen Oberflächen des Segmentes. Auch im Kopfe liegen hintereinander dorsal zwei Anhäufungen dieser Zellen. Ihre Anzahl nimmt mit dem Alter des Tieres zu, indem sie sich amitotisch teilen, wobei zunächst eine Teilung der Kernkörperchen stattfindet. Die physiologische Bedeutung dieser Zellen bleibt rätselhaft. Morphologisch glaubt Philipstschenko sie mit den Oenocyten der höheren Insekten in Zusammenhang bringen zu dürfen. Genetisch sind sie integumentaler Natur (vgl. Oenocyten).

Hinsichtlich der Stirndrüsen der Termitensoldaten sei auf die Mitteilungen von Bugnion (1910) verwiesen.

Das Grabersche Organ.

Graber (1878) fand bei einer Fliegenlarve in der Medianlinie des Rückens hinter dem Ende des Rückengefäßes und unmittelbar hinter der Grenzfurche zwischen dem 9. und 10. Segment ein vom Integument vollkommen abgesondertes Organ in Gestalt einer hellen, 0,3 mm langen, birnenförmigen Blase, deren freier Kopf nach vorn gewendet ist, während sich ihr Hinterende in ein enges Rohr verlängert. Das Rohr und seine blasige Enderweiterung verhalten sich histiologisch wie eine Drüsenbildung und besitzen eine Tunica propria und chitinöse Intima. In der Chitinkapsel der Blase liegen schwarze Körper in Form hohler Chitinbildungen mit z. T. höckeriger Oberfläche, die nach Art eines Spritzfläschchens in einen dünnen hohlen Stiel übergehen und deren im ganzen acht entwickelt sind (vier hintereinander gelegene Paare). Die beiden ersten Körper hängen wie Beeren an ihren Stielen an der etwas eingestülpten Decke. Der Raum, in welchem sie sich befinden, ist nach hinten vom übrigen Blasenlumen (unvollständig, Lécaillon 1906) abgeschlossen durch eine quere Scheidewand. Das zweite Paar der gestielten Körper ist von einem besonderen „Hautsack“ (Binnenblase) umschlossen, an dem sie ebenso hängen, wie die beiden ersten in ihrer Kammer. Die Binnenblase setzt sich mit halsartiger Einschnürung in die folgende Blasenabteilung fort. Der dem zweiten wesentlich gleiche dritte Binnensack umschließt zwei Paare gestielter Körper. Während das erste Paar von einer, das zweite von zwei Hüllen umgeben ist, besitzen das dritte und vierte Paar drei Hüllen. Ein dünner und ein dicker Nerv, deren ersterer am Kopf der Blase eine dicke ganglienartige Anschwellung bildet, sowie Muskeln treten an das Organ heran. — Graber betrachtet diesen Apparat unter Vorbehalt als Gehörorgan. — In etwas abweichender Beschaffenheit fand Henneguy (1904) das Grabersche Organ bei anderen (ebenfalls unbestimmten) Dipterenlarven wieder und vermutet in ihm ein chordotoniales Organ. — Nach Lécaillon (1905) existiert dieses Organ bei allen Larven von *Tabanus quatuornotatus* Meig. schon bei dem Ausschlüpfen aus dem Ei, entwickelt sich aber mit dem Wachstum des Tieres noch weiter. Die voneinander abweichenden Befunde Graber's und Henneguy's erklären sich daraus, daß ersterer alte, letzterer junge Tiere untersucht hat. Im Gegensatz zu Graber fand Lécaillon, daß die gestielten Körper nicht immer regelmäßig paarig angeordnet liegen, sondern oft in einer Reihe im Endgange des Organs angetroffen werden, in welchem sich auch bisweilen nur eine unpaare Anzahl vorfindet, woraus sich ergebe, daß diese Körper nach außen entleert werden können. Der französische Forscher sieht vielmehr Drüsen- als Sinnesorgane in den fraglichen Bildungen und fand später (1906) zur Bestätigung dieser Auffassung, daß der Gang in der Medianlinie des vorletzten Segmentes ausmündet und daß die schwarzen Körper ausgestoßen und wiedergebildet werden. — Schließlich untersuchte Paoli (1908) dieses Organ bei einer *Tabanus*-Larve, bei welcher es im 8. Abdominalsegment liegt. Die Anzahl der mit Flüssigkeit gefüllten, in einer Reihe gelegenen Chitinkapseln nimmt mit dem Alter des Tieres zu und wächst bis auf sieben, doch ist nur die vordere jüngste und zugleich größte in Funktion. Jede Kapsel umschließt ein Paar spröder hohler Chitinkugeln, die je an einem Stiele suspendiert sind. Die Ausmündung findet an der Grenze zwischen dem 8. und 9. Segmente statt. Paoli führt das eigentümliche Knistern, welches

die Larve hören läßt, auf die Tätigkeit des Graberschen Organs zurück und schreibt den beiden Tracheenstämmen, die es umfassen, die Wirkung von Resonatoren zu.

Literaturverzeichnis.

- Anthony, J. The markings on the Battledore Scales of some of the Lepidoptera. *Monthly Microsc. Journ.* Vol. 7. London 1872.
- Structure of Battledore-Scales. *Ibid.*
- Arnhard, L. Die Zwischenräume zwischen den Wachsdrüsenzellen der Honigbiene. *Zool. Anz.* Bd. 80. 1906.
- Sekundäre Geschlechtscharaktere von *Acherontia atropos*. *Verh. K. K. Zool. bot. Ges. Wien.* Bd. 29. 1879.
- Aubé, C. Note sur une sécrétion fétide d'*Eumolpus pretiosus*. *Ann. Soc. Ent. Fr. Bull.* 1837. Bd. 6.
- Aurivillius, Ch. Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. *Bihang till Kongl. Svenska Vetenskabs-Akademiens Handlingar.* Bd. 5. Stockholm 1878—1880.
- Baer, M. Über Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. 65. 1899.
- Baylei, J. S. Über die Haarbüschel der nordamerikanischen *Catocala procumbens*. *Stett. entom. Zeitschr.* Bd. 43.
- Femoral tufts or pencils of hair in certain Catocalae. *Papilio* Bd. 2. 1882. — *Stett. Ent. Ztg.* Bd. 48. 1882.
- Barrett, C. G. Odour emitted by the male of *Hepialus hectus*. *Ent. Monthly Mag.* Vol. 19. 1882.
- Singular habit of *Hepialus hectus*. *Ent. Monthly Mag.* Vol. 23.
- Scent of the male *Hepialus humuli*. *Ent. Monthly Mag.* Ser. 2. Vol. 3, 1892.
- Batelli, A. Di una particolarità nell' integumento dell'*Aphrophora spumaria*. *Monitore Zool. ital.* Anno 2. 1891.
- Becquerel, H. et Ch. Brogniart, La matière verte des Phyllies, Orthoptères de la famille des Phasmides. *C. R. Acad. d. Sc. Paris.* T. 118. 1894.
- Beille, L. Étude anatomique de l'appareil urticant des Chenilles processionnaires du Pin maritime (*Cnethocampa pityocampa*). *C. R. Soc. Biol.* 1896. Sér. 10. 8e Supplément.
- Bemmelen, J. F. van. Über die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. *Tijdschr. der Nederland. Dierkundige Vereeniging* Ser. 2. 1889.
- Bernard-Deschamps. Recherches microscopiques sur l'organisation des ailes des Lépidoptères. *Ann. Sc. nat.* Sér. 2. T. 3. 1835.
- Recherches microscopiques sur l'organisation des élytres des Coléoptères. *Ann. Sc. nat.* Sér. 3. T. 3. 1845.
- Bertkau, Ph. Duftapparat an Schmetterlingsbeinen. *Entom. Nachr.* 1879.
- Ergänzung (Duftvorrichtungen bei Lepidopteren). *Entom. Nachr.* 1880.
- Über den Stinkapparat von *Lacon murinus* L. *Arch. für Naturg.* Bd. 41. 1884.
- Über den Duftapparat von *Hepialus hecta* L. *Arch. f. Naturg.* Bd. 48. 1882. — *Biol. Centralbl.* Bd. 2. 1882.
- Entomolog. Miscellen. 1. Über Duftvorrichtungen einiger Schmetterlinge. *Verh. der Naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlande und Westfalen.* Bd. 41. 1884.
- Duftapparate heimischer Lepidopteren. *Verh. der Naturhist. Ver. preuß. Rheinlande.* Bd. 44. 1887.
- Biedermann, W. Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. *Denkschr. Med. nat. Ges. Jena.* Bd. 11. Festschrift Haeckel. 1904.
- Bisson, E., e A. Verson. Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. *Pubblicazioni della stazione zool. di Padova* 1891.
- Bono, de. Sull' umore segregato della *Timarcha pimelioides* Schaeffer, Ricerche sperimentali. *Il Natural. siciliano*, Anno 8. 1888—1889.
- Bordas, L. Les glandes défensives ou odorantes des Blattes. *C. R.* Vol. 182. 1901.
- Borgert, H. Die Hautdrüsen der Tracheaten. Jena 1891.

- Brandes, G. Über Duftapparate bei Käfern. Stuttgart. — Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. 72. H. 3. 1899.
- Breslau, E. Das Wachs und die Organe der Wachsbereitung bei der Honigbiene. Cosmos, Stuttgart. Bd. 4. 1907.
- Bugnion, E., Le Terme noir de Ceylan, *Eutermes monoceros* Koen. Ann. Soc. Ent. France. Vol. 78. 1910.
- et Popoff, N. Le Terme à latex de Ceylan *Coptotermes travians* Haviland. Mém. Soc. Zool. France, 28e Année. — 1910.
- — Les glandes cirières de *Flata* (*Phromnia*) *marginella*. Fulgorelle portelaine des Indes et de Ceylan. Bull. soc. Vaud. Sc. nat. (5) Vol. 43.
- Büsgen, M. Der Honigtau. Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzensäusen. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.
- Carius, L. Annal. der Chemie und Pharmacie T. 114.
- Carlet, G. Sur les organes sécréteurs et la sécrétion de la cire chez l'Abeille. C. R. Acad. d. Sc. Paris T. 110. 1890.
- La cire et ses organes sécréteurs. Le Naturaliste 1891.
- Chatin, J. Sur l'origine et la formation du revêtement chitineux chez les larves des Libellules. C. R. Acad. d. Sc. Paris 1892.
- Observations histologiques sur les adoptions fonctionnelles de la cellule épidermique chez les Insectes. C. R. Acad. d. Sc. 1895. Bd. 120.
- La cellule épidermique des Insectes; son paraplasm et son noyau. C. R. Acad. d. Sc. Paris 1895. Bd. 120.
- Cholodkowsky, N. Entomol. Miscellen V. Über Spritzapparate der Cimbicidenlarven. Horae Soc. Ent. Rossicae Vol. 30. 1897.
- Über das Bluten der Cimbicidenlarven. Ebenda.
- Claus, C. Über die Seitendrüsen der Larven von *Chrysomela populi*. Z. f. wiss. Zool. Bd. 11. 1862.
- Über Schutzaffen der Raupe des Gabelschwänzes. Würzburger Naturw. Zeitschr. Bd. 3. 1862. 14. Sitzung.
- Über die wachsbereitenden Hautdrüsen der Insekten. Sitzungsber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. zu Marburg 1867. Nr. 8.
- Combes, P. Les glandes à parfum des Lépidoptères. Le Cosmos N. S. T. 53. 1904.
- Coste, F. H. P. Contributions to the chemistry of Insect colours. The Entomologist Vol. 23—24. — Nature Vol. 45. 1890/91.
- On Insect colours. Nature Vol. 45.
- Cuénot, L. Sur la saignée réflexe et les moyens de défense de quelques Insectes. Arch. zool. expér. Sér. 3. Vol. 4. 1896.
- Le sang de *Meloe* et le rôle de la cantharidine dans la biologie des Coléoptères vésicants. Bull. Soc. Zool. France. T. 15. 1890.
- Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 118. 1894.
- Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Sauterelles. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 122. 1896.
- Dahl, F. Die Fußdrüse der Insekten. Arch. micr. Anat. Bd. 25. 1885.
- Dalla Torre, K. v. Die Duftapparate der Schmetterlinge. Cosmos Bd. 17. 1885.
- Deegener, P. Das Duftorgan von *Hepialus hecta* L. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 71. 1902.
- Das Duftorgan von *Phassus Schamyl* Chr. 1. Anatom.-histolog. Teil. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 78. 1905.
- Denham, Ch. S. The acid secretion of *Notodonta concinna*. Insect Life Vol. 1. 1888.
- Dewitz, H. Wie ist es den Stubenfliegen und anderen Insekten möglich, an senkrechten Glaswänden emporzulaufen. Sitzungsber. Ges. naturf. Frde. Berlin 1882.
- Weitere Mitteilungen über den Kletterapparat der Insekten. Ebenda.
- Die Befestigung durch einen klebenden Schleim beim Springen gegen senkrechte Flächen. Zool. Anz. Bd. 6. 1883.
- Über die Fortbewegung der Tiere an senkrechten glatten Flächen vermittelt eines Sekretes. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiol. Bd. 33. 1884. — Zool. Anz. Bd. 7. 1884.
- Über die Wirkung der Haftläppchen toter Fliegen. Entom. Nachr. 10. Jahrg. 1884.
- Weitere Mitteilungen über das Klettern der Insekten an glatten senkrechten Flächen. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.

- Dewitz, H. Richtigstellung der Behauptungen des Herrn Dahl. Arch. micr. Anat. Bd. 26. 1886.
- Wie klettern die Insekten an glatten Wänden. Entom. Nachr. 1884.
- Dimmock, G. Organs probably defensive in function, in the larva of *Hyperchiria varia* Walk (*Saturnia io* Harris). Psyche Vol. 3. 1882.
- On some glands which open externally on Insects. Psyche Vol. 3. 1882.
- Dreyer, A. Über die Form, Struktur, Entwicklung und Farben der Schuppen der Großschmetterlinge. Jahrb. St. Gall. nat. Ges. 1905, 1906.
- Dreyling, L. Über die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
- Weitere Mitteilungen über die wachsbereitenden Organe der Honigbiene. Ebenda Bd. 27. 1904.
- Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 22. 1905.
- Beobachtungen über die wachsbereitenden Organe bei den Hummeln nebst Bemerkungen über die homologen Organe bei Trigonen. Zool. Anz. Bd. 29. 1905.
- Dujardin, F. Mémoire sur l'étude microscopique de la cire, etc. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 12. 1849.
- Edwards, H. Fans on the feet of *Catocala*-Moths. Papilio Vol. 2.
- Emery, C. Fortbewegung von Tieren an senkrechten und überhängenden glatten Flächen. Biol. Centralbl. Bd. 4. 1884.
- Enderlein, G. Die Klassifikation der Embiiden nebst morphologischen und physiologischen Bemerkungen besonders über das Spinnen derselben. Zool. Anz. Nr. 6. Bd. 35.
- Fenn, C. Glandes on the Thorax of Certain Lepidoptera. Ent. Record Vol. 1. 1890.
- Fischer, L. H. Mikroskopische Untersuchungen über die Käferschuppen. Isis Vol. 6. 1846.
- Fügner, K. Duftapparat bei *Sphinx ligustri*. Entom. Nachr. 1880.
- Gerstäcker, A. Über das Vorkommen von ausstülpbaren Hautanhängen am Hinterleibe von Schaben. Arch. f. Naturg. Bd. 27. 1861.
- Gilson, G. The odoriferous apparatus of *Blaps mortisaga*. Rep. 58th meeting. Brit. Assoc. Adv. Sc. 1889.
- Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga* et de quelques autres espèces. La Cellule T. 5. 1889.
- On segmentally disposed thoracic glands in the larvae of the Trichoptera. Journ. Linn. Soc. London T. 25. 1897.
- Gissler, C. F. On the repugnatorial glands in *Cleodes*. Psyche Vol. 2.
- Odoriferous glands on the 5th abdominal segment in nymph of *Lachnus strobi*. Packards Report on Forest and Shade Tree Insects. 1890.
- Goossens, M. Des chenilles urticantes. Ann. Soc. Ent. France. 6. Sér. T. 1. 1881.
- Des chenilles vésicantes. Ann. Soc. Ent. France. 6. Sér. T. 7. 1886.
- Goureaux. Mémoire sur l'irisation des ailes des Insectes. Ann. Soc. Ent. France 2. Sér. Vol. 1. 1843.
- Griffiths, A. B. Recherches sur les couleurs de quelques Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris Vol. 115. 1892.
- Gneüé, A. D'un organe particulier que présente une Chenille de *Lycaena*. Ann. Soc. Ent. de France. 4. Sér. 1867.
- Guilbeau, B. H. The origin and formation of the froth in Spittle-Insects. Amer. Natural. Vol. 42. 1908.
- Gulde, J. Die Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera heteroptera. Ber. Senckenberg nat. Ges. Frankfurt a. M. 1902.
- Haase, E. Duftapparate indo-australischer Schmetterlinge. 1. Rhopalocera. Correspondenzblatt d. Entom. Vereins Isis zu Dresden Nr. 3. 1886.
- 2. Heterocera. Ebenda Nr. 4. 1887.
- 3. Nachtrag und Übersicht. Ebenda Nr. 5. 1888.
- Der Duftapparat von *Acherontia*. Zeitschr. f. Entom. Breslau N. F. 1887.
- Dufteinrichtungen indischer Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888.
- Stinkdrüsen der Orthopteren. Sitzungsber. Ges. nat. Frde. Berlin 1889.
- Über sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen. Zeitschr. f. Entom. Neue Folge H. 9.
- Hagen, H. A. On the color and pattern of Insects. Proc. Am. Acad. Arts V. 17.
- Hall, C. G. Peculiar odor emitted by *Acherontia atropos*. Entomologist. London Vol. 16. 1889.

- Harrison, Ruth M. Preliminary account of a New Organ in *Periplaneta orientalis*. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 50. 1906.
- Hemmerling, H. Über die Hautfarbe der Insekten. Bonn 1878.
- Studien über die Hautfarbe bei Käfern und Schmetterlingen. Intern. Ent. Zeitschr. 2. Jahrg. Nr. 18. Guben 1908.
- Henseval, M. Étude comparée des glandes de Gilson. Organes métamériques des larves d'Insectes. La Cellule T. 11. 1895.
- Hoffmann, R. W. Über den Ventraltubus von *Tomocerus plumbens* L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
- Hopkins, F. F. Uric acid derivatives functioning as pigments in Butterflies. Proc. Chem. Soc. London 1889 — Nature Vol. 11. 1889.
- Pigment in yellow Butterflies. Nature Vol. 44. 1891.
- The pigments of the Pieridae. Proc. Roy. Soc. London Vol. 57. 1894.
- Horvath, G. Sur les cornicules ou nectaires des Aphidiens. C. R. 6me Congr. internat. Zool. Berne. 1905.
- Illig, K. G. Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica H. 38. 1902.
- Izquierdo. Sobre los líquidos arrojados por los Insectos para defenderse de sus enemigos. Actes Soc. scient. Chili T. 5. 1896.
- Jaeger. Über die Entdeckung von einer Bewegung in den Schuppen der Schmetterlingsflügel. Isis 1837.
- Karsten, H. Bemerkungen über einige scharfe und brennende Absonderungen verschiedener Raupen. Arch. Anat. Physiol 1848.
- Keferstein, A. Über die Tagsschmetterlingsgattung *Colias*. Verh. der K. k. zool. bot. Ges. Wien Bd. 32. 1882.
- Keller, C. Die brennenden Eigenschaften der Processionsraupen. Cosmos Bd. 13. 1883.
- Kellogg, V. L. The taxonomic value of the scales of the Lepidoptera. Kans. Univ. Quar. Vol. 3. Nr. 1. 1894.
- Kettelhoit, Th. De squamis Lepidopterorum. Bonnae 1860.
- Kirby, W. Fans on the forelegs of *Catocala fraxini*. Papilio Vol. 2.
- Klatt, B. Die Trichterwarzen der Liparidenlarven. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 27. 1908.
- Klomensiewicz, S. Zur näheren Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei *Malachius*. Verh. der K. k. zool. bot. Ges. Wien Bd. 32. 1882.
- Kleuker, F. Über endoskelettale Bildungen bei Insekten. Dissert. Göttingen 1883.
- Köhler, Fr. Die Duftschnuppen der Gattung *Lycaena* auf ihre Phylogenie hin untersucht. Zool. Jahrb. Bd. 13. 1900.
- Krawkow, N. P. Über verschiedenartige Chitine. Zeitschr. Biol. Bd. 11. 1893.
- Krauss, H. Die Duftdrüse der *Aphlebia bivittata* Brullé von Teneriffa. Zool. Anz. Bd. 13. 1890.
- Krüger, E. Beiträge zur Anatomie und Biologie des *Claviger testaceus* Preysl. Zeitschr. f. wiss. Zool. 95. Bd. 1910.
- Krukenberg, C. Fr. W. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Farbstoffe und der Farben. Heidelberg 1884.
- Kulagin. Structure des glandes cutanées chez les chenilles du ver à soie impair. Ann. Inst. Agronom. Moscou. Année 3. Livre 1. 1897.
- Kunckel d'Herculais, J. Recherches sur les organes de sécrétion chez les Insectes de l'ordre des Hémiptères. C. R. Acad. Sc. Paris T. 63. 1866. — Ann. Soc. Ent. France. Sér. 4. T. 7. 1867.
- La punaise de lit et ses appareils odoriférants. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 103. 1886. — Ann. Mag. Nat. Hist. (5) Vol. 18. 1886.
- Le criquet pèlerin (*Schistocerca peregrina*) et ses changements de coloration. C. R. Acad. Sc. Paris T. 114. 1892. — Ann. Soc. Ent. France T. 61. 1892.
- Étude comparée des appareils odorifiques dans les différents groupes d'Hémiptères hétéroptères. C. R. Acad. Sc. Paris T. 120. 1895.
- Laboulbène, A. Notes sur les caroncles thoraciques du *Malachius*. Ann. Soc. Ent. France. Sér. 3. T. 6. 1858.
- Mac Lachlan, R. On the existence of scales on the wings of the Neuropterous genus *Isoclipteron* Costa. Ent. Monthly Mag. Vol. 22. 1886.
- Latham, A. G. The causes of the metallic lustre of the scale on the wings of certain Moths. Proc. Lit. Philos. Soc. Manchester, Bd. 3. — Quart. Journ. micr. Sc. N. Ser. Vol. 4. 1864.
- Laudon. Einige Bemerkungen über die Prozessionsraupen und die Ätiologie der Urticaria endemica. Arch. Path. Anat. Bd. 125. 1891.

- Leidy, J. Odoriferous glands of Invertebrata. Proc. Acad. Philadelphia Vol. 4. 1849.
- Lelièvre, E. Both sexes of *Thais polyxena* emit an odorous exhalation. Notes on exhalation from *Spilosoma fuliginosa*. Naturaliste, Juni 1880.
- Liegl, H. Über den Ausstülpungsapparat von *Malachius* und verwandte Formen. Inaugural-Dissert. Göttingen 1874.
- Linden, M. v. Das rote Pigment der Vanessen, seine Entstehung und seine Bedeutung für den Stoffwechsel. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Vers. 13. 1903.
- Die gelben und die roten Farbstoffe der Vanessen. Biol. Centralbl. Bd. 23. 1903.
- Über den Einfluß der Sauerstoffentziehung während des Puppenlebens auf die Gestaltung der Schmetterlinge. C. R. 6me Congr. internat. Zool. Berne. 1905. — Mittell. Schweiz. entom. Ges. Vol. 11. 1905.
- Recherches morphologiques, physiologiques et chimiques sur la matière colorante des Vanesses. Ann. Sc. Nat. Zool. (8) T. 20. 1905.
- Lowne, B. On the so-called Suckers of *Dytiscus* and the Pulvilli of Insects. Trans. R. Micr. Soc. 1871.
- Lutz, Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.
- Magretti, Del prodotto di secrezione particolare in alcuni Meloidi. Boll. scientif. Nr. 1. 1881.
- Mayer, A. G. The development of the wing-scales and their pigment in Butterflies and Moths. Bull. Mus. Comp. Zool. Vol. 29. 1896.
- On the color and color-patterns of Moths and Butterflies. Proc. Bost. Soc. Nat. Hist. Vol. 27. 1897.
- Mayer, F. T. K. Staub der Schmetterlingsflügel. Allgem. Medizin. Cent.-Ztg. Jahrg. 29. 1860.
- Maynard, C. L. The defensive glands of a species of *Phasma*, *Anisomorpha buprestoides*. Contribut. to Scienc. T. 1. 1889.
- Minchin, E. A. Note on a new Organ, and on the Structure of the hypodermis in *Periplaneta orientalis*. Quart. Journ. Micr. Soc. Vol. 24. 1888.
- Further observations on the dorsal gland in the abdomen of *Periplaneta* and its allies. Zool. Anz. 1890, 13. Jahrg.
- Müller, Fritz. Über Harpinsel, Filzflecke und ähnliche Gebilde auf den Flügeln männlicher Schmetterlinge. Jena. Zeitschr. f. Natur. Bd. 11. 1877.
- Beobachtungen an brasilianischen Schmetterlingen. Cosmos. Bd. 1 u. 2. 1877.
- Über Schmetterlingsdüfte. Ebenda.
- Duftwerkzeuge von *Epicalia acontius* und *Myscelia orsis*. Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro. Vol. 2. 1877.
- Duftwerkzeuge von den Beinen verschiedener Schmetterlinge. Ebenda.
- Die „sexual spots“ der Männchen von *Danaë erripus* und *grippus*. Ebenda.
- Die Stinkkölbchen der weiblichen Maracujafalter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. 1878.
- Die Duftschnuppen der Schmetterlinge. Ent. Nachr. 1878, 4. Jahrg.
- Duftapparat an der Basis des Abdomens von *Sphinx convolvuli*, *ligustri* etc. Proc. Ent. Soc. London 1878.
- Wo hat der Moschusduft der Schwärmer seinen Sitz? Cosmos. Bd. 3. 1878.
- Duftwerkzeuge von *Antirrhoea archoea*. Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro. Vol. 3. 1878.
- Hagen, H. A. The color and pattern of Insects. Cosmos 1883, Bd. 13.
- Müller, W. Duftorgane der Phryganiden. Arch. f. Naturg. 1887, Jahrg. 53.
- Newbigin, M. J. The Colours and Pigments of Butterflies. Nat. Sc. Vol. 14. 1899.
- Odier, A. Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des Insectes. Mém. Soc. Hist. Nat. Paris, Vol. 1.
- Oettinger, R. Über die Drüsentaschen am Abdomen von *Periplaneta orientalis* und *Phyllodromia germanica*. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
- Packard, A. S. The fluid ejected by Notodontian Caterpillars. Amer. Naturalist Vol. 20. 1886.
- An eversible gland in the Larva of *Orgyia*. Ebenda.
- The eversible-repugnatorial scent glands of Insects. Journ. N. Y. Ent. Soc. Vol. 3, 4. 1895.
- Paoli, G. Intorno all'organo del Graber nelle larve di Tabanidi. Redia Firenze Vol. 4. 1908.
- Passerini, N. Sopra i due tubercoli addominali della larva della *Porthesia chrysorrhoea*. Bollet. Soc. Ent. ital. Anno 13. 1881.
- Patton, W. H. Scent-glands in the larva of *Limacodes*. Canad. Ent. 1891, Vol. 23.

- Philipstschenko, J. Anatom. Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.
- Piepers, M. C. Over den zoogenamden haarn der Spingiden-rupsen. Tijdschr. voor Entom. 1889, 32 deel. Vers.
- Plateau, F. Note sur une sécrétion propre aux Coléoptères Dytiscides. Annal. Soc. Ent. Belgique. T. 19. 1876.
- Plotnikow. Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.
- Pollack, W. Duftapparate der *Hadena atriplicis* und *Litargyria*. 15. Jahrb. Westfäl. Prov. Ver. Münster 1886.
- Porta, A. La secrezione della spuma nella *Aphrophora*. Monit. Zool. ital. 1901, Vol. 12.
- Ricerche sull'apparato di secrezione e sul secreto della *Coccinella 7-punctata* L. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
- Porter. Pequena contribucion a la fisiologia de los Insectos. Sobre la naturaleza del liquido que como medio de defensa emiten algunos Coleopteros. Actes Soc. Scient. Chili. T. 4. 1895.
- Prittwitz. *Hepialus hectus*. Stett. Entom. Ztg. 1845.
- Poulton, E. B. Notes in 1885 upon Lepidopterous larvae and pupae, including an account of the loss of weight in the freshly-formed lepidopterous-pupa, etc. Trans. Ent. Soc. London 1885.
- Notes in 1886 upon lepidopterous-larvae, etc. Ebenda 1887, Part 3.
- Querton, L. Du mode de formation des membranes cellulaires. Trav. Stat. Zool. de Wimereux. T. 7. 1899.
- Reichenau, W. v. Die Duftorgane des männlichen Ligusterschwärmers. Cosmos Bd. 7. 1880.
- Der Duftapparat von *Sphinx ligustri*. Ent. Nachr. 1880.
- Reid, Wm. Glands on the Thorax of certain Lepidoptera. Ent. Record 1891, Vol. 1.
- Riley, V. Notes on the eversible glands of larvae of *Orgyia* and *Parorgyia*, etc. 5th Rep. U.S. Ent. Comm. 1885.
- Rimsky-Korsakow, M. Über das Spinnen der Embiiden. Zool. Anz. Bd. 36. 1910.
- Beitrag zur Kenntnis der Embiiden. Zool. Anz. Bd. 29. 1905.
- Robson, J. E. The flight and pairing of the genus *Hepialus*. Ent. Monthly Mag. Vol. 27. 1891.
- Rombouts, J. E. De la faculté qu'ont les Mouches de se mouvoir sur le verre et sur les autres corps polis. Arch. Mus. Teyler Harlem, 4e Part. 1883.
- Über die Fortbewegung der Fliegen an glatten Flächen. Zool. Anz. 1884.
- Rossum, A. J. van. Werking van haren der processie-rups op de menschelijke huid. Tijdschr. Entom. D. 48. 1905.
- Schaposchnikow, Ch. Das Duftorgan von *Phassus Schamyl* Chr. 2. Ethologischer Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. 1905.
- Schneider, R. Die Schuppen aus den verschiedenen Flügel- und Körperteilen der Lepidopteren. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 51. 1878.
- Schulze, P. Die Nackengabel der Papilionidenraupen (nach dem Manuskript 1910). Inaugural-Dissert. Berlin 1911.
- Scudder, S. H. Odoriferous glands in Phasmidae. Psyche, Vol. 1. — Amer. Natural. T. 10. 1876.
- Prothoracic tubercles in Butterfly Caterpillars. Psyche Vol. 1. 1876.
- Glands and extensile organs of larvae of blue Butterflies. Proc. Bost. Soc. Nat. hist. T. 33. 1888.
- Antigeny or sexual dimorphism in Butterflies. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. 12. 1877.
- Semper, C. Über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 8. 1857.
- Simmermacher, G. Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Zool. Anz. 7. Bd. 1884. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
- Sladen, F. W. L. Scent producing Organ in the abdomen of the worker of *Apis mellifica*. Entom. Monthly Mag. 38. Bd. 1902.
- Smith, J. B. Notes on odors and odoriferous structure of various moths and a note by L. O. Howard on odor of *Dynastes*. Proc. Ent. Soc. Washington Vol. 1. 1888.
- Spuler, A. Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Anat. 8. Bd. 1895.
- Über das Vorhandensein von Schuppenbalg bei den Schmetterlingen. Biol. Centralblatt, Bd. 16. 1896.

- Spuler, A. Zur Phylogenie der einheimischen *Apatura*-Arten. Stett. Entom. Ztg. 1890.
- Sulč, R. Über einige unbekannte Wehrorgane der Insekten. 4. Nachr. d. IV. Vers. d. böhm. Naturf. und Ärzte Prag. 1908. (Tschechisch.) Referat in: Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie. Bd. 6. 1910.
- Sundwik, E. Über das Wachs der Hummeln II. Mitteilung. Zeitschr. f. physiol. Chemie Bd. 53. 1907.
- Zur Constitution des Chitins. Zeitschr. f. physiol. Chemie Vol. 5. 1881.
- Targioni-Tozzetti, A. Studi sulle Cocciniglie. Mem. Soc. Ital. Sc. Nat. Milano T. 3. Nr. 3. 1867.
- Sur la cire qu'on peut obtenir de la Cochenille du figuier (*Coccus caricae*). C. R. Acad. Sc. Paris. 65. 1867.
- Thomann, H. Schmetterlinge und Ameisen. Jahresb. d. Naturf. Ges. Graubündens. 44. Bd. 1900/01.
- Thomas, M. B. The Androconia of Lepidoptera. Amer. Natural. Vol. 27. 1893.
- Törne, O. Die Saugnäpfe der männlichen Dytisciden. Zool. Jahrb. Anat. 29. Bd. 1910.
- Tower, W. L. The Development of the Colors and Color Patterns of Coleoptera, with Observations upon the Development of Color in other orders of Insects. The Decenn. Publ. Chicago Vol. 10. 1903.
- The Origin and Development of the Wings of Coleoptera. Zool. Jahrb. Abt. Morph. 17. Bd.
- Urech, F. Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens. Zool. Anz. Bd. 14 und 15. 1891/92.
- Beiträge zur Kenntnis der Farbe von Insektenuppen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57. 1894.
- Chemisch analytische Untersuchungen an lebenden Raupen. Zool. Anz. 13. Bd. 1890.
- Verson, A. Hautdrüsensystem bei Bombyciden (Seidenspinner). Zool. Anz. 1890.
- u. Bisson. Cellule glandulari ipostigmatiche nel *Bombyx mori*. Publ. R. Stazione Bacologica di Padova Vol. 6. 1891.
- Verson, E. Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. R. Stat. Bacol. di Padova 1890.
- Villard, J. Contribution à l'étude des chlorophylles animales. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
- Vlakowich, G. P. Sulla presenza del acido urico nella cute delle Baco da seta. La Sericoltura austriaca. 4° anno. Annuar. Soc. Naturalisti Modena 6° anno. 1872.
- Vosseler, J. Über Anpassung und chemische Verteidigungsmittel bei american. Orthopteren. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 12. Vers. 1902.
- Die Stinkdrüsen der Forficuliden. Arch. Mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
- Biolog. Mitteilungen über einige Orthopteren aus Oran. Jahresh. d. Ver. f. Vaterl. Naturk. Württemberg. 1893.
- Walter, B. Die Oberflächen- oder Schillerfarben. Braunschweig 1895.
- Watson, J. On the microscopical examination of plumules. Ent. Monthly Mag. Vol. 2. 1865.
- On certain scales of some Diurnal Lepidoptera. Mem. lit. philos. Soc. Manchester. Ser. 3. Vol. 2. London 1865.
- On the plumules or Battledore-Scales of Lycaenidae. Ebenda. Ser. 3. Vol. 3. London 1868/69.
- Further remarks on the Plumules or Battledore-Scales of some of the Lepidoptera. Ebenda 1869.
- Weismann, A. Über Duftschuppen. Zool. Anz. Bd. 1. 1878.
- Will, Fr. Über die Prozessionsraupe und die Ursache ihrer schädlichen Einwirkung auf die Haut. Forieps Notiz. 1848.
- Über die Prozessionsraupe (*Bombyx processionea*) und die Ursache ihrer schädlichen Einwirkung auf die Haut. Bull. Acad. München. 1849.
- Willem, V., et H. Salbe. Le tube neutral et les glandes céphaliques des *Sminthurus*. Ann. Soc. Ent. Belg. Vol. 41. 1897.
- Wonfor. On certain Butterfly scales, characteristic of sex. Quart. Journ. Micr. Sc. New Ser. Vol. 8. 1868. Vol. 9. 1869.
- Zander. Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnisse der Jodreaktion des Chitins. Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 66. 1897.
- Zopf. Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen. Beitrag zur Phys. und Morph. niederer Organismen. Leipzig. H. 2. 1892.

Die Organe zur Lautäußerung.

Von Dr. Oskar Prochnow, Groß-Lichterfelde-Berlin.

I. Morphologie und Physiologie der Organe zur Lautäußerung.

1. Das Klopfen und Knipsen.

Die Arten der Käfergattungen *Anobium* und *Bostrychus*, die sogenannten „Totenuhren“ und Borkenkäfer, ferner die zu den Psociden gehörende Bücherlaus, *Troctes pulsatorius* L., sowie die Soldaten der Termiten bringen ein Geräusch dadurch zustande, daß sie den Kopf schnell hintereinander mehrmals gegen die Unterlage stoßen. Es ist ähnlich, als wenn man schnell mit dem Fingernagel auf den Tisch klopft (1¹⁾, S. 346; 2, S. 103—104; 3, S. 113—114; 4; 2, S. 64.).

Ohne einen eigentlichen Lauterzeugungsapparat zu gebrauchen, bringen die Elateriden ein knipsendes Geräusch hervor. Diese Käfer schnellen sich nämlich, wenn sie auf irgend eine Weise in die Rückenlage gekommen sind, durch eine schnelle Rückstoßbewegung wieder in die Bauchlage. Damit dieses Abstoßen möglichst plötzlich erfolgt, wird ein dornartiger Fortsatz des Prosternums über den etwas vorstehenden Rand einer den Dorn aufnehmenden kleinen Grube der Mittelbrust durch Druck schnell hinübergepreßt. Der Mechanismus der Lautäußerung ist also ähnlich dem, der sich bei den sogenannten Schnappschlössern findet: Hier wie dort entsteht der knipsende Ton durch die starke Reibung der aneinander schnell vorbeigleitenden Teile, die dadurch in unregelmäßige Schwingungen versetzt werden (5, S. 10—11).

2. Der Hauptflugton.

Wenn ein hinreichend großer Gegenstand in der Luft Schwingungen von nicht zu kleiner Amplitude ausführt, z. B. wenn wir eine Stricknadel mit dem einen Ende auf den Tisch fest auflegen, das andere Ende aufwärts oder abwärts biegen und schnell loslassen, so daß die Nadel Schwingungen um die Gleichgewichtslage ausführt, so hören wir einen Ton. Auf diese Weise kommt der Ton zustande, den wir von sehr vielen fliegenden Insekten, so insbesondere von Fliegen, Mücken, Bienen, Hummeln, Schmetterlingen, Käfern, kurz von allen den Insekten hören, die ihre Flügel in jeder Sekunde etwa 15 mal und öfter auf- und abbewegen. Die Flügelschläge rufen nämlich in der Luft schnell aufeinanderfolgende, periodische Verdichtungen und Verdünnungen hervor, die unser Ohr als Ton empfindet. Erfolgen die Flügelbewegungen langsamer, wie bei den meisten Käfern und Schmetterlingen, so ist der Ton, wenn er überhaupt vernehmbar ist, tief, erfolgen sie schnell, wie namentlich bei den Mücken, so ist der Ton hoch. Die Tonhöhe kann experimentell auf

¹⁾ Diese Zahlennachweise beziehen sich auf das Literatur-Verzeichnis S. 75.

graphischem Wege oder durch das Gehör bestimmt werden. So fand man z. B. für die Stubenfliege die Schwingungszahl 330, für die Honigbiene 440 und für die Stechmücke *Culex pipiens* 600—650 (5, S. 12—23).

Sekundäre Flugtöne, die möglicherweise dadurch entstehen könnten, daß die Flügelenden noch vibrieren, scheinen bei den Insekten nicht vorzukommen. Wahrscheinlich liegt dies daran, daß die Amplituden dieser Bewegungen zu klein, die Töne daher im Verhältnis zum Hauptflugton zu leise sind. Eine eigenartige Modifikation des Flugtones findet sich bei den Schnarrschrecken, *Psophus stridulus* L., *Omocestus* (= *Stenobothrus*) *miniatus* Charp., *Stauroderus* (= *Stenobothrus*) *mori* Fabr., *Arcyptera* (= *Stethophyma*) *fusca* Pall. u. a. Diese Tiere lassen im Fluge ein Knarren hören, bei dem man die einzelnen Stöße noch deutlich voneinander unterscheiden kann. Eine restlose Erklärung dieser Lautäußerung wurde noch nicht gegeben. Fest steht nur, daß das Geräusch allein durch die Hinterflügel hervorgerufen wird. Bei einigen Arten ist die Aderung dieser Flügel differenziert: die Vorderrandadern sind verdickt und die nach hinten folgenden breiten Längsfelder durch regelmäßige quere Adern unterbrochen und zu Resonatoren umgebildet. Es ist anzunehmen, daß diese Flügelteile durch den beim Fluge wechselnden Luftwiderstand in Schwingungen versetzt werden (5, S. 26—29; 6).

3. Der Nebenflugton, ein Membranton.

Außer dem Hauptflugton findet sich bei vielen Insekten eine Tonäußerung, die sehr deutlich zu hören, ja zu tasten ist. Man hat diesen Ton bisher nach dem Vorgange H. Landois' und Burmeister's für eine Stimme der Insekten erklärt. Landois meinte, daß die während der Anstrengung der Flügelbewegung heftig aus den Stigmen heraustretende Luft kleine in das Lumen der Stigmen hineinragende Chitinplättchen in Schwingungen versetze. Diese — in den Lehrbüchern der Zoologie noch benutzte — Auffassung ist nicht haltbar. Einmal nämlich steht die Stärke des Tones in keinem Verhältnis zur Größe der „schwingenden“ Platten; die Chitingebilde sind so klein, daß es vom physikalischen Standpunkte aus in manchen Fällen ganz ausgeschlossen ist, daß die oft lauten Töne jenen Platten ihren Ursprung verdanken. Für einen Fall läßt sich der Beweis jedoch direkt führen. Die Hummeln tragen nach Landois ihren Tonerzeugungsapparat in den Stigmen des Hinterleibes; aber der vom Abdomen abgetrennte Thorax der Hummeln gibt die gleichen Töne von sich wie die ganze Hummel. Da nun der Ton nur im Fluge erschallt oder wenn die Flügelmuskeln in Tätigkeit sind, und da bei jeder Tonäußerung der ganze Thorax des Tieres lebhaft erzittert, so faßt ihn Prochnow als Nebenflugton auf (5, S. 132—139). Der Vorgang ist offenbar folgender: die Flügelmuskeln, die sich an die Thoraxwandungen anheften, lassen, auch wenn die Flügelflächen entfernt sind, die elastischen Chitinwandungen des Thorax erzittern, sobald das Tier beunruhigt wird und sich zu befreien versucht; diese Schwingungen teilen sich der Luft mit und erregen in uns die Tonempfindung.

Die Richtigkeit dieser Auffassung beweisen noch folgende Befunde: Der in Rede stehende Ton kommt nur bei Insekten vor, die gute Flieger sind und nicht zu dicke Thoraxwände haben. Seine Höhe steht, wie allgemein bei schwingenden Gegenständen, in reziproker Beziehung zur Körpergröße. Weiter ist er stets höher als der Hauptflugton. Diese Beobachtung erklärt sich daraus, daß wegen der Elastizität des Chitins

einer Kontraktion der Flügelmuskeln mehr als eine Schwingung des Chitinpanzers entsprechen dürfte. Schließlich kann man ihn fast beliebig verstummen oder erschallen lassen, wenn man entweder den Thorax seitlich schwach zusammendrückt, so daß die Muskelbewegung gehindert wird, oder wenn man das Insekt durch leise kurze Berührung des Thorax veranlaßt, die Muskelbewegung wieder auszuführen. Diese Berührung leitet nämlich die Bewegung der Flügelmuskeln offenbar in ähnlicher Weise wieder ein, wie etwa Massage die Kontraktionen eines bereits stillstehenden Herzens.

4. Die Stridulationsorgane der Insekten.

Streichen wir über ein Stück gerippten Papiere oder einen Kamm mit kurzen Zähnen mit einem scharfkantigen Gegenstande hinweg, so hören wir einen Ton, der in akustischer Beziehung mit den Stridulations-tönen auf eine Stufe zu stellen ist. Das physikalische Instrument nämlich, mit dem die Stridulationsorgane der Arthropoden zu vergleichen sind, ist die Sirene nach Savart, die aus einem Zahnrade besteht, das unter einem federnden Sperrhaken läuft. Führen wir den Vergleich mit den oben genannten Gegenständen durch, so finden wir, daß den Rippen des Papiere oder den Zähnen des Kammes die Zähne des Rades, der darüber hinweggleitenden Schrillkante jedoch der federnde Sperrhaken entspricht.

Jenen beiden Gegenständen entsprechen die beiden Haupttypen der Stridulationsorgane der Insekten: der Schrillplattentypus und der Schrillkammtypus. Jener findet sich rein ausgebildet bei vielen Coleopteren, namentlich den Cerambyciden, dieser bei den Orthopteren. Der Grund dieser Differenzierung ist der, daß bei den Käfern, die allgemein stark mit Chitinplatten gepanzert sind, reibende Flächen in großer Zahl vorhanden sind, aus deren oft schon im primitiven Zustande reihenweis angeordneten Erhöhungen sich leicht Schrillplatten entwickeln konnten; bei den Orthopteren dagegen fehlen solche in der Regel, und nur die Deckflügel und Beine sind hinreichend durch Chitin versteift. Zwischen den beiden Haupttypen finden sich in den einzelnen Gruppen zahlreiche Übergänge.

Die Stellen, an denen sich Stridulationsorgane entwickelt haben, sind bei den verschiedenen stridulierenden Insektengattungen und deren Entwicklungszuständen außerordentlich verschieden. Fast an allen Teilen, dem Thorax, dem Abdomen, den Flügeln, den Beinen finden wir gelegentlich Reiber und Reibzeuge.

Sehr groß ist die Zahl der stridulierenden Käfer. Von den Carabiden zeigt *Elaphrus riparius* L. einen doppelten Stridulationsapparat: zwei Reibleisten auf dem vorletzten Hinterleibsringe werden bei Kontraktion der Hinterleibsringe gegen zwei Schrillkanten in der Nähe des Elytrenhinterrandes gerieben. Außerdem weist die Unterseite der stärksten Unterflügelrandader etwa 100 regelmäßige Erhöhungen auf, denen eine darunter liegende Schrillkante entspricht. Eine weitgehende Spezialisierung des Körperbaues ist bei *Cychrus rostratus* L. durch die Stridulation hervorgerufen worden: Die Elytren sind verwachsen und wölben sich umgekehrt-kahnförmig über dem flachen Abdomen. Der Außenrand der Elytren senkt sich jederseits etwa 3 mm weit abwärts und bildet eine innen mit vielen Spitzchen und Plättchen versehene Rinne, in die eine ebenfalls zahlreiche Spitzchen tragende, den Rand des Abdomens bildende Leiste eingreift. Wenn diese Teile aneinander vorbeigleiten, entsteht ein durch die Elytrenwölbung wie durch einen Resonator verstärkter, lauter Ton. Unter den Dytisciden hat *Pelobius hermanni* F. einen doppelten Stridulationsapparat: an dem Nahrande der Flügeldecken jederseits eine quengerippte Leiste, gegen die das Abdomen gerieben wird, und außerdem eine Vena stridens an dem Unterflügel, die jederseits gegen eine scharfe Kante der Flügeldecken gerieben wird. In ähnlicher Lage wie bei *Elaphrus* befindet sich das Stridulationsorgan eines jeden

Totengräbers, z. B. bei *Necrophorus vespillo* L. (Fig. 1): Je eine Leiste oben auf jeder Seite des 5. und zugleich letzten noch von den Flügeldecken bedeckten Abdominalsegmentes trägt 110—150 Querleistchen, denen eine Schrillkante an dem Elytrenende entspricht. In der Familie der Lamellicornia findet sich in der Anlage von Stridulationsorganen eine solche Mannigfaltigkeit wie sonst in keiner Käferfamilie. Die *Oryctes* spec. tragen die Reibplatte auf dem Propygidium. *Omalopecta brunnea* F. hat an der Innenseite des Prosternums in der Gegend der Coxen der Vorderbeine eine Reibplatte mit 160 feinen Leistchen, über die eine Leiste des Mesosternums hinweggleitet. Beim Walker, *Polyphylla fullo* L., sind drei starke Adern jedes häutigen Flügels zu Schrillkanten geworden, während als Schrillkanten die Elytrenränder und namentlich eine scharfe Kante des vorletzten Hinterleibsringes dienen. *Copris lunaris* zeigt auf dem vorletzten, dritt- und viertletzten Abdominalsegment Reibzeuge von sehr variabler Ausbildung, die gegen die Kanten der Flügeldecken oder gegen dünne Adern der häutigen Flügel gerieben werden. Außerdem sind die Flügelrandadern in der Gegend der Beuge mit etwa 40 zur Stridulation wohl geeigneten Stegen versehen. Bei den *Geotrupes*- und *Ceratophylus*-Arten liegen die Stridulationsleisten an den Coxen des dritten Beinpaars; die Reibung geschieht gegen eine Schrillkante des dritten abdominalen Bauchringes, des ersten stärker chitinierten. Bei den *Trox*-Arten sind an drei verschiedenen Stellen auf der Oberseite

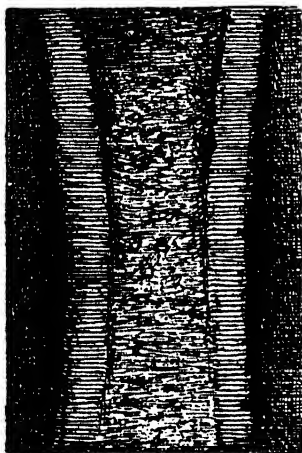


Fig. 1.

Doppelraspel von *Necrophorus vespillo* L.
40 × nat. Gr.

des Abdomens Reibplatten entwickelt; außerdem ist die Flügelrandader gekerbt. Bei einigen Curculioniden liegt das Reibzeug an der unteren Seite der Elytrenspitze, z. B. bei *Mononychus pseudacori* L. und *Cryptorhynchus lapathi* I. Von den Cerambyciden vermögen fast alle Arten relativ sehr reine Töne hervorzubringen. Das Schildchen des Mesothorax setzt sich hier nach vorn in eine Schrillplatte fort, die in die Höhlung des Prothorax hineinragt und sich bei jeder nickenden Bewegung des vorderen Körperteiles an einer dort angebrachten scharfen Kante reibt. Die zu den Chrysomeliden zu zählenden Crioceriden bringen ihre hohen Töne durch Reiben einer Reihe feiner Spitzen am Elytrenrande gegen die Reibplatten auf dem letzten Hinterleibsringe hervor. Unter den Käferlarven wurden von *Geotrupes*-Arten Stridulationstöne gehört.

Unter den Hymenopteren besitzen viele Ameisen Stridulationsorgane, nämlich an den Stellen des Abdomens, wo eine Reibung eintreten kann. Es gilt dies für Arten der Gattungen: *Cremastogaster*, *Mutilla*, *Ponera*, *Camponotus*, *Myrmica*, *Sinia*, *Atta* u. a. Die Entwicklung der Schrillplatten ist meist ziemlich gut. Im Gegensatz dazu stehen die Stridulationsorgane der Lepidopteren-Larven und Imagines auf tiefer Stufe. Die Rillenbildung ist selbst bei der *Rhodina fugax* Butl.-Raupe, deren Ton rein und ziemlich laut klingt, wenig verschieden von der Skulptur der Raupenhaut an den anderen Körperstellen. Bei stridulierenden Schmetterlingen vollends gelang es bisher nicht, irgendwelche Differenzierung nachzuweisen, so daß man zu der Annahme genötigt ist, daß die Flügelschuppen durch ihre ziemlich regelmäßige Stellung die sonst vorkommenden parallelen Rillen ersetzen (5, S. 66 bis 67).

Sehr hoch entwickelt sind dagegen die Stridulationsorgane in der Gruppe der Hemiptera-Heteroptera. *Reduvius personatus* L. und *Coranus subapterus* Deeg. reiben die Spitze des Schnabels an einer zwischen den Hüften des ersten Beinpaars gelegenen Schrilleiste; *Corixa striata* L. und *Corixa Geoffroyi* Leach dagegen eine Zähnenreihe auf der Innenseite der Tarsen des ersten Beinpaars an der gerieften Oberfläche des Saugnschnabels.

Große Regelmäßigkeit in der Lagerung der Organe zur Tonäußerung findet sich unter den Orthopteren, den eigentlichen „Sängern“ unter den Insekten. Die Acridida tragen die Schrillkämme meist an den Schenkeln des dritten Beinpaars; als Schrillkante dient eine Ader des Deckflügels (Fig. 2). Die Achetiden und Locustiden haben die Vena stridens an den Deckflügeln und lassen eine scharfe Kante des anderen Deckflügels über deren oft sehr kompliziert gebaute Erhöhungen hinweggleiten.

Trotz der großen Mannigfaltigkeit der Stridulationsorgane stimmen sie doch in folgenden Punkten miteinander überein: Stets ist eine Schrillader, Schrilleiste oder Schrillplatte vorhanden, d. h. ein mehr oder minder großes Stück der Chitinoberfläche ist mit regelmäßig verlaufenden Spitzen, abgerundeten Erhöhungen, breiteren oder schmaleren Plättchen oder Leistchen versehen. Je nachdem die Schrillader oder Schrillplatte an einem schlechter oder besser beweglichen Körperteile angebracht ist, dient sie als passives oder tangiertes oder als aktives oder tangierendes Stridulationsorgan.

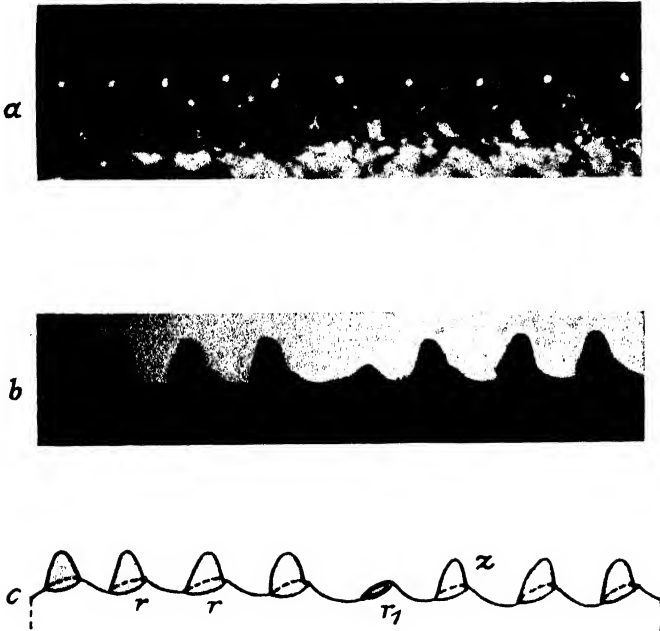


Fig. 2.

Einige zapfenförmige Erhöhungen der Vena stridens von *Stethophyma fuscum* Pall.:

- a) schräg von oben, bei auffallendem Lichte.
- b) Profilansicht.
- c) Schematische Seitenansicht.

(r Ringe, in denen die Zapfen sitzen; r_1 Ring, aus dem der Zapfen herausgefallen ist; z Zapfen.) (100 \times lin.)

Außerdem findet sich bei jedem stridulierenden Insekt eine tangierende oder tangierte Schrillkante, d. h. eine oben meist messerscharfe und gerade Chitinleiste, die an der Stelle liegt, die bei der Reibung über die Erhöhungen der Ader oder Platte hinweggleitet. Die Länge der Schrillkante variiert je nach der Breite der Platte oder Ader und je nach dem Winkel, unter dem sie über diese Gebilde hinwegstreicht. Die Schrillkante ist z. T. so gestellt, daß sie bei der Stridulationsbewegung gegen die steile Seite der Schrillstege drückt; dadurch wird der Widerstand vermehrt und der Ton verstärkt. Die Schrillkante ist in seltenen Fällen in eine Reihe spitzer Zähnechen aufgelöst. Beide Teile der Schrillorgane sind in den meisten Fällen über das Niveau der Umgebung erhoben, damit die Schrillkante bei der Reibung in die Vertiefungen

eindringen kann, die Vibration der Kante und somit auch der benachbarten Teile möglichst stark wird und der Ton laut erscheint.

Die Erhöhungen auf den Schrilladern oder Platten sind bei den verschiedenen Arten stridulierender Insekten sehr verschieden entwickelt. Bei den Käfern — namentlich den Lamellicorniern — und vielen Ameisenarten sind die Schrilleisten so wenig entwickelt, daß man sie leicht mit den gleichfalls reihenweise angeordneten Erhöhungen der



Fig. 3.

Teil des Stridulationsorganes von *Ceratophytus typhoeus* L. Die leistenartigen Erhöhungen gehen am Rande der schmalen Schrillplatte in die normalen Erhöhungen der Chitinskulptur über und unterscheiden sich davon nur durch die größere Regelmäßigkeit der Anordnung und durch das Fehlen von Chitinhaaren. (140 × lin.)

Chitinbedeckung verwechseln kann (Fig. 3). Offenbar sind die Schrilleisten aus diesen lediglich auf der Anordnung der Matrixzellen der Chitindecke beruhenden Erhöhungen durch Differenzierung hervorgegangen. Bei den *Geotrupes*-Arten kann man noch deutlich sehen, wie die Leisten der Schrillader in die normalen Erhöhungen des Chitins übergehen. Bei stärkerer Vergrößerung machen sich sogar oben auf den Leisten noch Reste der Haargebilde bemerkbar, die die benachbarten Teile bedecken. Zahlreiche Übergänge leiten zu den Gebilden über, die durch ihre Regelmäßigkeit Staunen erregen: Oft verlaufen mehr als hundert winziger Leisten auf einer Schrillplatte von 1—2 mm Länge einander genau parallel. Auch für die zapfenartigen Gebilde der Orthopteren läßt sich die Genese leicht aufdecken. Bei *Psophus stridulus* L. z. B. bedecken ganz ähnliche runde Zäpfchen die benachbarten Teile, wie sie sich auf der Vena stridens vorfinden; nur sind sie hier größer, gleichmäßiger gebaut und regelmäßiger gestellt. Auch die plattenartigen Gebilde der Grillen und Heimchen sind wahrscheinlich aus ähnlichen, nur breiteren Schuppen hervorgegangen. Übergänge dazu stellen die Erhöhungen auf den Adern der Locustiden dar (Fig. 4—5). In einigen Fällen setzt sich hier bereits das Mittelstück eines jeden Leistchens seitlich in eine dünne Chitinlamelle fort. Bei den Grillen und Heimchen sind diese Anhangsgebilde erheblich größer, so daß sich der Bau der Plättchen dadurch sehr kompliziert. Diese sehr dünnen Lamellen scheinen an der Tonbildung beteiligt zu sein (Fig. 6—7).



Fig. 4.

Einige Erhöhungen der Schrillader von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. bei durchfallendem Lichte. (Vergr. 160 × lin.)

Außer den beiden Hauptteilen eines Stridulationsorganes, der Raspel und der Schrillkante, kommen bei hoher Entwicklung der Stridulationsorgane noch andere Eigentümlichkeiten vor, die mehr indirekte, mechanische Hilfsmittel der Stridulation sind. Besonders deutlich

treten diese Merkmale dann hervor, wenn nur einem Geschlecht die Fähigkeit zukommt, Töne hervorzubringen. Bei den Grillen z. B. unterscheidet man ♂♂ und ♀♀ am leichtesten an der eigenartigen Entwicklung der Flügeldecken der ♂♂ (Fig. 8). Das laterale Feld, das



Fig. 5.
Vena stridens von *Decticus verrucivorus* L.
(75 × lin.)

gewissermaßen die Seiten des Resonanzkastens bildet, ist wenig modifiziert. Das dorsale Feld, die Decke des Resonanzkastens, zeigt große Abweichungen in der Lage und Ausbildung der Adern. Die Queradern, die sonst nur wenig beansprucht werden und daher viel dünner sind als die Längsadern, haben bei den männlichen Grillen die Aufgabe, dem Druck standzuhalten, der bei der heftigen Stridulationsbewegung den Flügel in sich zusammenzuschieben droht. Sie sind daher zusammen mit den z. T. gleichfalls anders gestellten Längsadern näherungsweise in die Richtung des stärksten Druckes eingestellt. Da aber der Flügel außerdem zur Resonanz geeignet sein muß, so sind sie ähnlich angeordnet, wie die nicht-schwingenden Stellen tönender Platten, auf denen sich aufgestreuter Sand zu den Chladnischen Klangfiguren anordnet. Druckfestigkeit und Schwingungsfähigkeit haben hier also offenbar diese eigenartige Gestaltung des Deckflügels bedingt. Einige Stellen des Flügels sind außerdem besonders dünn; sie dienen hier wie auch bei den Locustiden als Resonatoren im engeren Sinne. Unter den Käfern besitzt *Cychrus rostratus* L. einen Resonanzapparat

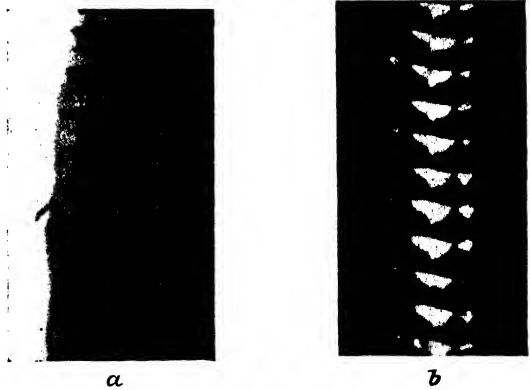


Fig. 6.
Einige Erhöhungen der Vena stridens der männlichen Grille
a) bei durchgehendem Licht,
b) bei auffallendem Licht.
(Vergr. etwa 150 × lin.)

besonderen Baues: die an der Naht verwachsenen Flügeldecken wölben sich hoch über dem Körper (5, S. 99—102).

Nicht minder erstaunlich als diese bionomischen Eigentümlichkeiten ist die Feinheit der Ausbildung so winziger Gebilde. So finden wir bei *Cerambyx dux* Fald. auf einer Schrillplatte von 2,4 mm Länge etwa

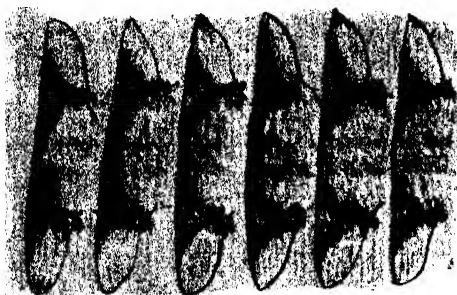


Fig. 7.

Einige Erhöhungen der Vena stridens des Heimchens bei durchgehendem Lichte.
(500 × lin.)

240 einander parallel laufende Leisten, die also voneinander einen Abstand von je 10 μ haben. Zahlreiche Arten der Gattung *Leptura* haben im Durchschnitt 120 Leisten auf einer Schrillplatte von etwa 0,5 mm. Bei verwandten Arten gehen die Abstände der Leisten bis auf 3 μ herunter. Bei den Feldgrillen findet man in der Regel 130—150 Platten auf der Vena stridens, beim *Decticus verrucivorus* L. 40—73, bei der *Locusta viridissima* L. 70—100. Der gegenseitige Abstand der

Plättchen beträgt hier in der Mitte der Ader 30—32 μ , gegen die Enden weniger (5, S. 110—111).

Aus diesen Messungen und aus Beobachtungen der Stridulationszeit läßt sich leicht die Höhe der Stridulationstöne berechnen. Bezeichnet nämlich l die Länge der Schrillader oder -platte in mm, n die Anzahl der Leisten oder anderer Erhöhungen auf 1 mm, t die während des Hinübergleitens der Schrillkante über die Schrillvorrichtung verstreichende Zeit, so ist die Tonhöhe $s = \frac{l \cdot n}{t}$.

Als Zeit für eine einfache Stridulationsbewegung findet man bei den Käfern 0,1 bis 0,3 Sekunden. Daher ergeben sich als Tonhöhen für die Lautäußerungen der Käfer etwa die Schwingungszahlen 800—1500. Für die Feldgrille liegen genaue Bestimmungen vor. Kreidl und Re-

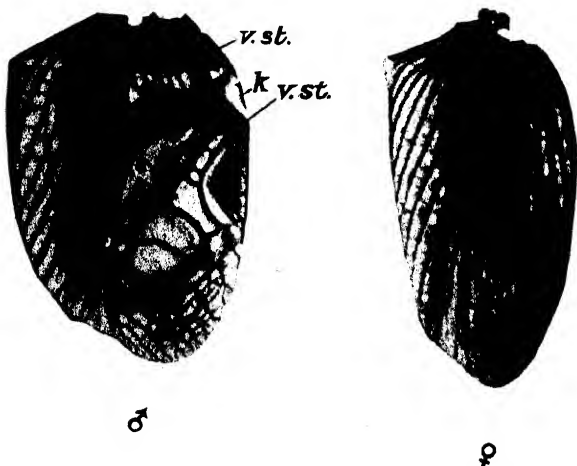


Fig. 8.

Flügeldecken von *Gryllus campestris* L. ♂ und ♀.
 R = Schrillkante; $v.st.$ = Vena stridens.
Vergr. etwa $2\frac{1}{2} \times$ lin.

gen ließen Grillen im vorn verschlossenen Schalltrichter eines Gramophons um die Wette zirpen. Die Platte enthielt nachher die der Tonhöhe entsprechenden Eindrücke des Stiftes. Unter Berücksichtigung der Drehungsgeschwindigkeit ergab sich als Tonhöhe eine von 4190 Schwingungen für die Sekunde. Der Vergleich des Grillentones

mit dem einer Galtonpfeife ergab eine Pfeifenlänge von 18,4 mm bei einer Maulweite von 2 mm. Diesen Dimensionen entspricht eine Tonhöhe von 4 138 Schwingungen. Endlich ergab sich bei Anwendung des Stroboskopes, daß bei 6—8 Unterbrechungen des Lichtes der Eindruck erzielt wurde, daß der Flügel in Ruhe blieb. Für die einfache Stridulationsbewegung bleibt also eine Zeit von etwa $\frac{1}{16}$ Sekunde. Da aber beide Flügel gegeneinander bewegt werden, so ist die Geschwindigkeit doppelt so groß; sie entspricht also der Zeit $\frac{1}{32}$ Sekunde. Bei Annahme eines Näherungswertes zu $\frac{1}{28}$ Sekunden ergibt sich, da etwa 131 Schrilplatten tangiert werden, als Tonhöhe die Zahl $131 \cdot 28 = 3668$ (7, S. 57—81). Die größere Höhe des Grillentones im Verhältnis zu denen der Käfer erklärt sich demnach aus der Kürze der Stridulationszeit.

5. Das Explosionsgeräusch der *Brachinus*-Arten.

Die in den Tropen sehr verbreiteten *Brachinus*-Arten, von denen auch in Deutschland einige selten vorkommen, vermögen durch Abgabe eines Sekretes ein leises Explosionsgeräusch hervorzurufen. In den letzten Hinterleibsringen der Bombardierkäfer liegt ein paariger Drüsenapparat mit ebenfalls paarigem, zusammenziehbarem Behälter für das Sekret, der sich jederseits mittels eines engeren Halses oberhalb des Afters nach außen öffnet. Dieser Drüsenapparat entleert, wenn sich der Käfer in Gefahr befindet, eine Stickoxyd und salpetrige Säure enthaltende Flüssigkeit, die bei Berührung mit der Luft explodiert und sich dabei in einen bläulichen oder weißlichen Dunst verwandelt. Läßt man diesen Dunst, der im Dunkeln phosphoreszieren soll, auf die Haut einwirken, so verspürt man einen brennenden Schmerz, und die Haut wird geschwärzt. Diese Wirkungen machen sich besonders bei den großen ausländischen Arten geltend, deren Explosionsgeräusch so stark sein soll, als ob man einen Fingerhut voll Pulver in freier Luft abbrenne. Es wird berichtet, daß man wegen der ätzenden Wirkung des Sekretes eine bedeutendere Anzahl der großen *Brachinus* nur durch Handschuhe geschützt einfangen könne (3, S. 55).

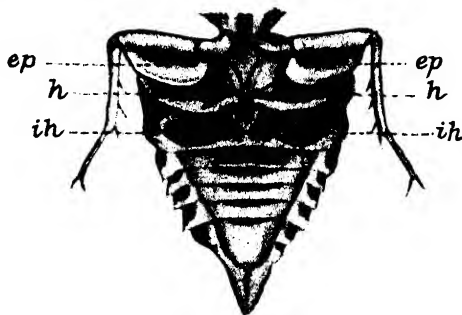


Fig. 9.

Abdomen einer Cicade, von unten gesehen.
ep = Episternite des Metathorax; h = Verbindungshaut des Metathorax mit dem 1. Abdominalsegment; ih = Irishaut.

6. Der Stimmapparat des Totenkopfes.

Acherontia atropos L. und ihre Verwandten *lachesis* F. und *satanas* Bsd. bilden die einzige Gruppe wirklich stimmbegabter Insekten. Zwar ist ein experimenteller einwandfreier Beweis noch nicht erbracht worden, wie die Stimmäußerung zustande kommt; so viel aber kann durch die sehr zahlreichen Versuche, die man mit lebenden Totenköpfen zur Erforschung der Stimme angestellt hat, als festgestellt betrachtet werden:

Im Hinterleib befindet sich vorn eine große, in der Regel mit Luft gefüllte, dünnhäutige Blase, die dicht vor dem sogenannten Magen in

die Speiseröhre mündet. Aus dieser strömt Luft aus, gelangt durch die Speiseröhre und von dort nach außen, so oft der Falter den knarrend-pfeifenden Ton freiwillig oder durch Druck auf die Blase gezwungen von sich gibt. Der distale Teil des Rüssels ist an der Tonäußerung sicher nicht beteiligt. Ob eine Mitwirkung der Rüsselbasis stattfindet — d. h. etwa des 2 mm langen proximalen Teiles —, ist einwandfrei bisher nicht erwiesen. Ebenso wenig ist sicher, ob in einer kleinen Höhlung unterhalb der Rüsselbasis das Stimmorgan zu sehen ist. Unterhalb des Rüssels nämlich befindet sich eine weiße, ziemlich feste Haut und darunter eine kleine Höhlung, in der etwa parallel zu der die Höhlung bedeckenden Haut ein ziemlich dünnes Häutchen ausgespannt erscheint,

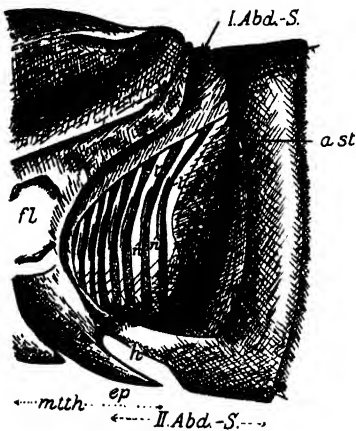


Fig. 10.

Trommelapparat der Cicaden.
von der Seite gesehen.

mth = Metathorax; *I. (II.) Abd. S.* = I. (II.) Abdominalsegment; *fl* = Ansatzstelle des Flügels; *ep* = Episternit des Metathorax; *h* = Gegend der Verbindungshaut des Metathorax mit dem I. Abdominalsegment; *l* = Leisten der Trommelhaut; *nl* = Nebenleisten; *a. st* = Ansatzstelle des Stielchens, das die Trommelhaut mit der Endplatte des Trommelmuskels verbindet. (Vergr. 6 × lin.)

organ umgebildet. Darm und Ganglienketten schmiegen sich der ventralen Abdominalwand eng an; der Genitalapparat ist in den letzten Hinterleibsringen gelegen, sodaß fast das ganze Abdomen hohl und mit Luft gefüllt ist und vortrefflich zum Verstärken des an sich nur schwachen Tones der Membranen dient. Der Metathorax trägt zwei große Episternite, die als Schutz für eine dünnhäutige Stelle des ersten Abdominalringes dienen und daher bis über den zweiten Abdominalring reichen. Von dem ersten Abdominalsegment ist nur der Rückenteil unverändert. Die Episternite dagegen sind schräg nach oben und innen eingebogen und verringern den Hohlraum des Ringes beträchtlich. Außerdem wurde dadurch eine Vergrößerung der Verbindungshäute sowohl zum Metasternum als auch zum zweiten Abdominalringe veranlaßt. Beide Häute sind zudem noch stark umgestaltet. Die Haut zwischen Metasternum und dem ersten Abdominalsegment ist gelblich,

das vielleicht als Stimmband tätig ist. Jedoch ist es sehr wahrscheinlich, daß eine dieser beiden Möglichkeiten verwirklicht ist, da es anders kaum verständlich wäre, wie der Ton entstehen soll (8, S. 94; 5, S. 139 bis 147).

7. Die membranösen „Trommel“-Organe der Cicaden.

Die Trommelorgane der Cicaden stellen die am höchsten entwickelten Lauterzeugungsorgane dar, die wir bei den Insekten finden. Die Hälfte des ganzen Tieres ist nur Musikinstrument. Der Hauptteil des Organes ist jederseits eine elastische Membran, an die ein Muskel angreift. Durch Kontraktionen dieser Muskeln wird die Membran in Schwingungen versetzt.

Der Körper der Cicaden erscheint durch ein schräg von hinten und oben nach unten und vorn ziehendes Diaphragma aus Chitin an der Grenze von Meso- und Metathorax in zwei Teile zerlegt: Kopf, Pro- und Mesothorax einerseits, Metathorax und Abdomen andererseits. Fast der ganze letztgenannte Teil ist zum Trommel-

weich, ziemlich dick und in der normalen Stellung des Abdomens gefaltet. Sie ist für die Tonäußerung ohne große Bedeutung. Die Verbindungshaut zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment ist dagegen sehr dünn und spröde und wird wegen des Auftretens von Interferenzfarben als Irishaut bezeichnet. Der morphologische Charakter dieser Häute ergibt sich aus ihrer Lage zu den Stigmen (Fig. 9 u. 10). Der Rest des ersten Ringes des Abdomens ist zum eigentlichen Tonerzeugungsorgan geworden. Jederseits nämlich wölbt sich die Haut vor, die durch je einen Muskel in Schwingungen versetzt werden kann. Beide Muskeln beginnen auf einer Erhöhung in der Mitte des Sternums, erstrecken sich von da ab schräg durch die Höhlung des Ringes nach oben und außen und endigen an einer kleinen Chitinplatte, die der Trommelhaut gegenübersteht und mit ihr durch ein feines Chitinstäbchen verbunden ist. Die Chitinplatte ist durch Bindegewebe an dem Chitinpanzer befestigt (Fig. 11).

Die Trommelhaut hat etwa die Gestalt eines Abschnittes einer dünnwandigen Hohlkugel, dessen eines nach dem Abdomen zu gelegenes Drittel durch eine ziemlich scharf nach innen einspringende, fast ebene Wand ersetzt ist (Fig. 12). In der dadurch gebildeten oberen Ecke setzt innen der Chitinstab an, der die Trommelhaut mit der Ansatzplatte des Muskels verbindet. Auf der Trommelhaut selbst fallen drei Arten von Verdickungsleisten auf. Von der Ansatzstelle des Muskels verläuft schräg nach unten auf dem fast ebenen Teile der Trommelhaut eine einzelne gewellte Verdickungsleiste, die etwa in halber Höhe der Trommelhaut scharf umbiegt und dadurch zum größten Teile die Stelle der Verbiegung der Membran bestimmt. Auf dem gewölbten



Fig. 12.
Dorsoventraler Schnitt
durch die Trommelhaut.
(l = Leisten.)

Teile der Membran verlaufen einander ungefähr parallel etwa acht Hauptleisten, die sich in der Mitte verschmälern und gerade an dieser Stelle von ebensovielen Nebenleisten begleitet werden. Nach unten zu konvergieren diese Nebenleisten ein wenig gegen die Hauptleisten. Diese Eigentümlichkeiten bestimmen den weiteren Verlauf der Einknickung der Membran, wenn die Kontraktion des Muskels das Chitinstäbchen nach innen zieht. Wenn eine Verbiegung der Membran eingetreten ist, so bewirkt die Elastizität, die durch die Verdickungsleisten wie durch die Wölbung der Trommelhaut vergrößert wird, einen schnellen Ausgleich der Verbiegung, wahrscheinlich mit folgender geringer Verbiegung in entgegengesetzter Richtung. So pendelt die Membran offenbar so lange um die Gleichgewichtslage, bis die ursprüngliche Stellung wieder eingetreten ist oder eine neue Verbiegung einsetzt. Jeder Muskelkontraktion und der folgenden stärkeren Verbiegung der Membran entspricht offenbar ein Anschwellen, dem gedämpften Pendeln um die Gleichgewichtslage

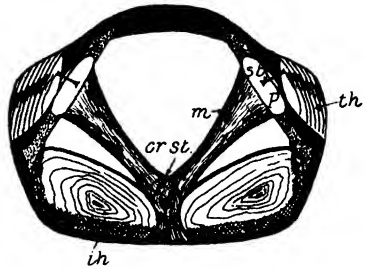


Fig. 11.

Trommelapparat der Cicaden
(Blick in den vorderen Teil des abgetrennten Abdomens; etwas schematisiert).

m Muskel; p Platte = 1. Ansatzstelle des Muskels m; cr. st. Crista sterni = 2. Ansatzstelle des Muskels m; st Stiel, der p mit th verbindet; th Trommelhaut; ih Irishaut = Verbindungshaut des 1. und 2. Abdominalsegmentes.

Vergr. 6 × lin.

ein Abflauen des Tones. So kommt das „Trommeln“ der Cicaden zustande, von dem die Berichte erzählen (9; 5, S. 118—125).

II. Biologie und Psychologie der Lautäußerungen der Insekten.

Nicht minder mannigfach als die morphologische Beschaffenheit der Organe zur Lautäußerung scheint ihre biologische und psychologische Bedeutung für das Leben der Tiere zu sein. Zwar können wir auf die Frage nach dem Wozu der Töne nur mit Hypothesen antworten; doch hoffen wir, daß unsere Annahmen annehmbar sind.

Zweck- und sinnlos wäre es, jeden Ton oder jedes Geräusch mit dem Maße der Zweckmäßigkeit werten zu wollen. Treten diese Erscheinungen doch oft als rein mechanische Begleitung von Bewegungen der Beine, der Flügeldecken und der Flügel auf. So können sogar Töne zwecklos entstehen, und so sind offenbar die Flutöne zwecklos entstanden und meist wohl auch heute noch zwecklos; so kann die in Zuständen gesteigerter Aktivität aus Luftsäcken oder Lungen herausgepreßte Luft klappen- oder bandartige Verschlüsse der Atemwege in tönende Schwingungen versetzt haben; so können die oft reihenweise angeordneten Erhöhungen auf den Chitinbedeckungen der Insekten, wenn sie bei einer schnellen Reflex- oder Schreckbewegung aneinander vorbeiglitten, Geräusche oder Töne hervorgerufen haben. So wird uns die Genese der Toninstrumente auch von diesem Standpunkt erklärlich.

Der bekannteste Zweck, den man den Lautäußerungen der Insekten unterlegt, ist der, daß sie dem Anlocken der Geschlechter zum Ergebnis der Paarung dienen. Dazu aber müßten die Tiere hören können. Da nun jedoch bei den meisten Insekten keine Gehörorgane nachgewiesen werden konnten, so scheint diese Annahme nicht brauchbar. Doch ist es wahrscheinlich, daß Töne von den Insekten wie von uns selbst auch auf andere Weise wahrgenommen werden können. Ist ein Ton nämlich intensiv genug, so kann er sich auch dem Tastsinn bemerkbar machen. Bei den Insekten möchte ich hierfür die Tracheenverästelungen wegen ihrer besonders feinen Wandungen in Anspruch nehmen.

Bei den Locustiden, Achetiden und Acridiiden bringt die Auffassung des Zirpens als Lockton in dieser Hinsicht keine Schwierigkeit, da ja die Ohren dieser Tiere bekannt sind. Bei Locustiden und Achetiden liegen sie an den Tibien der Vorderbeine dicht unter dem Kniegelenk, bei den Feldheuschrecken dagegen an dem ersten Hinterleibsringe und sind hier außerordentlich groß.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei den Käfern. Hier sind Gehörorgane nicht nachgewiesen, und doch kommen Töne vor, die wir als Locktöne ansehen müssen. Die Totenuhren (*Anobium spec.*) und Borkenkäfer (Bostrychiden) locken sich offenbar durch ihr Klopfen an, ja sie antworten auch auf andere Klopfgeräusche und gehen der Richtung der Geräusche nach. Aber diese Tierchen leben in einem sehr gut schalleitenden Medium. Wir können daher wohl an eine Schallwahrnehmung durch den Tastsinn denken. Von den Stridulationstönen möchte ich als Lockrufe nur die von solchen Curculioniden hervorgebrachten Töne ansehen, die im Innern von Pflanzen leben. Im allgemeinen aber dienen die Stridulationstöne der Käfer nicht zum Anlocken. Die Geschlechter haben nämlich etwa gleichmäßig entwickelte Organe zur Lautäußerung, ferner stridulieren sie so leise, daß die Töne nur auf etwa 2—3 m vom menschlichen Ohre zu hören sind, und schließlich lassen sie den Ton nicht hören, wenn sie nicht beunruhigt werden.

Bei staatenbildenden Ameisen brauchen Töne zur Verständigung nicht so laut zu sein wie bei einzellebenden Tieren. Da jedoch der Stridulationston wahrscheinlich nur dann erschallt, wenn dem Ameisenstaate Gefahr droht oder ein großes Beutestück zu bewältigen ist, wozu die Hilfe vieler nötig wird, so fassen wir ihn am besten als Hilferuf auf. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß nicht gesellig lebende Ameisen ihren an sich lauterem Ton nur dann erschallen lassen, wenn sie in Gefahr sind.

Die Stridulationstöne in der Ordnung der Hemiptera-Heteroptera scheinen hauptsächlich als Locktöne zu dienen. Die Reduviiden lassen ihn zur Nachtzeit in Wohnungen hören, also unter solchen Umständen, daß wir den lauten Ton zwanglos als Lockton ansprechen können. Da bei den in und auf dem Wasser lebenden Hemipteren der Ton sehr laut ist, da außerdem der ausgeprägte Apparat nur den Tieren männlichen Geschlechts zukommt und der Ton auch dann zu hören ist, wenn die Tiere nicht beunruhigt werden, so dürfte auch hier die Deutung zutreffend sein, daß wir es mit einem Lockton zu tun haben.

Mit dieser Annahme aber kommen wir nicht aus, wenn es sich darum handelt, die Bedeutung der Töne unter den Orthopteren zu ergründen. Die Acridier z. B. sind auf Wiesen so dicht beieinander und zirpen so andauernd und unbekümmert um die vorbeihüpfenden Weibchen, daß man nicht annehmen darf, sie wollten sich durch ihr Zirpen aufsuchen. Andererseits hören sie zumeist damit auf, wenn eine Wolke die Sonne verbirgt. Dasselbe besagen eingehendere Beobachtungen über die Locustiden. So beginnt der *Decticus* in den heißesten Tagesstunden zu zirpen, ohne daß sein Konzert auf die ♀♀ viel Einfluß zu haben scheint. Bisweilen fallen einige andere ♂♂ ein. Doch verharren die ♀♀ immer noch anscheinend gleichgültig. Das Zirpen schwillt dabei zeitweise stark an und dauert so lange, daß es zu einem anhaltenden schwirrenden Rauschen wie von einem Spinnrade wird. Verbirgt sich die Sonne indes, so schweigt plötzlich der Chor. Wenn dann zu Ende des August die eigentliche Paarungszeit des *Decticus* beginnt, dann läßt das Zirpen nach und ertönt nur gelegentlich, wenn sich die Geschlechter gefunden haben, bald mehr, bald weniger laut und anhaltend. Nach der Hervorstülpung des Spermatophors scheint das ♂ sehr erschöpft; bald aber erholt es sich und fängt von neuem an zu zirpen, anfangs leise, bald aber ebenso laut wie vor der Paarung. Erst etwa 14 Tage später erlischt das Zirpen (10). Ein ähnliches Verhalten läßt sich leicht bei der *Locusta* beobachten. — Was bedeutet das Zirpen, wenn sich die Geschlechter bereits gefunden haben, was, wenn die Paarung schon vorüber, wenn die Kräfte der ♂♂ erschöpft sind und sie auf vorüberhüpfende ♀♀ nicht mehr achten? — Die Töne mögen sonst zum Anlocken dienen, hier gewiß nicht! Wir meinen, daß das Zirpen eine primitive Kunst der Tierchen ist und also zur Steigerung der tierischen Lebenslust dient. Ist doch die Musik die physiologischste, die unwiderstehlichste Kunst, deren Zauber schon bei einem Minimum von Intellekt zu spüren ist. Schließlich ist das Konzert der Saltatoria z. T. nicht unwirksam. Die von einigen Locustiden hervorgebrachten Geräusche — schreibt Darwin (1, S. 321 bis 322) — sind so laut, daß sie während der Nacht in der Entfernung einer englischen Meile gehört werden, und die von gewissen Spezies hervorgebrachten Laute sind selbst für das menschliche Ohr nicht unmusikalisch, so daß sie die Indianer am Amazonasstrom in Käfigen von geflochtenen Weiden halten.

Von den Grillen hat man Töne unter sehr verschiedenen Umständen gehört. In der Regel wird ihr Zirpen als Lockruf bezeichnet. Offenbar aber hat es nicht nur diesen Zweck. Warum sollten sonst die ♂♂ stundenlang zirpen, während die ♀♀ in hinreichender Anzahl herumlaufen? Gelegentlich hört man Töne von Grillen in dem Augenblick, wo man sie fängt oder töten will. Es scheint also, daß im Tone allgemein eine starke Erregung zum Ausdruck kommt — Paarungseifer, Lebensfreude oder Angst.

Cicaden-♂♂ locken, wie viele Beobachtungen besagen, die ♀♀ durch ihr „Trommeln“ an und versammeln sie um sich. Fritz Müller gibt an, einem musikalischen Wettstreit mehrerer Cicaden beigewohnt zu haben; sobald das eine seinen Gesang beendet hatte, fing ein anderes an, und so weiter. Doch scheinen diese Deutungen den Tatsachen nicht ganz gerecht zu werden: Im Tropenwalde soll man sich oft wegen des Lärmens der Cicaden auf größere Entfernungen kaum verständlich machen können; die Tierchen scheinen also gleichfalls am Musizieren Gefallen zu finden.

Alle diese Insekten, von deren Tönen wir bisher sprachen, zirpen oder trommeln laut; dazu sind die Tonwerkzeuge auf die ♂♂ beschränkt oder — mit wenigen Ausnahmen — bei den männlichen Tieren höher entwickelt. Diesen steht eine große Gruppe gegenüber, in der die Töne leiser sind, ferner nur dann erschallen, wenn die Tiere beunruhigt werden, und wo schließlich die Tonwerkzeuge bei beiden Geschlechtern in gleicher Vollkommenheit zu finden sind. Hierher gehören fast alle Stridulationslaute bei Käfern, bei Schmetterlingen und deren Larven. Von einem gegenseitigen Aufsuchen kann keine Rede sein, da die Tiere selbst auf starke Schalleindrücke nicht reagieren und es auch z. T. keinen Zweck hätte, daß sie sich finden — ich meine die Larven. Weiter geht es nicht an, die Töne als indifferente Gefühlsäußerungen anzusehen; denn wie wollte man sich dann das Zustandekommen so komplizierter Apparate erklären, wie es die Stridulationsorgane sind? Es scheint mir daher nur die eine Annahme übrigzubleiben, daß die Töne Abwehrmaßregeln gegen die hauptsächlichsten Feinde der stridulierenden Insekten sind. Zwar stehen uns keine direkten Beobachtungen rechtfertigend zur Seite; doch ist es so unwahrscheinlich nicht, daß Vögel, Eidechsen usw. durch das Unerwartete der Töne erschreckt werden, ähnlich wie sich dies bei auffallender Färbung gezeigt hat. Von höheren Tieren sind parallele Fälle bekannt: Es wurde wiederholt beobachtet, daß Hunde, ja sogar Wölfe durch Schreiweinen von Kindern veranlaßt wurden, von ihnen abzulassen. In gewissen Fällen geht sogar eine Schrecktonäußerung mit der Annahme einer sogenannten Schreckstellung Hand in Hand: Der Totenkopf nimmt, wenn er seinen Ton hören läßt, stets eine eigenartige Stellung ein; er spreizt die Flügel so weit, daß die hellgelben, schwarz gebänderten Unterflügel sichtbar werden, und bewegt den Körper wippend auf und ab. Ähnlich verhalten sich der Windschwärmer, die Tagpfauenaugen u. a. Schmetterlinge (5, S. 168—175).

Wirksam benutzen nach Bach (3, S. 51) die Bombardierkäfer ihr Schußexperiment, um sich ihrer Hauptfeinde, der großen Caraben der Gattung *Calosoma*, zu erwehren. Zu der Knallwirkung kommt in diesem Falle offenbar noch der unangenehme Geruch des bei der Explosion verpuffenden Sekretes hinzu.

Literaturverzeichnis.

1. Darwin, Charles. „Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl.“ Übersetzt von J. V. Carus, Stuttgart. 1902. VI. Aufl.
2. Landois, H. „Tierstimmen.“ Freiburg i. Br. 1874.
3. Bach, M. „Die Wunder der Insektenwelt.“ Soest 1870.
4. Haller, G. „Über einige bis jetzt weniger bekannte Tonapparate der Insekten.“ Der Zool. Garten. Frankfurt a. M. 1874. S. 106—110.
5. Prochnow, Oskar. „Die Lautapparate der Insekten.“ Berlin 1908.
6. Karny, H. „Über das Schnarren der Heuschrecken.“ Stett. Entomol. Zeitung. 1908. Bd. 69, S. 112—119.
7. Kreidl, A., u. Regen, J. „Physiologische Untersuchungen über Tierstimmen.“ Sitzungsber. d. K. k. Akad. d. Wiss. zu Wien, M.-N. Klasse, 114. Abteilg. 3, 1905. S. 57—81.
8. Gillmer, M. „Etwas über die Stimme des Totenkopfes.“ Ent. Zeitschr. 1903, S. 94.
9. Mayer, Paul. „Der Tonapparat der Cicaden.“ Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVIII. Leipzig 1877.
10. Fabre, J. H. „Lebensgewohnheiten des weißgestirnten *Decticus*.“ Kosmos. Stuttgart 1905. S. 104—114.

(Weitere Literaturangaben finden sich in den Büchern unter 2 und 5.)

Zweites Kapitel.

Nervensystem.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Allgemeiner Bau des Zentralnervensystems	77
Viscerales Nervensystem	80
1. Ganglion frontale (Nervus recurrens, G. occipitale. Nerven dieser Ganglien. <i>Blatta</i> , <i>Dytiscus</i>)	81
2. Das paarige System. (Ganglia pharyngea, allata und ihre Stränge. Corpora allata. Bläschenförmige Organe von <i>Bacillus</i>)	83
3. Der Sympathicus. (Newport'scher Nerv. Ganglien. Carabiden usw.)	87
II. Der Bau des Cerebralganglions. (Übersicht. Allgemeines)	89
III. Der feinere Bau des Gehirns	93
Protocerebrum	93
1. Postretinale Faserschicht	93
2. Die Ganglienplatte	93
3. Die äußere Kreuzung	94
4. Das äußere Marklager	94
A. Rindenbeleg	94
B. Keilförmiges Ganglion	94
C. Vordere Ganglienmasse	95
D. Innere Ganglienmasse	95
5. Die innere Kreuzung	95
6. Inneres Marklager	95
a) dessen hintere Partie	95
b) dessen mittlere Partie	96
c) dessen vordere Partie	96
7. Der Protocerebrallobus	96
8. Der gestielte Körper. (Der Ringkörper, der vordere Stiel, innere Stiel. Pedunculus)	97
9. Nerven und Ganglien der Ocellen	98
10. Das mittlere Protocerebrum. (Corpus centrale. Medianlobus. Laterallobus)	98
11. Brücke der Protocerebrallöben	99
Deutocerebrum. (Lobus dorsalis. Lobus olfactorius. Nervus olfactorius)	100
Tritocerebrum. (Tritocerebrallöben. Labrofrontalnerv. Transversalkommissur des Schlundringes)	101
Allgemeiner (primärer) Bauplan des Gehirns. Größe des Gehirns. Verschiedene Ausbildung des Gehirns bei Individuen derselben Art. (Formiciden, Apiden.) Phylogenetische Betrachtung des Hymenopterengehirns	102

IV. Das untere Schlundganglion	107
(Innervationsgebiet. Zusammensetzung. Nerven des Unterschlundganglions: N. labialis, jugularis primus, jugularis secundus).	
V. Bau eines thorakalen Ganglions	110
(Lobus dorsalis, ventralis, cruralis.) — Columna ventralis. Commissura ventralis anterior und posterior. — Nervus cruralis, Vorderflügelnerf.	
Nerven der thorakalen Ganglien	112
A. Ganglion prothoracis. (N. sternalis prothor., N. coxalis ant. prothor., N. coxalis post. prothor., N. coxalis inf. prothor., N. extensoris trochant. prothor., N. ischiadicus prothor.)	112
B. Ganglion mesothoracis. (N. alae mesoth.)	114
C. Ganglion metathoracis (N. alae metath.)	114
VI. Bau der abdominalen Ganglien	114
(Nerven, Kommissuren, Konnective).	
Abdominale periphere Nerven	115
VII. Histologischer Aufbau des Nervensystems	118
(Elemente des Gehirns. Sympathisches Nervensystem. — Endigung der Nerven an Muskeln, Spinndrüsen, Speicheldrüsen, Haut. — Neuropleura).	
VIII. Bau des Nervensystems bei verschiedenen Ordnungen	124
Hymenoptera, Coleoptera, Siphonaptera, Diptera, Lepidoptera, Rhynchota, Pediculiden, Mallophagen, Physopoden, Ephemeriden, Apterygogenea).	
Verschiedenheit des Baus des Nervensystems bei Larve und Imago	132
IX. Funktion des Nervensystems	134
(Motorische und sensorische Wurzeln. — Zentralisation. — Selbstständigkeit der Ganglien. Zentren).	

I. Allgemeiner Bau des Zentralnervensystems.

Das Nervensystem der Insekten (Fig. 89) besteht aus einer verschiedenen Anzahl paariger, an der Ventralseite gelegener Ganglienknotten, welche durch quer (Kommissuren) und längs (Konnective) verlaufende Nervenstränge derart miteinander in Verbindung stehen, daß die (primäre) Form einer Strickleiter zustande kommt. Während die Mehrzahl der Ganglien mit ihren Kommissuren und Konnectiven median unter dem Darm gelegen ist, liegt nur der vorderste Ganglienkomplex dorsal über oder vor dem Vorderende des Stomodaeums; man bezeichnet diesen schon durch seine Lage vorn im Kopf ausgezeichneten Abschnitt der Nervenketten als Cerebral- oder Gehirnganglion (Protencephalum). Da schon der zweite Ganglienkomplex ventralwärts vom Darm liegt, müssen das rechte und linke Konnectiv, um die Verbindung zwischen ihm und dem Cerebralganglion herstellen zu können, den Schlund umgreifen. Hierdurch entsteht der sogenannte Schlundring, welcher an der Dorsalseite des Vorderdarmes von dem Supraoesophagealganglion oder Gehirn, rechts und links von den Konnectiven und ventral vom Suboesophagealganglion (Gnathencephalum) gebildet wird. An das untere Schlundganglion schließt sich dann die fortlaufende ventrale Nervenketten an, deren Zentren ursprünglich derart angeordnet gewesen sein

dürften, daß jedem Segmente ein Doppelknoten eigen war. Die segmentale Gliederung oder Metamerie des Insektenkörpers wird also von dem Nervensystem mehr oder minder genau wiederholt; immer aber bleibt die Anzahl der Ganglienknoten hinter der der Körpersegmente zurück, indem eine mehr oder minder weitgehende Konzentration der Bauchkette durch Verschmelzung hintereinander gelegener, primärer Doppelknoten eintritt oder deren eine Anzahl ganz verschwindet, um funktionell durch die erhalten gebliebenen ersetzt zu werden.

Dieselbe Gliederung, welche uns gestattet, am Körper der Insekten drei Abschnitte als Kopf, Thorax und Abdomen zu unterscheiden, spricht sich auch bei der Differenzierung der Nervenketten aus. Das obere und untere Schlundganglion, also der ganze

Schlundring, gehören ursprünglich dem Kopfe an, und dieser stellt ihr Innervationsgebiet dar.

An relativer Größe übertrifft das Gehirn der Insekten und namentlich der psychisch höchststehenden Hymenopteren das der übrigen Arthropoden erheblich. Diese Vergrößerung beruht einmal auf einer Massenzunahme des Cerebralganglions, kann aber auch durch eine Verschmelzung mit dem unteren Schlundganglion herbeigeführt werden; im letzteren Falle verschwinden die gesonderten Konnektive, und der Schlundring besteht aus einer einheitlichen nervösen Masse (Rhynchota pr. p., Diptera, Lepidoptera, Larven der Tenthrediniden und Vespiden).

Auf den Thorax entfallen ursprünglich drei gangliöse Doppelknoten, deren oft beträchtliche Größe auf ihre Funktion zurückzuführen ist; denn die Thoraxextremitäten und Flügel werden durch sie mit Nerven versorgt. — Die kleinsten und in ihrer Anzahl variabelsten Nervenknotten gehören der abdominalen Bauchkette an.

Der rechte und linke Ganglienknoten jedes Segmentes stehen primär durch zwei Kommissuren (eine vordere und eine hintere) miteinander in querrer Verbindung. Dieses ursprüngliche, auch bei den Embryonen (Fig. 40) deutliche Verhalten verwischt sich in manchen Fällen stark; weil sich die beiden rechts und links von der Symmetrieebene

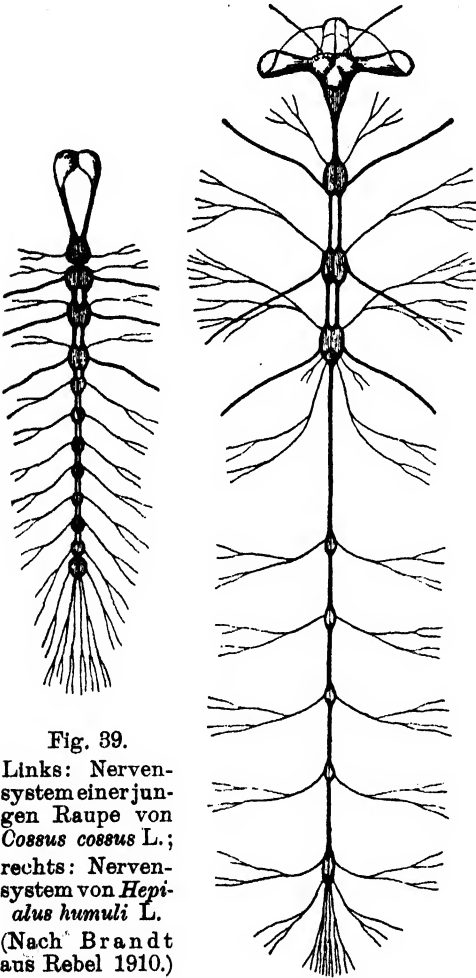


Fig. 39.

Links: Nervensystem einer jungen Raupe von *Cossus cossus* L.; rechts: Nervensystem von *Hepialus humuli* L. (Nach Brandt aus Rebel 1910.)

gelegenen Ganglienknotten einander median bis zur Berührung und Verschmelzung nähern, erscheinen sie bei äußerer Betrachtung unpaar. Die quere sowie die longitudinale Verschmelzung der primären Doppelknotten gibt also dem ursprünglich einfacheren Schema der Nervenketten eine mehr oder minder stark veränderte, sekundäre Form, welche jedoch stets auf die einfache phylogenetische Gestalt zurückgeführt werden kann. — Bei *Oryctes* fehlen beispielsweise die Querkommissuren zwischen den Ganglienknotten und sind durch außerordentlich zahlreiche Quersfaserbündel ersetzt, welche ihren Ursprung weder aus einer zentralen Punktsubstanz, noch aus einer peripheren Gangliennormasse nehmen, sondern nur Fortsätze der nach hinten an Dicke abnehmenden Längsfaserzüge sind, welche sich durch die Schlundkonnective bis zum Cerebralganglion verfolgen lassen (Michels 1880).

Im allgemeinen gilt der Satz, daß nicht nur bei den Embryonen, sondern auch bei den Jugendformen und Larven der Insekten das Nervensystem in einfacherer d. h. ursprünglicherer Form entwickelt ist, einer Form, von welcher sich die imaginale Bauchkette oft weit entfernt. Wir werden indessen auch Fälle kennen lernen, in welchen das Nervensystem der Larve eine weitergehende sekundäre Umgestaltung erfahren hat als das der erwachsenen Form.

Die beiden oder die drei letzten abdominalen Doppelknotten sind fast immer miteinander verschmolzen und bilden dann zusammen ein mehr oder minder stark vergrößertes Endganglion der gesamten Bauchkette. Häufig findet auch eine Verschmelzung der thorakalen Ganglien statt, so daß dann entweder nur zwei oder schließlich nur ein einziges Ganglion von sehr beträchtlicher Größe im Mesothorax gefunden wird (manche Neuropteren, Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren, Hymenopteren, Rhynchoten). — Auch die Ganglien der drei Hauptabschnitte des Körpers können miteinander verschmelzen: die des Kopfes mit denen des Thorax, die des Thorax mit denen des Abdomens, bis schließlich eine soweit gehende Konzentration eintritt, wie man sie bei *Rhizotrogus*, *Ranatra* usw. beobachtet, bei welchen die ganze Bauchkette nur noch durch eine einzige Gangliennormasse repräsentiert wird. Der Grad der Verschmelzung der Doppelknotten untereinander ist nicht nur je nach der systematischen Stellung verschieden, sondern kann auch mit dem Geschlecht der Tiere wechseln.

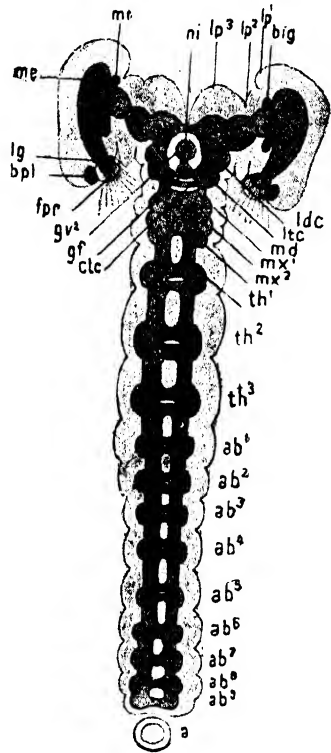


Fig. 40.

Zentralnervensystem eines Embryos von *Mantis*. Hellgrau die Nervenzellenschicht, dunkelgrau die Nervenfaserschicht. Vergr. (Nach Viallanes aus Henneguy 1904.)

lp¹ erster Protocerebrallobus me äußere Markmasse; lg Ganglienplatte; fpr post-retinale Fasern; lp² zweiter Protocerebrallobus; ni innere Markmasse; lp³ dritter Protocerebrallobus; ldc Deutocerebrallobus; ltr Tritocerebrallobus; clc Tritocerebralcommissur; gv¹ Ganglion frontale; gv² zweites unpaariges Visceralganglion; ni unpaariges Visceralnerv; md Ganglion mandibulare; mx¹ Ganglion maxillare; mx² Ganglion labiale; th¹, ², ³ die drei thorakalen Ganglienpaare; ab¹—ab⁹ erstes bis neuntes Abdominalganglienpaar; a After.

Aus dem Gehirn entspringen die Nerven für die Hauptsinnesorgane: der Sehnerv (Nervus opticus), der (rechte und linke) Antennennerv (N. antennalis oder olfactorius) sowie der N. antennalis accessorius; der Oberlippenerv (N. labralis). Die Nerven der Mundgliedmaßen wurzeln in dem unteren Schlundganglion (N. mandibularis, maxillaris, labialis). Das Gehirn ist um so größer, je besser die Komplexaugen entwickelt sind; seine Gesamtgröße steht also in keinem direkten Verhältnis zum Intellekt (vgl. Fig. 41 und 42).

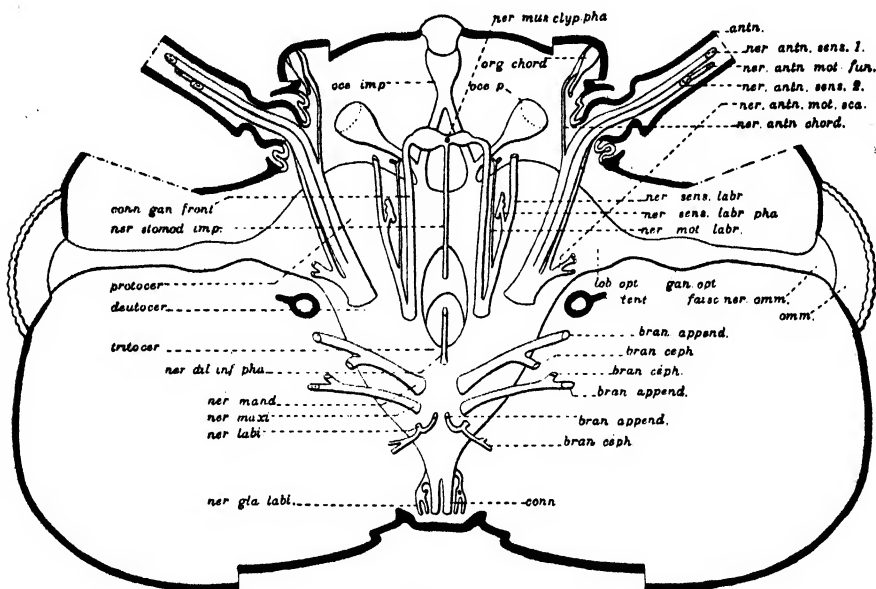


Fig. 41.

Rekonstruktion des Gehirns und der Gehirnnerven von *Lasius niger* ♀.
(Janet 1905.)

conn. gan. front. Connective des Ganglion frontale; ner. stomod. imp. Nervus recurrens; protocer. Protocerebrum; deutocer. Deutocerebrum; tritocer. Tritocerebrum; ner. dil. inf. pha Nerv des Musculus dilatator inferior pharyngis; ner. mand. Mandibularnerv; ner. maxi. Maxillarnerv; ner. labi. Labialnerv; ner. gla. labi Labialdrüsenerv; conn. Connective; bran. ceph., bran. append. zwei Äste der Nerven eines Kopfsegmentes (des Labialnervs, Maxillar- und Mandibularnervs); tent. Tentorium; lob. opt. Lobus opticus; gan. opt. Ganglion opticum; fasc. ner. omm. Nervenbündel der Ommatidien; omm. Ommatidium; ner. mot. labr. motorischer Nerv des Musculus adductor labri; ner. sens. labr. pha. sensibler Nerv der protocerebralen Pharynxportion; ner. sens. labr. sensibler Nerv des Labrums; ner. antn. chord. Nerv des antennalen Chordotonalorgans; ner. antn. mot. sca. motorischer Antennennerv für die Muskulatur des Scapus; ner. antn. sens. 2. Sinnesnerv der Antenne (wahrscheinl. N. olfactorius); ner. antn. mot. fun. motorischer Antennennerv für die Muskulatur des Funiculus; ner. ant. sens. 1. Sensibler Antennennerv (Hörnerv?); antn. Antenne; ner. mus. clyp. pha. motorischer Nerv der Clypeopharyngealmuskeln; oce. imp. unpaariger Ocellus; oce. p. paariger Ocellus.

Die Ganglien des Bauchstranges entsenden Nerven zu der Muskulatur der Haut und des Körperstammes und seiner Anhänge (Extremitäten, Flügel). Hinsichtlich der Anzahl dieser Nerven herrscht insofern Verschiedenheit, als aus jedem Ganglion 1—3 entspringen können.

Viscerales Nervensystem.

Bei zahlreichen Insekten ist von vielen Autoren ein wohlentwickeltes viscerales Nervensystem nachgewiesen worden, welches folgende Zusammensetzung zeigt (Fig. 43):

1. Das Ganglion frontale, welches vor dem Gehirn und dorsal vom Vorderdarm liegt und mit dem Gehirn durch zwei Nervenstränge

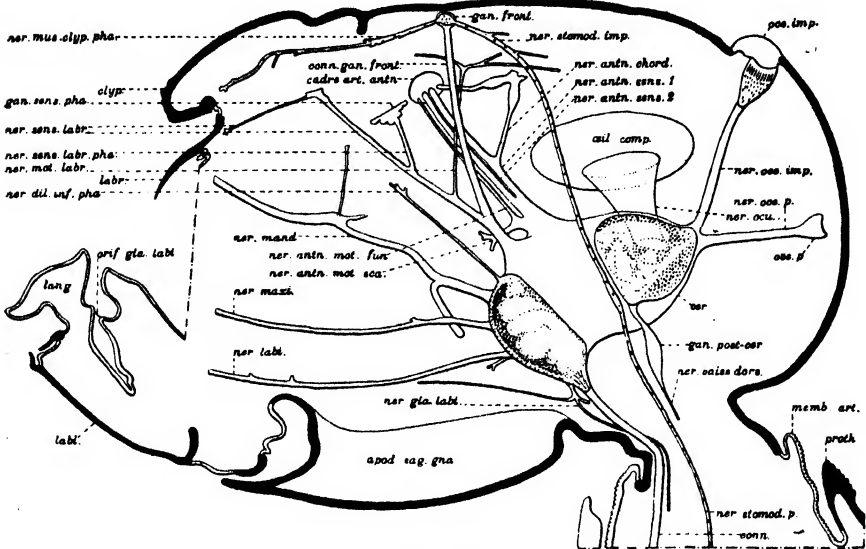


Fig. 42.

Rekonstruktion des Gehirns und seiner Nerven von *Lasius niger* L. ♀ in seitlicher Ansicht. (Janet 1905.)

ner. mus. clyp. pha. Nerv der Clypeopharyngealmuskeln; clyp. Clypeus; gan. sens. pha. Ganglion der Sinnesorgane des Pharynx; ner. sens. labr. pha. sensibler Nerv der Protocerebralregion des Pharynx; ner. mot. labr. Nerv des Musc. adductor labri; labr. Labrum; ner. dil. inf. pha. Nerv des Musc. dilatator inferior pharyngis; orif. gla. labi. Mündung der Labialdrüse; lang Zunge; labi. Labium; apod. sag. gna. sagittales Gnathopodem; ner. gla. labi. Labialdrüsenerv; ner. labi. Labialnerv; ner. max. Maxillarnerv; ner. antn. mot. sca. Nerv der Muskeln des Scapus; ner. antn. mot. fun. Nerv der Muskulatur des Funiculus; ner. mand. Nervus mandibularis; cadres. art. antn. Insertionsramen der Antenne; conn. gan. front. Connectiv des Ganglion frontale; gan. front. Ganglion frontale; ner. stomod. imp. unpaarer Nervus recurrens; ner. antn. chord. Nerv des antennotalen Chordotonalorgans; ner. antn. sens. 1. Sensibler Antennennerv (Hörnerv?); ner. antn. sens. 2. Nervus olfactorius; ocl. comp. Complexauge; ocl. imp. unpaarer Ocellus, ner. ocl. imp. dessen Nerv; ner. ocl. p. Nerv des paarigen Ocellus (oc. p.); ner. ocl. Nervus opticus; cer. Gehirn; gan. post. cer. Ganglion fusiforme; ner. vaiss. dors. Nerv des Rückengefäßes; memb. art. Gelenkmembran; proth. Prothorax; ner. stomod. p. paariger Abschnitt des Nervus recurrens; conn. Connectiv.

in Verbindung steht, welche in das Tritocerebrum (vgl. den feineren Gehirnbau!) eintreten. Von dem Frontalganglion entspringt der Nervus recurrens, der als unpaarer Strang nach hinten ziehend zwischen dem Gehirn und Vorderdarm hindurchtritt und auf der Dorsalseite des Darmes analwärts verlaufend zu einem (oder einigen) Nervenknoten anschwillt (Ganglion occipitale). Dieses frontale oder unpaare Nervensystem versorgt den Mitteldarm und die Speicheldrüsen (Hofer).

Zum unpaaren Eingeweidenervensystem von *Blattia* gehören nach Koestler (1888): 1. das Ganglion frontale; 2. der auf dem Ösophagus

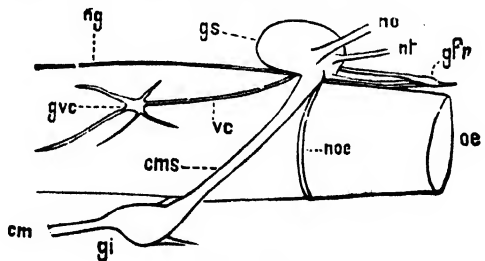


Fig. 43.

Schlundring einer Lepidopterenraupe; schematisch, vergr. (Nach Liénard aus Henneguy 1904.)

gs Cerebralganglion; gi Unterschlundganglion; cms Schlundconnectiv; noe Transversalcommissur; nu Nervus opticus; nt Nervus antennalis; ng unpaarer Sympathicus; gPr Ganglion frontale; vc rechter Strang des paarigen Sympathicus, gvc dessen Ganglion; cm Connectiv zum ersten Thoraxganglion; oe Ösophagus.

und Kropfe verlaufende Nerv; 3. das dreieckige große Ganglion auf dem Kropfe; 4. die beiden von diesem ausgehenden, starken Nerven, in deren Verlauf jederseits ein Nebenganglion eingeschaltet ist. — Das Ganglion frontale liegt unmittelbar hinter dem Munde dem Ösophagus (Pharynx) auf, hat herzförmige Gestalt und besitzt eine zentrale Punktsubstanz,

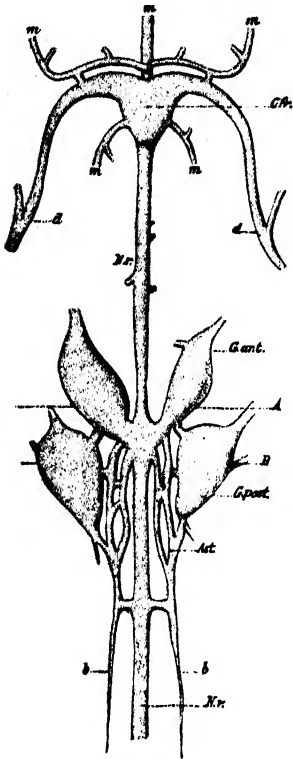


Fig. 44.

Oberer Teil des unpaaren und paarigen Eingeweidenervensystems von *Periplaneta orientalis* L.; vergr. (Hofer 1887.)

Gfr Ganglion frontale; d Verbindungsnerve zur Hirnkommisur; Nr Nervus recurrens; m vom Frontalganglion ausgehende Nerven; G. ant. vorderes Eingeweideganglienpaar; G. post. hinteres Eingeweideganglienpaar; Ast Anastomosen zwischen Nervus recurrens und paarigen Ganglien bb Speicheldrüsennerve. — (A u. B Bezeichnung der Lage hier nicht wiedergegebener Schnitte.)

in welche von den drei Ecken her Fibrillen eintreten, die sich mannigfach kreuzen und verschlingen. Die Leydigsche Punktsubstanz ist von einer Ganglienzellschicht umgeben, die von einer Stützsubstanz durchzogen wird. Die Ganglienzellen haben kuglige oder birnenförmige Gestalt, sind von sehr beträchtlicher Größe und erscheinen vorwiegend unipolar. Von dem das Ganglion einscheidenden Neurilemma (Neuropleura) ziehen sich feine bindegewebige Stränge nach allen Seiten als Suspensorien des Nervenknötens aus. — Vom Ganglion frontale gehen zwei Nerven zur Oberlippe; es innerviert die ganze Clypeopharyngealmuskulatur und alle Dilatatoren der oberen Pharynxwand. Der N. recurrens (oder stomentericus, Janet) ist anfangs unipaar und teilt sich nach dem Durchtritt durch das Kropfganglion in zwei Äste, welche das Stomodaeum bis zu seinem oralen Ende begleiten (*Lasius niger* L.; Janet 1905). — Übrigens sollen sich die Oberlippennerven bei vielen Insekten von den Cerebrofrontalkonnektiven abzweigen (Blanchard 1846, Brand 1880, Michels 1880, Mordwilko 1895); außerdem aber treten noch Nerven aus dem Ganglion frontale zur Oberlippe (Mordwilko 1895). Nach Hofer (1887) entspringen aus dem G. frontale mehrere in ihrem Auftreten nicht ganz konstante Nerven (Fig. 44): regelmäßig verläuft aus der Mitte der vorderen Fläche ein Nerv zur Oberlippe (Newton, Hofer); ganz seitlich von ihm und fast schon mehr aus den Cerebrofrontalkonnektiven entspringen zwei sehr kurze, symmetrisch gelagerte Wurzeln, welche durch einen quer und parallel zur vorderen Fläche des G. frontale verlaufenden Nerv verbunden werden und weiterhin die Richtung zur Oberlippe einschlagen. Aus den Seitenflächen nehmen zwei sehr feine, gelegentlich fehlende

Nervenstämmchen ihren Ursprung, um sich in die Wand des Ösophagus einzusenken. Aus der hinteren unteren Fläche tritt der Nervus recurrens aus.

Nach Holste (1910) entsendet bei *Dytiscus* das G. frontale einen zarten Nerven, der sich bald auf dem Musculus compressor pharyngis verzweigt und zusammen mit zwei Ästchen des Oberlippennerven eine Art Nervenplatte bildet (Plexus praefrontalis, Holste; vgl. Fig. 50). Von

ihr aus verteilen sich die zarten Nervenfäden auf die Dilatoren und Kompressoren des Pharynx.

Nach hinten entspringt aus dem G. frontale der Nervus stomatogastricus (= N. recurrens), der in seinem Verlauf unter dem oberen Schlundganglion hindurch auf dem Ösophagus allmählich aus seiner ursprünglich medianen Lage die linke Seite des Ösophagus gewinnt, um schließlich in das Ganglion ventriculare einzutreten. Von diesem ziehen zwei Nerven unter äußerst feiner Verzweigung zum Proventriculus und Mitteldarm. Der N. stomatogastricus entsendet in seinem ganzen Verlaufe zahlreiche Nerven an den Ösophagus und wird nach hinten merklich kräftiger. Ein Paar seiner Äste liegt zwischen dem G. frontale und oberen Schlundganglion; jeder Ast zieht quer über den Ösophagus, biegt, dessen seitliche Mittellinie erreichend, in rechtem Winkel nach hinten um und dringt parallel dem Schlundmagennerven (N. recurrens) zwischen Gehirn und Ösophagus bis an die mediane Seite des Gefäßganglions, mit dem er sich zu verbinden scheint. Ein anderes Paar entspringt dem N. stomatogastricus dicht hinter dem oberen Schlundganglion in der Höhe der Gefäßganglien, mit denen sie sich nicht (gegen Blanchard) verbinden. Eine gangliöse Anschwellung (G. hypocerebrale) des N. stomatogastricus existiert hier (im Gegensatz zu anderen Insekten, wie z. B. *Melolontha*) nicht (Holste 1910).

Das Kropfganglion von *Periplaneta* wendet seine Spitze dem Kopf, seine Basis dem After zu. Sein feinerer Bau wiederholt im wesentlichen die für das G. frontale geschilderten Verhältnisse. Von seinen beiden der Basis anliegenden Ecken geht je ein Nerv aus; beide verlaufen in schräger Richtung um den Kropf, um auf den Proventriculus übertretend auf dessen Unterseite zu endigen, nachdem sie sich zuvor in zwei kleine Äste gespalten haben. Unmittelbar vor oder auf dem Proventriculus schwillt jeder Nerv zu einem kleinen, länglichen Ganglion an (Koester 1883). Pierantoni (1900) beschreibt noch zwei bisher nicht bekannte Nervenpaare, welche vom Kropfganglion unten ausgehen; das eine Paar versorgt die Kropfwand, das andere (innere) Paar die Musculi retractores des Kropfes.

Das ganze beschriebene Nervensystem ist bei den jungen Tieren stärker entwickelt als bei den erwachsenen. Das unpaare System soll bei Coleopteren, Lepidopteren und Odonaten, das paarige bei Heuschrecken und Grillen stärker entwickelt sein¹⁾.

2. Das paarige System. Jeder der beiden Stränge des paarigen Systems (Nervi pharyngeales) durchsetzt 1—2 Ganglien, welche zur Respiration und Zirkulation in Beziehung stehen sollen, indem aus dem vorderen Fasern zur Aorta und zum Herzen, aus dem hinteren Fasern zu den Kopftracheen austreten. Nach Pierantoni (1900, 1901) liegen die Ganglien des zweiten Paares lateral vom Ösophagus, sind sphärisch und versorgen die Speicheldrüsen; sie stehen mit dem Prothorakalganglion durch zwei sehr feine Nerven in Verbindung. — Bei *Periplaneta* besteht nach Hofer (1887) das paarige sympathische Nervensystem aus zwei Paaren hintereinander liegender Ganglien von etwa zwiebel-förmiger Gestalt; sie liegen symmetrisch beiderseits vom N. recurrens, das vordere ist vom oberen Schlundganglion noch bedeckt, das hintere, in der Regel größere ragt unter ihm hervor. Das vordere Ganglienpaar

¹⁾ Bei *Acherontia* ist nach Cattie (1881) das „Vagussystem“ nur aus dem G. frontale und dem N. recurrens zusammengesetzt.

setzt sich durch eine breite Brücke direkt mit dem N. recurrens in Verbindung; das zweite Paar hängt nur indirekt mit ihm zusammen durch zwei Längsstämme, welche wieder untereinander sowie mit dem N. recurrens und dem hinteren Ganglienpaar durch Quernerven verbunden sind (Fig. 44); beide Paare sind untereinander durch einen Nervenstamm verbunden. Das hintere Ganglienpaar verjüngt sich einerseits nach dem Kopfe zu in einen Nervenstamm, welcher den Ösophagus versorgt, andererseits sendet es einen langen Ausläufer analwärts über den Ösophagus, welcher sich mit den Speicheldrüsen in Verbindung setzt. Ein oraler Nerv des vorderen Ganglions setzt dieses mit dem Gehirn in Verbindung. Man kann diese beiden Ganglien als G. pharyngea und allata unterscheiden. Sie entbehren nach Koestler (1883) der Punksubstanz und bestehen nur aus Nervenzellen.

Das paarige System fehlt bei *Acherontia* nach Cattie (1881) ebenso wie das große Ganglion der Magengegend. — Nach Hammar (1909) besteht das paarige System bei der Larve von *Corydalis cornuta* L. aus zwei kleinen, seitlich vom Ösophagus gelegenen Ganglien, welche weder untereinander noch mit dem unpaaren System in Verbindung stehen, aber mit dem Cerebralganglion durch zwei Nervenpaare verbunden sind.

Bei *Dytiscus marginalis* L. bilden die zuerst von Lyonnet entdeckten Ganglien des Rückengefäßes das erste Paar des paarigen sympathischen Nervensystems und sind viel schwächer entwickelt als bei *Melolontha vulgaris* Fabr. Ihre Form ist wenig scharf umrissen, und sie gleichen mehr einem bandförmigen Nervenpolster. Sie entspringen jederseits dem Hinterrande des oberen Schlundganglions und liegen dem Dorsalgefäß direkt auf, welches sie innervieren. Die Verbindung zwischen beiden ist so innig, daß sie schwer zu lösen ist. — Am hinteren Teil ihrer Innenseite entsenden diese Ganglien einen sehr zarten Ast, der sich zwischen den Dilatoren des Ösophagus verliert. Sie treten mit dem Schlundmagennerv durch einen feinen Nervenfaden in Verbindung und entsenden an ihrer Außenseite einen kräftigen Nerven, welcher unter dem Augennerv schräg nach vorn zieht und mit einem Aste des Maxillarnerven verschmilzt, nachdem er zuvor eine kleine gangliöse Anschwellung gebildet hat. Ein nach Straus-Dürckheim aus dem Gefäßganglion von *Melolontha* austretender Ast, der mit dem N. opticus und mandibularis in Verbindung tritt, wurde von Holste bei *Dytiscus* nicht gefunden.

Das von Straus-Dürckheim und Brandt entdeckte zweite sympathische Ganglienpaar, die Tracheenganglien, heben sich bei *Dytiscus* von den Ganglien des Rückengefäßes hinten als etwas länglich kuglige, dem Ösophagus angedrückte Knoten scharf ab. Sie sind an der Seitenwand des Ösophagus schräg nach unten und hinten gerichtet, daher ihre unteren Teile einander genähert sind, ohne daß jedoch eine Verbindung zwischen ihnen besteht. Sie innervieren den ihnen unmittelbar anliegenden, starken Tracheenast (Holste 1910).

Nach Burmeister (1832) u. a. tritt bei starker Entwicklung des paarigen Systems das unpaare mehr zurück, und umgekehrt.

Der älteren Auffassung der paarigen sympathischen Ganglien sind neuerdings Heymons und de Sinéty entgegengetreten und haben wahrscheinlich gemacht, daß es sich in jenen gar nicht um den übrigen sympath. Ganglien gleichwertige Bildungen handelt. Heymons (1899) fand bei *Bacillus rossii* F. folgende Verhältnisse: der Ursprung des paarigen Eingeweidennervensystems befindet sich an der ventralen Fläche des

Gehirns, dort, wo Protencephalum und Deuterecephalum in einander übergehen. Die paarigen Nervi pharyngeales fassen nach hinten

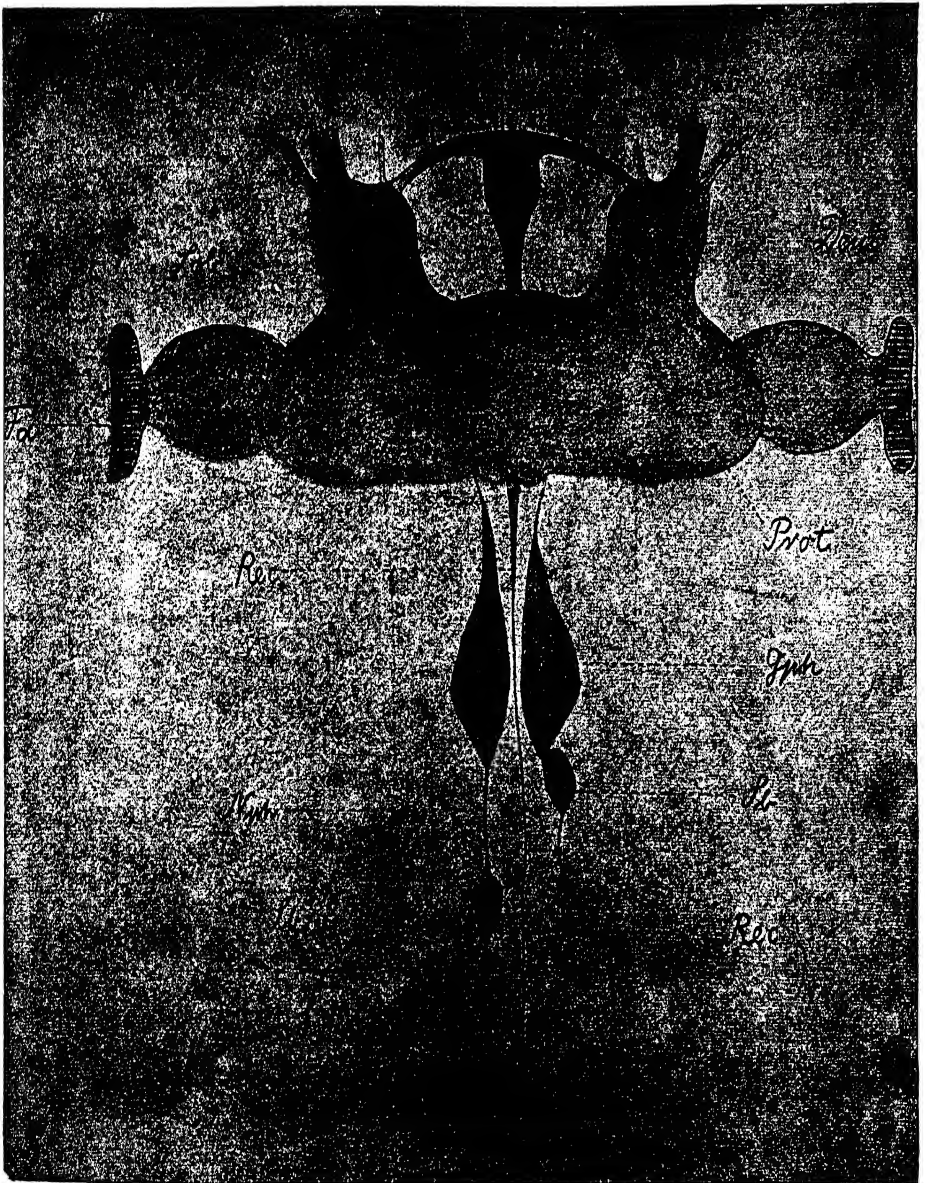


Fig. 45.

Gehirn und Eingeweidennervensystem von *Bacillus rossii* F., vergr.
(Heymons 1899.)

Ant Antennennerv. *Deut* Deuterecephalum. *Fa* Facettenauge. *Gfr* Ganglion frontale. *Gph* Ganglion pharyngeale. *Lob* Lobus opticus. *Nph* Nervus pharyngealis. *Prot* Protencephalum. *Rec* Nervus recurrens. *Sb* bläschenförmige Organe (Corpora allata). — Die beiden längsverlaufenden punktierten Linien geben den Umriss des Darmkanals an.

ziehend den N. recurrens zwischen sich und treten an die vorderen paarigen Schlundganglien (G. pharyngea) heran, an deren Punktsub-

stanz sie zahlreiche Fibrillen abgeben, um weiter in gerader Richtung zu den beiden blasenförmigen Organen hinzuführen, über welche hinaus sie sich nur noch in Gestalt eines äußerst feinen Nervenstämmchens fortsetzen (Fig. 45). Die ellipsoiden bläschenförmigen Organe entsprechen nicht dem für andere Insekten beschriebenen zweiten Paare von Pharyngealganglien, weil sie sich aus chitinogenen Zellen aufbauen, welche ein zentrales ovoides Chitinkörperchen (Heymons' Binnenkugel) bilden, das von einem Flüssigkeit führenden Hohlraum umschlossen ist, der selbst durch die Chitinintima der Wandzellen begrenzt wird, welche



Fig. 46.

Transversalschnitt durch eine Epithelblase (Corpus allatum) von *Bacillus rossii* F. (Imago), vergr. (Heymons 1899.)

mes Mesoderm. N Nervus pharyngealis. Tr Tracheen. — Die Ziffern bezeichnen das Alter der Chitinlamellen.

anscheinend bei jeder Häutung eine neue Chitinlage erhält (im ganzen 5; Fig. 46). Dennoch sind nach Heymons diese Bläschen den Ganglia allata homolog, wenngleich selbst keine Ganglien. Das gemeinsame Merkmal der *G. allata* und der ihnen homologen Gebilde besteht darin, daß sie embryonal in einem Paare vorn an der Basis der ersten Maxillen angelegt werden und erst sekundär an die Dorsalseite des Darmes rücken, um dort mit dem Eingeweidenervensystem in direkten Zusammenhang zu treten (Orthoptera, Dermaptera, Hymenoptera, Rhynchota, Lepidoptera?). Sie unter-

scheiden sich durch das Fehlen der Punktsubstanz sowie durch die Struktur ihrer Zellen von den echten Ganglien. „Wenn es auch nicht unwahrscheinlich ist, daß die Corpora allata der Insekten auf ehemalige periphere Organe zurückgeführt werden können, die erst nachträglich in die Tiefe traten und damit wohl ihre anfängliche Bedeutung verloren, so entzieht es sich doch gegenwärtig noch vollkommen der Kenntnis, welcher Art diese Organe gewesen sein mögen“ (Heymons 1897). De Sinéty (1899) geht noch einen Schritt weiter als Heymons, wenn er meint, daß auch das vordere Ganglion (*G. pharyngeum*) mit Unrecht als solches aufgefaßt worden sei; in ihm handle es sich vor allem um

einen Apparat zur Stütze und Innervation des Rückengefäßes. Ein Neurilemma sei im Gegensatze zu den echten Ganglien nicht entwickelt, die Kerne zeigen eine andere Beschaffenheit als in den Ganglienzellen und das ganze Organ eine andere Färbbarkeit. Die sogenannten Ganglien nehmen nur die Nerven auf, welche für die Aorta bestimmt sind (de Sinéty 1901).

Diese Auffassung de Sinéty's weist wiederum Police (1909) als irrtümlich zurück, gibt aber zu, daß Heymons insofern recht habe, als die *Corpora allata* in der Tat das Aussehen drüsiger Organe mit innerer Sekretion besitzen; dagegen seien bei *Periplaneta* und *Epacromia* diese Organe echte Ganglien. Weitere Untersuchungen wären erwünscht.

3. Der Sympathicus. Das dritte System visceraler Natur steht nicht mit dem Gehirn, sondern nur mit der Bauchkette in direkter Verbindung. Von jeder segmentalen Ganglienmasse entspringt ein unpaarer Nerv (Newportscher Nerv), welcher sich zwischen den beiden Konnektiven nach hinten begibt und sich hinter dem nächsten Ganglion in zwei Äste gabelt, deren jeder zu einem kleinen Ganglion anschwillt und einen zarten Nerven zu dem Verschlußapparat der Stigmata (Spiracula) entsendet. (Sympathicus, Blanchard 1858.) Auch hinsichtlich dieses Systems gehen die Angaben der Autoren im einzelnen auseinander.

Die Ganglien des Sympathicus bestehen entweder aus mehreren Zellen oder (Carabiden) nur aus einer einzigen sehr großen, welche dann alle Zellen des Ganglions vertritt. „Er liegt oben in jedem Abdominalganglion, bei der Larve etwas dem hinteren Ende desselben genähert, bei der Imago weiter hinten schon etwas auf die Längskommissuren verschoben, je eine riesig große Ganglienzelle von oblonger Gestalt“, welche „das zentrale sympathische Ganglion jedes Bauchmarkknotens manch anderer Coleopteren und der Hymenopteren“ repräsentiert. „Sowohl an dem Bauchmarksganglion des Prothorax als des Thorax fehlt diese große Zelle und kommt somit nur den Abdominalganglien zu.“ Jede dieser Kolossalzellen setzt sich analwärts in einen starken mediosagittalen Fortsatz fort, der sich weiterhin in den unpaaren Newportischen Nerv zwischen den beiden Konnektiven verlängert. „Dem hinteren Fortsatz entspricht oppositipol ein kräftiger kopfwärtiger, der, gleichfalls zum Newportischen Nerven eines nun vorderen Kommissurenpaares werdend, auf diese Weise eine hintere Zelle mit einer vorhergehenden in direkte Verbindung bringt. Dadurch entsteht eine Ganglienzellkette, deren jedes Einzelelement je einem Abdominalganglion angehört. — Als vorderer Fortsatz der ersten Zelle der Ganglienzellkette setzt sich eine breite Nervenfasern zwischen dem Kommissurenpaare zwischen zweitem Thorakal- und erstem Abdominalganglion bis auf ersteres fort und gabelt sich dann unter stumpfem Winkel auf diesem Ganglion in einen rechten und linken Ast. Jeder dieser Äste biegt nach seitwärts und trifft dann lateralwärts von dem zweiten Thorakalganglion und etwas vor diesem auf den ersten rückverlaufenden Nerven des ersten Thorakalganglions. Diesen erreichend, vereinigt er sich mit ihm in gleicher Scheide und zieht so lateralwärts weiter. An dem kopfwärtigen Fortsatz jeder Kolossalzelle geht jederseits ein kräftiger Fortsatz ab, und diese Fortsätze sind dann jene Nerven, die durch Leydig . . . beschrieben wurden. Sie liegen in der gleichen Scheide dem betreffenden Nerven aus dem Abdominalganglion an, zerfallen dann aber in Äste, die den betreffenden Abdominalnerven

vollständig umflechten, sich miteinander wieder vielfach vereinigend. Aus diesem Geflecht, echtem Netze, treten dann Nerven ab, denen Ganglien eingeschoben sind“ (vgl. Fig. 47, 48). Die Kolossalzellen liegen in der gleichen Scheide mit den entsprechenden Abdominalganglien. Ein Zusammenhang mit dem Kopfsympathicus besteht nicht (Haller 1910).

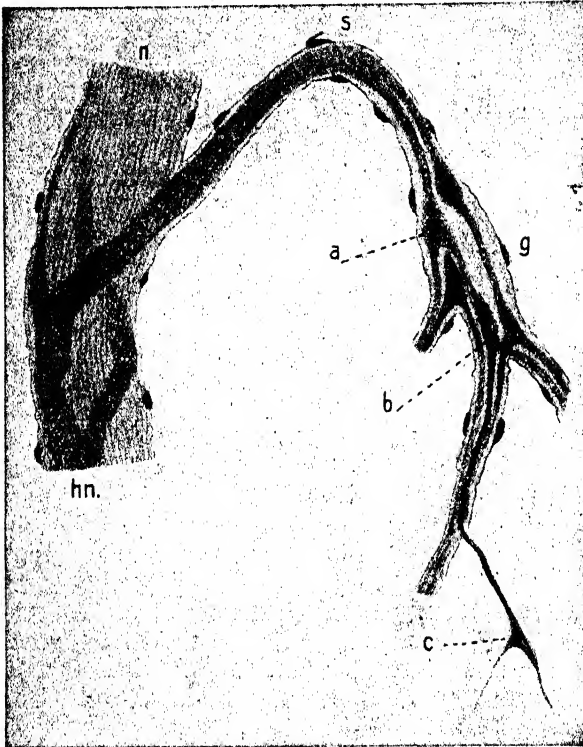


Fig. 47.

Carabus silvestris F. Imago. (Haller 1910.)

Einen seitlichen Bauchstrangnerven (n) umflechtender Sympathicusnerv (hn), s dessen Ast. g Ganglion. a Ganglienzelle mit zwei peripheren Fortsätzen, durch deren einen mit der Ganglienzelle b direkt verbunden. c tripolare Ganglienzelle.

Der von den Ganglien des Thorax und Abdomens entspringende Sympathicus, welcher nach Leydig bei *Locusta viridissima* L. wohl entwickelt ist und dessen Nerven die Muskeln des Tracheenverschlußapparates versorgen sollen, ist bei *Dytiscus marginalis* L., wie es scheint, nicht entwickelt. (? D.) Die Verschlußapparate werden hier von den Abdominalnerven (wenigstens im Abdomen) innerviert (Holste 1910).

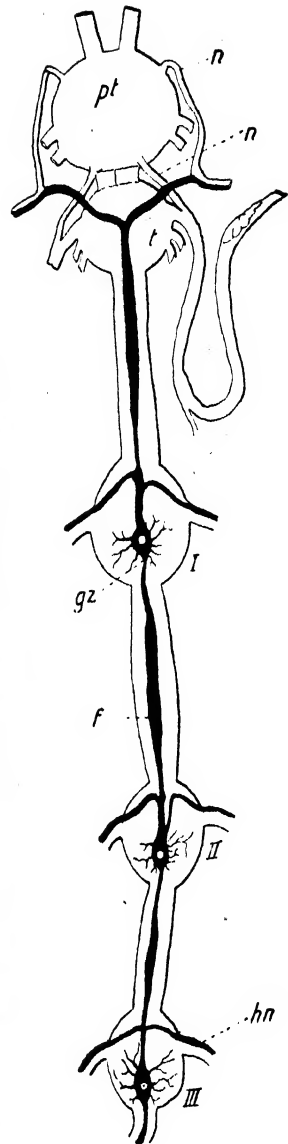


Fig. 48.

Ein Teil des Bauchmarks der Larve von *Carabus silvestris* F. von der Dorsalseite. Sympathicus schwarz (Haller 1910.)

pt erstes, t zweites Thoraxganglion. I–III Abdominalganglien. gz Kolossalzellen. f Newport'scher Nerv. n Nerven des 1. Thoraxganglions. hn seitliche sympathische Nerven.

II. Der Bau des Cerebralganglions.

Die folgende Darstellung des feineren Gehirnbauers lehnt sich eng an die Mitteilungen von Viallanes an, dem wir neben anderem eine ausgezeichnete Untersuchung der Orthopteren verdanken. Weil, wie Viallanes mit Recht hervorhebt, der Grundtypus des nervösen Zentralorgans am besten an der Hand eines den ursprünglichen Bau noch am reinsten bewahrenden einfachen Beispielles zu erkennen ist, wurde gerade diejenige Mitteilung zur gekürzten Wiedergabe bevorzugt, deren Angaben sich auf *Oedipoda coerulescens* L. und *Caloptenus italicus* L. beziehen, die einen vollkommen übereinstimmenden Gehirnbau besitzen. — Die Arbeit von O. Böttger über das Gehirn von *Lepisma* (1910) konnte nach Abschluß der vorliegenden Bearbeitung nicht mehr berücksichtigt werden.

Betrachtet man das obere Schlundganglion von seiner ventralen Seite, so erhält man die Ansicht der Fig. 49 A. In der Mitte bemerkt man eine umfangreiche, nach vorn abgeflachte und seitlich gerundete Nervenmasse, welche rechts und links durch einen Stiel (Nervus opticus der Autoren) in eine Nervenmasse übergeht, die sich von innen nach außen verbreitert und an die Membrana limitans des Komplexauges herantritt. Diese Augenpartie des Gehirns wird gewöhnlich als Ganglion opticum bezeichnet. Die ganze bisher erwähnte Nervenmasse nennen wir mit Viallanes Protocerebrum (Protencephalum). Sie gehört dem ersten primären Kopfsegment (Ocellarsegment) an. Die Mittelpartie des Protocerebrums schwillt zu zwei großen seitlichen Hügeln (Calices) an, deren abgerundete rechte und linke Hälfte durch einen tiefen medianen Spalt gesondert sind. Von der mittleren Region der Ventralseite entspringt aus der medianen Masse des Protocerebrums der mittlere Ocellennerv, welcher als starker Strang direkt nach vorn verläuft und weiterhin zu einem Ganglion ocellare anschwillt. Scheinbar von der vorderen verdickten Partie der Calices jederseits, in Wirklichkeit jedoch aus größerer Tiefe der nervösen Masse entspringt der rechte und linke Nervus ocellaris; beide wenden sich aufwärts und enden mit dem unter jedem Ocellus gelegenen Ganglion.

Nach Janet (1905) entspringen aus dem Protocerebrum von *Lasius niger* L. folgende Nerven:

1. Die paarigen Nerven der Komplexaugen.
2. Die paarigen Nerven der paarigen Ocellen.

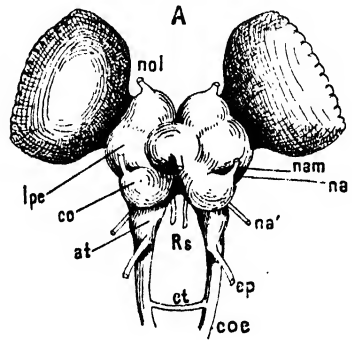


Fig. 49 A.

Gehirn von *Oedipoda coerulescens* L. von der Ventralseite gesehen; vergr. (Nach Viallanes aus Henneguy 1904.)

lpe Protocerebrallobus. *co* Lobus olfactorius. *at* Tritocerebrallobus. *coe* Connective zum Unterschlundganglion. *ct* Commissur zwischen deren rechtem und linkem Strang. *ep* Wurzel des Labrofrontalnervs. *na'* accessorischer Antennennerv. *na* Antennennerv. *Rs* Wurzel des Nervus stomatogastricus. *nol* Nervus ocellaris lateralis. *nam* Nervus ocellaris medius (die Bezeichnungslinie sollte bis zur Mitte fortgesetzt sein).

8. Zwei Nerven, welche sich unter dem unpaaren Ocellus miteinander vereinigen.

4. Das Nervenpaar des Labrums, deren jeder seinerseits wieder entsendet:

a) Einen motorischen Ast zum Labralmuskel.

b. Einen sensorischen Ast, welcher in der Gruppe der seitlich vom Pharynx gelegenen Ganglien endigt.

c) Einen sensitiven Hautast.

d) Einen sensitiven Labralast.

5. Die beiden Konnektive zum Ganglion frontale. Vgl. Fig. 41 u. 42.

Unmittelbar unter der mittleren Masse des Protocerebrums befinden sich ein rechter und ein linker annähernd kugliger Körper, die beiden stark vorspringenden Lobi olfactorii, welche die ventrale Partie des zweiten Hirnabschnittes, des Deutocerebrums (Deutocerebrums) bilden. Von ihrer vorderen Außenpartie zieht je ein starker Nerv zu der entsprechenden Antenne (N. antennalis s. olfactorius). Der Antennennerv erhält seine Fasern nicht ausschließlich vom Lobus olfactorius, sondern auch von der dorsalen Partie des Deutocerebrums. Von diesem entspringen ferner bei *Lasius niger* L. ein kleiner motorischer Nerv, welcher sich in vier Äste teilt, um die vier Muskeln des Scapus der Antenne zu versorgen; ein zweiter kleiner motorischer Nerv, welcher in die Antenne eintritt und die Muskeln des Funiculus (Fühlergeißel) versorgt; außerdem ein starker sensibler Nerv, dessen Natur sich nicht präzisieren läßt, und ein antennaler Chordotonalnerv, welcher von dem genannten sensiblen Nerv abgeht (Janet 1905). Das Deutocerebrum gehört dem zweiten primären Kopfsegmente (Antennalsegment) an.

Nach Holste (1910) entspringen aus dem Deutocerebrum von *Dytiscus marginalis* L. folgende Nervenpaare:

1. Der N. antennalis, der sich im Scapus der Antenne in zwei dieses Extremitätenpaar durchziehende Äste gabelt.

2. N. ant. accessorius; er gibt sofort je einen Ast an die drei Antennenmuskeln, den Musc. extensor antennae, M. flexor ant. und M. depressor ant. ab, zieht selbst dem N. antennalis außen angeschmiegt weiter und spaltet sich kurz vor dem Eintritt in die Antenne in drei Äste, von denen zwei den Antennennerv umfassend wieder miteinander verschmelzen. Die beiden Endäste verlieren sich an der Insertionsstelle der drei Antennenmuskeln.

3. N. tegumentalis oder Scheitelnerv; entspringend an der lateralen Hinterfläche des Oberschlundganglions, etwa an der Stelle, wo Augennerv und Schlundkonnektiv abgehen, verläuft er schräg nach außen um den N. opticus in die Höhe und verzweigt sich über dem G. opticum und unter dem Vertex in dem auflagernden Fettgewebe und zwischen den Tracheen.

4. Der letzte Nerv entspringt dem Hinterrande des oberen Schlundganglions und geht unmittelbar in das Ganglion des Rückengefäßes über (vgl. Fig. 50).

Hinter jedem Lobus olfactorius liegt eine birnenförmige Nervenmasse, das Tritocerebrum (Tritencephalum), aus welchem die beiden ziemlich starken Wurzeln des Labrofrontalnervs ihren Ursprung nehmen. Dieser Nerv wendet sich abwärts und teilt sich in kurzem Verlaufe in zwei Äste, den Oberlippennerv (N. labralis) und den N. frontalis. Der N. labralis zieht innerhalb des antennalen Fortsatzes des Innenskeletes des Kopfes zwischen Antennenmuskeln und den Dilatatoren des Pharynx an diesem

entlang nach vorn, wobei er sich reich verzweigt. Der erste zarte Ast entspringt der Innenseite und endet, quer über den Ösophagus ziehend, in dem praefrontalen Plexus des sympathischen Nervensystems. Dann spaltet sich der Oberlippennerv in zwei ziemlich gleichwertige Hauptäste, deren oberer hauptsächlich die verschiedenen Teile des Clypeus, der untere dagegen die Oberlippe, den Musculus dilatator pharyngis primus und in geringem Maße auch den M. compressor pharyngis innerviert. — Der Nervus frontalis zieht am Ösophagus nach vorn und endet, ohne unterwegs Äste abzugeben, im Ganglion frontale.

Von dieser Darstellung Viallanes und Holstes weicht Janet (1905) insofern ab, als er Labrum und Stomenteron (Stomodaeum)

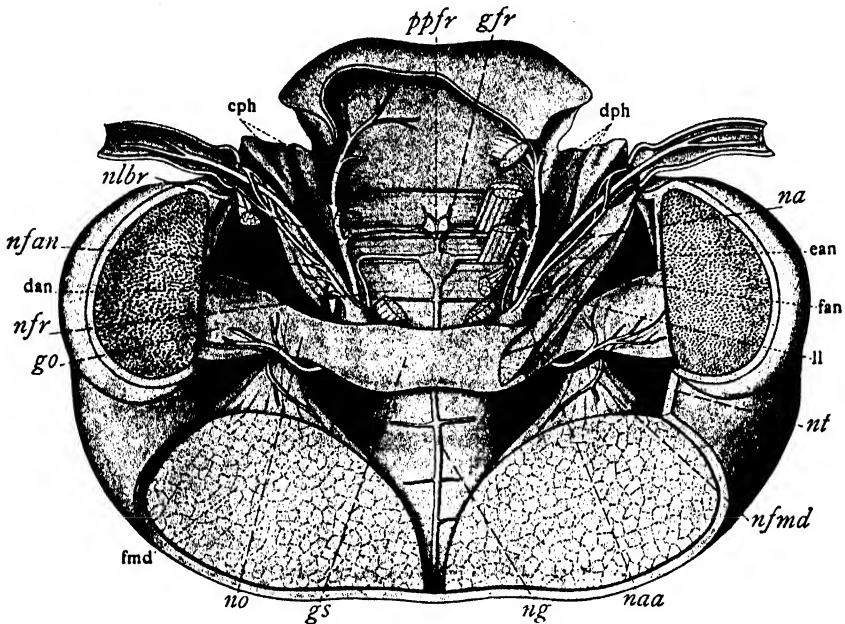


Fig. 50.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von oben geöffnet; zeigt das Oberschlundganglion nebst von ihm entspringenden Nerven und den vorderen Teil des unpaaren sympathischen Nervensystems. Vergr. (Holste 1910.)

ppfr Plexus praefrontalis. gfr Ganglion frontale. dph Musculi dilatatores pharyngis. na Nervus antennalis. can Musculus extensor antennae. fan Musculus flexor antennae. ll Musculus levator labri. nt Nervus togementalis. nmd Nervus musculi flexoris mandibulae. naa Nervus antennalis accessorius. ng Nervus stomatogastricus. Gs Ganglion supraoesophageum. no Nervus opticus. fmd Musculus flexor mandibulae. go Ganglion opticum. nfr Nervus frontalis. dan Musculus depressor antennae. nfan Nerv des Musculus flexor antennae. nlbr Nervus labralis. cph Musc. compr. pharyngis.

als praeantennale Bildungen nicht von einem postantennalen Zentrum aus innerviert sein läßt, wie es das Tritocerebrum ist, sondern die Wurzeln des Labralnerven und der Konnektive des G. frontale in das Protocerebrum verlegt. — Das Tritocerebrum gehört dem dritten primären Kopfsegment (Praemandibularsegment) an.

Bei der Betrachtung von der Dorsalseite erhält man folgendes Bild des Gehirns (Fig. 49 B). Das Protocerebrum hat wesentlich das gleiche Aussehen, läßt aber keinen dorsalen Nerven aus sich entspringen und ist von den beiden Hälften des Deutocerebrums durch eine seichte Furche gesondert. Unmittelbar hinter dieser Furche entspringt von dem Deutocerebrum ein starker Nervenstamm, welcher sich nach vorn

wendet und die Kopfhaut versorgt (N. integumentarius capitis). — Das Tritocerebrum ist von der Dorsalseite aus nicht sichtbar und vollständig verdeckt.

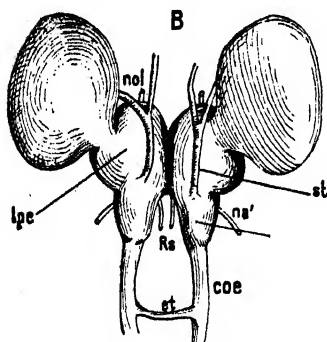


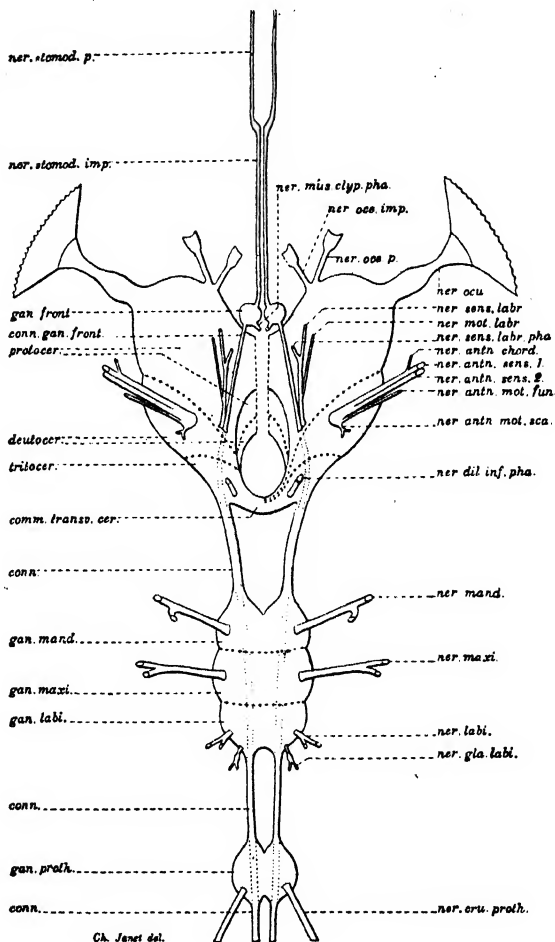
Fig. 49 B.

Dorsalansicht des Gehirns von *Oedipoda coerulea* L., vergr. (Nach Viallanes aus Henneguy 1904.)

lpc Protocerebrallobus. *ld* Dorsallobus des Deuto- und Tritocerebrums. *coe* Oesophagus-connective, *et* deren Commissur. *nol* Nervus ocellaris lateralis. *st* Nervus tegumentalis. *na* accessori-cher Antennennerv. *rs* Wurzeln des Stomatogastricus.

In dem Winkel, welchen die Seiten des Deuto- und Tritocerebrums miteinander bilden, entspringt nahe der Medianlinie jederseits ein feiner Nerv, der sich nach hinten und abwärts wendet und die Wurzel des paarigen Ganglion stomatogastricum darstellt.

Die Konnektive, welche das Gehirn mit dem unteren Schlundganglion verbinden und den Vorderdarm umfassen, sind sehr lang und etwa in der Mitte miteinander durch einen zarten Nervenstrang verbunden, der unter dem Oesophagus verlaufend den Schlundring in zwei Ringe zerlegt, deren oberer vom Stomodaeum durchsetzt wird. Diese Querkommissur des Schlundringes ist bei zahlreichen Insek-



Ch. Janet del.

Fig. 51.

Schema der Metamerie des Insektengehirns. (Janet 1905.)

ner. stomod. p. paarige Portion des Nervus recurrens. *ner. stomod. imp.* unpaare Portion des Nervus recurrens. *gan. front.* Ganglion frontale. *conn. gan. front.* Connective des Ganglion frontale. *protocer.* Protocerebrum. *deutocer.* Deuto- und Tritocerebrum. *tritocer.* Tritocerebrum. *comm. transv. cer.* quere Unterschlund-commissur. *conn.* Connective. *gan. mand.* Ganglion mandibulare. *gan. maxi.* Ganglion maxillare. *gan. labi.* Ganglion labiale. *gan. proth.* Ganglion prothoracis. *ner. cr. proth.* Nervus cruralis prothoracis. *ner. gla. labi.* Nerv der Labialdrüse. *ner. labi.* Nervus labialis. *ner. maxi.* Nervus maxillaris. *ner. mand.* Nervus mandibularis. *ner. dil. inf. pha.* Nerv des Musculus dilatator inferior pharyngis. *ner. antn. mot. sca.* Nerv der Scapusmuskulatur. *ner. antn. mot. fun.* Nerv der Funiculusmuskulatur. *ner. antn. sens. 2.* Nervus olfactorius. *ner. antn. sens. 1.* sensibler Antennen-nerv (Hörnerv?). *ner. antn. chord.* Nerv des antennalen Chordotonalorgans. *ner. sens. labr. pha.* sensibler Nerv der Protocerebral-region des Pharynx. *ner. mot. labr.* Nerv des Musculus adductor labri. *ner. sens. labr.* sensibler Labralnerv. *ner. ooc.* Nervus opticus. *ner. ooc. p.* Nerv des paarigen Ocellus. *ner. ooc. imp.* Nerv des unpaaren Ocellus. *ner. mus. clyp. pha.* Nerv der Clypeopharyngealmuskeln.

ten nachgewiesen und auch den Crustaceen und Myriopoden eigen. — Die Konnektive scheinen bei äußerer Betrachtung nur aus dem Deuto- und Tritocerebrum zu entspringen, beziehen aber in Wirklichkeit ihre Fasern auch aus dem Protocerebrum (vgl. hierzu Fig. 51).

III. Der feinere Bau des Gehirns.

Bei der Besprechung des feineren Gehirnbaues folgen wir wieder in erster Linie den Angaben von Viallanes (1887). Er unterscheidet am

Protocerebrum

folgende Teile: 1. Die postretinale Nervenfaserschicht (Nervenzellschicht der Retina Berger's, terminal anastomosis Hickson's). Sie besteht aus den Nervenfasern welche aus dem Komplexauge an die

Ganglienplatte (lamæ ganglionnaire, Viallanes) herantreten und zwischen der Außenseite der letzteren und der Limitans interna des Auges liegen. Sie sind reich mit Tracheen ausgestattet und in ihrem äußeren Drittel stark pigmentiert.

2. Die Ganglienplatte (Lamæ ganglionnaire; Periopticon, Hickson; peripheres Ganglion des Nervus opticus, Carrière; Parte ganglionnaire della Retina, Bellonci) vgl. Fig. 52. Sie ist bei den Acridiiden von geringer Ausdehnung, und ihre Größe steht in korrelativem Verhältnis zu der des Komplexauges. In Form einer Kalotte erscheint sie außen stärker konvex als das Auge, und die mittlere Partie ihrer Konvexität liegt dem Auge näher als die peripherischen. Die Platte ist von beträchtlicher Dicke und besteht aus einer äußeren, die Kerne enthaltenden, einer mittleren und einer inneren Schicht, von welchen die letztere fehlen kann (Acridiidae). Die äußere Schicht (Körnerschicht Berger's) besteht aus Nervenzellen, ist jedoch bei den Acridiiden nur schwach entwickelt in Gestalt einiger kleiner Zellgruppen mit rundem Kern und wenig Plasma. Bei *Libellula* entsendet jede dieser

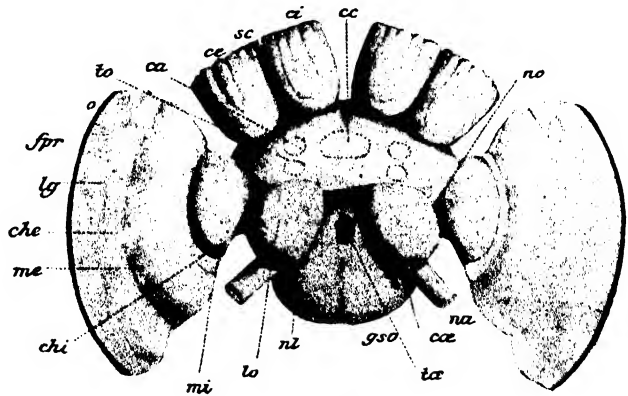


Fig. 52.

Gehirn der Hornisse (*Vespa crabro* L.) von vorn gesehen. Vergr. (Viallanes 1887.)

o Complexauge. sfr postretinale Fasern. lg Ganglienplatte. che Äußere Kreuzung. me Äußeres Marklager. chi innere Kreuzung. mi inneres Marklager. no Nervus opticus. to Lobus olfactorius. ce äußerer Ringkörper (pilzhutförmiger Körper). ci innerer Ringkörper. sc Scissur zwischen den Ringkörpern. to Tuberculus opticus. ca Ursprung des vorderen Stieles des gestielten Körpers. cc Centralkörper des Protocerebrums. na Antennennerv. nl Labralnerv. coe Schlundconnectiv. ta Durchtrittsstelle des Vorderdarms. gso Unterschlundganglion.

von geringer Ausdehnung, und ihre Größe steht in korrelativem Verhältnis zu der des Komplexauges. In Form einer Kalotte erscheint sie außen stärker konvex als das Auge, und die mittlere Partie ihrer Konvexität liegt dem Auge näher als die peripherischen. Die Platte ist von beträchtlicher Dicke und besteht aus einer äußeren, die Kerne enthaltenden, einer mittleren und einer inneren Schicht, von welchen die letztere fehlen kann (Acridiidae). Die äußere Schicht (Körnerschicht Berger's) besteht aus Nervenzellen, ist jedoch bei den Acridiiden nur schwach entwickelt in Gestalt einiger kleiner Zellgruppen mit rundem Kern und wenig Plasma. Bei *Libellula* entsendet jede dieser

Zellen einen Fortsatz zu der Molekularschicht. Der dicke Rand der Ganglienplatte ist mit einer dicken Nervenzellenschicht belegt, welche ihre Fortsätze ebenfalls in die Molekularschicht entsendet. — Die mittlere oder Molekularschicht (Berger) besteht aus dünnen nebeneinander liegenden Prismen, welche abhängig von der Wölbung der Platte orientiert sind (Palissadenschicht). Jedes Prisma empfängt von außen eine postretinale Faser und gibt nach innen eine (zentripetale) Faser des Chiasma externum (der äußeren Kreuzung Berger's) ab.

3. Äußere Kreuzung (Berger), Chiasma externum. — Sie wird durch die Fasern gebildet, welche die Ganglienplatte mit der äußeren Markmasse verbinden. Die aus der vorderen Hälfte der Platte entspringenden Fasern wenden sich nach hinten, die aus der hinteren Hälfte entspringenden nach vorn, und es entsteht eine vollständige Kreuzung der genannten Nervenfasern. Zwischen ihnen findet man sehr vereinzelt eingestreute Kerne. Die ganze vordere Oberfläche des Chiasmas ist von dem Rindenbelag (Couronne ganglionnaire, Viallanes) bekleidet.

4. Äußeres Marklager (Berger), Masse médullaire externe (Viallanes), Epipticon (Hickson), zentrales Ganglion des N. opticus (Carrière), Corpo stratificato (Bellonci). — Es erstreckt sich als sehr ausgedehnter Körper in querer Richtung, seine senkrecht zur Cornea des Komplexauges stehende Achse ist verhältnismäßig kurz. Das äußere Marklager empfängt an seiner ganzen konvexen Außenseite die Fasern der äußeren Kreuzung; an seiner inneren konkaven Seite entspringen die Fasern zum inneren Chiasma. Es besteht aus Punktsubstanz und enthält weder Zellen noch Kerne. An Schnitten erkennt man seine Zusammensetzung aus drei der Innen- und Außenfläche parallelen Zonen, deren äußere und innere sich mit Osmiumsäure stärker schwärzen als die mittlere, welche ihrerseits wieder aus zwei sekundären Zonen besteht. In der äußeren und inneren Zone ist die Fibrillenmasse, welche die Punktsubstanz bildet, lockerer als in der mittleren Zone. Das gestreifte Aussehen hat darin seine Ursache, daß die Fibrillen der Punktsubstanz hauptsächlich teils parallel, teils senkrecht zur Oberfläche verlaufen. — Dem äußeren Marklager liegen Ganglienzellen auf, deren Gesamtheit Viallanes und Berger als

- A. Rindenbelag des Gehirns oder Couronne ganglionnaire,
- B. keilförmiges Ganglion (Berger), Ganglion en coin (Viallanes),
- C. vordere Ganglienmasse,
- D. innere Ganglienmasse

unterschieden haben. A, B und D werden nur von kleinen Ganglienzellen gebildet, während sich die vordere Ganglienmasse aus großen protoplasmareichen Zellen mit chromatinarmem Kern aufbaut.

A. Der Rindenbelag des Gehirns bildet eine dicke Schicht an der ganzen freien Oberfläche des Chiasmas und erstreckt sich nach außen bis zur Ganglienplatte, um sich mit der Zellmasse zu vereinigen, welche deren Rand bekleidet. Die zarten, von den Zellen des Rindenbelages ausgehenden Fibrillen ziehen zu dem äußeren Marklager und treten in die Fasern des Chiasmas ein.

B. Das keilförmige Ganglion, welches bei der Libelle stark, bei der Wespe schon schwächer entwickelt ist, erscheint bei den Acrididen noch kaum vorhanden, oder nur durch einige wenige Zellgruppen repräsentiert, welche zwischen den Fasern des Chiasmas in dessen achsialer Region liegen und zarte Fortsätze zum äußeren Marklager entsenden.

C. Vordere Ganglienmasse. Der vordere Rand des äußeren Marklagers ist fast in seiner ganzen Ausdehnung von einer dicken Nervenzellenrinde bedeckt, der vorderen Ganglienmasse, welche sich außen ohne scharfe Grenze in den Rindenbelag, innen in das innere Marklager fortsetzt. Ihre (morphologisch) unipolaren Ganglienzellen entsenden Fortsätze nach hinten zu dem vorderen Rande des äußeren Marklagers.

D. Innere Ganglienmasse. Die voluminöse, diese Partie bildende Ganglienmasse bedeckt vollständig die hintere Fläche der inneren Kreuzung. Ihre Fasern treten zwischen die des Chiasmus und gehen zur inneren Seite des inneren Marklagers.

5. Innere Kreuzung (Berger), Chiasma interne (Viallanes). Von der Innenseite des äußeren Marklagers gehen einander kreuzende Fasern aus, um in das innere Marklager einzutreten. Sie bilden die innere Kreuzung, welche bei den Acridiiden nur einen beschränkten Raum in Anspruch nimmt, weil das innere und äußere Marklager einander so nahe gerückt sind, daß sie einander in ziemlich weiter Ausdehnung fast berühren.

6. Inneres Marklager (Berger), Masse médullaire interne (Viallanes).

Es liegt unmittelbar nach innen vom äußeren Marklager, mit diesem verbunden durch die Fasern der inneren Kreuzung. An der Außenseite vereinigt es sich innig mit dem Protocerebrallobus (vgl. Fig. 53). Das innere Marklager wird durch zwei konzentrische, dem hinteren gerundeten Rande parallel laufende Linien in drei Zonen zerlegt; nach ihrer Lage unterscheidet sie Viallanes als hintere, mittlere und vordere.

a. Die hintere Partie ist hinten durch den abgerundeten Rand des inneren Marklagers, vorn durch die Linie, welche sie von der mittleren Partie trennt, begrenzt. Ihr wenig ausgedehnter, innerer Rand vereinigt sich mit dem Protocerebrallobus. An ihrem ganzen gerundeten Rande empfängt diese Partie Fasern aus der inneren Kreuzung, ihr innerer Rand entsendet ein zylindrisches Fibrillenbündel, welches sich fast vertikal in den Protocerebrallobus einsenkt und beinahe dessen untere Fläche, dann aber horizontal verlaufend die Medianlinie erreicht, um sich hier mit dem entsprechenden Bündel der anderen Seite zu vereinigen und so den Kommissurstrang zu bilden. — Der feinere Bau der hinteren Partie des inneren Marklagers stimmt mit dem des äußeren Marklagers überein. Die den gebogenen Flächen parallelen Fasern treten in den Kommissurenstrang ein und bilden dessen Fibrillen; die radiären Fibrillen setzen sich nach hinten in die Fasern der inneren

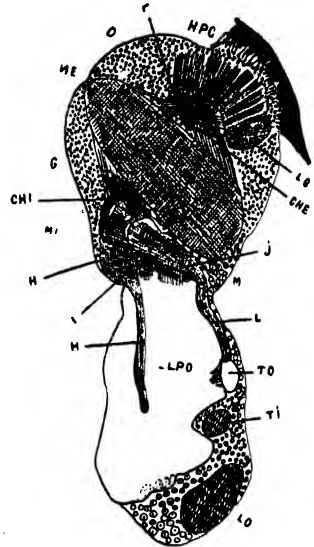


Fig. 53.

Schiefer Schnitt von oben nach unten und außen nach innen, zur Demonstration des feineren Gehirnbaues (*Oedipoda coerulea* L.), vergr. (Viallanes 1887.)

HPC postretinale Fasern. LG Ganglienplatte. CHE Äußere Kreuzung. D Rindenbelag des Gehirns. L keilförmiges Ganglion. N Äußeres Marklager. CHI innere Kreuzung. G innere Ganglienmasse. MI inneres Marklager. I mittlere Partie des inneren Marklagers. N') hintere Partie des inneren Marklagers. j vordere Partie des inneren Marklagers. M Gangliennrinde des inneren Marklagers. H Commissurstrang. L Strang der Sehnervfasern. TO Tuberculus opticus. TI innerer Stiel. LPC Protocerebrallobus. LO Lobus olfactorius.

*) verdruckt H.

Kreuzung fort, nach vorn treten sie in die mittlere Partie des inneren Marklagers ein.

b) Die mittlere Partie erscheint an ihrem Vorder- und Hinter-
rande stark reduziert; ihre Struktur gleicht der der hinteren Partie.
Die Fibrillen verlaufen teils parallel zu den Biegungen, teils radiär, und
die letzteren sind nur die Fortsetzungen der radiären Fibrillen, welche
aus der hinteren Partie austreten. Die Trennungslinie zwischen der
mittleren und hinteren Partie wird durch diejenige Stelle bestimmt,
an welcher die parallelen Fibrillen der Punktsubstanz aufhören und nur
die radiären Fibrillen übrig bleiben.

c) Die vordere Partie ist hinten durch die nur wenige Kerne
enthaltende Scheide zwischen ihr und der mittleren Partie begrenzt,
ihre äußere Fläche steht fast in Berührung mit dem äußeren Marklager,
die innere Fläche steht in Verbindung mit dem Protocerebrallobus und
ist mit der mittleren Partie durch radiäre Fibrillenbündel verbunden.
Ihre radiären Fasern vereinigen sich nach der Vorderseite hin und
treten aus dieser in Gestalt eines zylindrischen Stranges (unteres vorderes
Opticusbündel) aus, welcher schief von außen nach innen und von oben
nach unten verlaufend eine Strecke weit an der Vorderseite des Proto-
cerebrallobus entlang zieht und in einer Anschwellung (Tuberculus
opticus) derselben endet.

Die vordere Fläche des inneren Marklagers ist von einer Rinde
ziemlich großer Nervenzellen belegt, welche ohne Grenze nach außen
in die vordere Ganglienmasse des äußeren Marklagers, nach innen in
die Rinde des Protocerebrallobus übergeht. Die Fortsätze dieser Zellen
dringen in die hintere Wand der vorderen Partie ein, nahe dem Austritts-
punkt des unteren vorderen Opticusbündels.

Direkte Verbindungen der beiden Marklager sind folgende: Vom
vorderen Rande des äußeren Marklagers tritt ein Bündel aus, welches
zum inneren Marklager zieht und in dieses von der Vorderseite her nahe
dem Austrittspunkte des unteren vorderen Opticusbündels eindringt.
Bei der Wespe gibt dieses Bündel in seinem Verlaufe zwei sekundären
Bündeln den Ursprung (oberes vorderes und oberes hinteres Optikus-
bündel, Viallanes), von welchen das eine zur Vorderseite, das andere
zur Hinterseite des Protocerebrallobus zieht.

7. Protocerebrallobus. Der Protocerebrallobus ist der volu-
minöseste Bestandteil des Gehirns und vereinigt sich nach außen mit
dem inneren Marklager, innen mit dem Protocerebrallobus der anderen
Seite. Er enthält als wichtiges Organ den „gestielten Körper“ (Leydig)
und bildet eine annähernd kuglige, vorn und hinten ziemlich abgeplat-
tete Masse. Die beiden Protocerebrallöben verlöten miteinander nur
vorn und hinten in der Medianebene, umschließen also einen mittleren
Spalt, welcher oben und unten offen ist und das mittlere Protocerebrum
(Zentralkörper) sowie die Brücke der Protocerebrallöben in sich auf-
nimmt. Dieses selbst besteht je aus zwei verschiedenen Abschnitten,
einem vorderen kleineren und einem viel umfangreicheren hinteren,
zwischen welchen der gestielte Körper und der Zentralkörper liegen.
Die Seitenfurche trennt beide voneinander.

In seinem Inneren besteht der Protocerebrallobus aus Punktsub-
stanz, enthält aber eine größere Anzahl von Fibrillenzügen, von denen
die einen Fortsätze der seine Oberfläche bekleidenden Zellen sind, die
anderen dazu dienen, zwei Partien desselben Lobus oder die beiden
Loben untereinander zu verbinden; andere endlich setzen den Proto-

cerebrallobus mit benachbarten Teilen in Zusammenhang. — Das innere Marklager legt sich eng an das obere und äußere Ende des Protocerebrallobus, an.

Unmittelbar über der vorderen Verlötung der beiden Protocerebralloben findet sich jederseits ein großer Lappen, welcher sich aus Ganglienzellen aufbaut und ziemlich deutlich von der übrigen Ganglierrinde unterscheidet: der vordere gangliöse Lappen. Aus jedem dieser Lappen entspringt einer der beiden Kreuzstränge, welche unmittelbar vor der oberen vorderen Kommissur der Protocerebralloben fast vertikal abwärts ziehen, sich gegen einander neigen und sich schließlich vollständig kreuzen, indem der linke nach rechts, der rechte nach links läuft. Diese Kreuzung vollzieht sich auf dem Niveau des unteren Randes der vorderen Verlötung der Protocerebralloben. In diesem ihren Verlaufe nehmen die Kreuzstränge den Raum ein, welcher vorn durch die vordere Verlötung, hinten durch den Zentralkörper und die Lateralloben des mittleren Protocerebrums begrenzt wird. — Nach ihrer Kreuzung verändern die Stränge ihre Richtung und verlaufen schief von oben nach unten und vorn nach hinten, und jeder von ihnen tritt in einen der beiden Dorsalloben des Deutocerebrums ein. Infolge der Kreuzung empfängt der rechte Deutocerebrallobus den Strang von dem linken gangliösen Lappen und umgekehrt.

Ferner entspringen aus der Protocerebralsubstanz teils von der nach innen, teils von der nach außen vom gestielten Körper gelegenen Region jederseits zahlreiche Fibrillen, welche sämtlich nach hinten und innen nahe dem Kreuzungspunkt der Kreuzstränge konvergieren. Das durch die Vereinigung aller dieser Fibrillen gebildete Bündel kreuzt sich mit dem der anderen Seite in der Medianlinie; diese Kreuzungsbündel verlaufen nach ihrer Kreuzung weiter mit den Kreuzungssträngen, ziehen von vorn nach hinten und oben nach unten und liegen unter dem mittleren Protocerebrum. Schließlich teilt sich jedes dieser Bündel in einen zum Deutocerebrallobus und einen zum Tritocerebrallobus ziehenden Ast. Somit sind der Deutero- und Tritocerebrallobus durch je ein Kreuzungsbündel mit dem Protocerebrallobus der gegenüberliegenden Seite verbunden.

8. Gestielter Körper (Leydig), Gerüst (Flögel), *Corpo fungiformo* (Bellonci), *Mushrom body* (Packard), *Corps pédonculé* (Dujardin, Viallanes), *Corpus pedunculatum*.

Der in den Protocerebrallobus eingepflanzte gestielte Körper besteht aus folgenden Hauptteilen:

Dem „Ringkörper“ (Rabl-Rückhardt), welcher an der oberen Fläche des Protocerebrallobus liegt, aus Punktsubstanz besteht und an seiner freien Oberfläche von einer dicken Schicht kleiner Nervenzellen belegt ist; an seinem Grunde entspringt ein großes zylindrisches Fibrillenbündel, welches sich vertikal in die Masse des Protocerebrallobus einsenkt, der *Pedunculus* (Newton), gemeinsame Stiel (Dietl, Berger), *Hinterast* (Flögel), *la tige* (Viallanes). Dieser teilt sich in seinem Verlaufe in zwei Äste, den vorderen und den inneren Stiel.

Der vordere Stiel (*Tubercule antérieur*, Dujardin; *Corne antérieur*, Young; *Oberer Stiel*, Dietl; *Vorderhorn*, Flögel; *Cauliculus*, Newton) wendet sich auf- und vorwärts und endet mit einer Anschwellung an der Oberfläche des Protocerebrallobus.

Der innere Stiel (*Poutre*, Young; *Untere Stiel*, Dietl; *Balken*, Flögel; *Cauliculus*, Newton; *Tubercule interne*, Dujardin) verläuft

abwärts und nach innen und endet in gleicher Weise wie der vordere Stiel.

Der Ringkörper (Rabl-Rückhardt), Lobe à circonvolutions (Dujardin), Lappen mit Windungen (Leydig), pilzhutförmiger Körper (Dietl, Berger), Gobelet (Young), Calix (Newton, Pakard). Bei der Biene, Wespe, Ameise, Schabe u. a. Insekten besitzt jeder gestielte Körper zwei Ringkörper, bei den Acridiiden dagegen nur einen. Er gleicht einer Halbkugel mit aufwärts gewendeter Konkavität; von dem Scheitelpunkt seiner Konvexität, welcher der Oberfläche des Protocerebrallobus aufliegt, entspringt der Pedunculus. Der Hohlraum des Ringkörpers ist von kleinen Zellen ausgefüllt, welche über seinen Rand hinweg die ganze äußere Oberfläche in dünner Lage bedecken. Die Struktur des Ringkörpers ist ziemlich kompliziert (vgl. im einzelnen Viallanes). Zwischen ihm und anderen Gehirnpartien bestehen wichtige Verbindungen (vgl. Kenyon; siehe später).

Der Pedunculus (Newton), gemeinsame Stiel (Dietl, Berger), Hinterast (Flögel), La tige (Viallanes) erweist sich unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Ringkörper als dicker regelmäßig begrenzter Zylinder, welcher in seiner ganzen Ausdehnung aus parallelen Fibrillen besteht.

9. Die Nerven und Ganglien der Ocellen. Die von Viallanes untersuchten Acridiiden besitzen ein medianes, vorn am Kopfe gelegenes und zwei seitliche, am Scheitel befindliche Punktaugen (Ocellen), unter deren jedem sich ein Ganglion ocellare vorfindet, von welchem der Nervus ocellaris zum Protocerebrum zieht. Der aus dem mittleren Ocellus austretende Nerv zieht direkt in horizontaler Richtung nach hinten und erreicht die vordere Fläche des Protocerebrums, wo er sich zwischen die dessen Belag bildenden Ganglienzellen einsenkt, sich darauf in zwei wohl unterschiedene Bündel teilt, von denen das eine rechts, das andere links liegt; beide ziehen eine ziemlich weite Strecke parallel nahe der Medianebene nebeneinander her und trennen sich dann plötzlich voneinander, um je den ihrer Seite angehörnden Tuberculus ocellaris zu erreichen. Somit erscheint hier wie auch bei der Wespe der mittlere Nervus ocellaris nicht unpaar, besteht vielmehr aus zwei Fibrillenbündeln, welche nur in ihrem extracerebralen Verlaufe aneinander gelagert sind.

Der Nerv jedes der beiden seitlichen Ocellen wendet sich vom Ganglion ocellare aus abwärts und erreicht die Masse der kleinen Ganglienzellen, welche den Ringkörper derselben Seite ausfüllen; hier verläuft er mitten zwischen diesen schief von oben nach unten und außen nach innen, passiert unmittelbar das Innere des Ringkörpers, verläuft darauf vertikal zwischen den großen Ganglienzellen der Rinde der Protocerebralloben und zieht hinter der Brücke der Protocerebralloben schließlich in den Tuberculus ocellaris, wohin sich auch der entsprechende Ast des medianen Nervus ocellaris begibt. Der Tuberculus ocellaris ist ein Hügelchen, welches etwas über die Oberfläche der oberen und inneren Partie des Protocerebrallobus hervorragt und etwas über der hinteren Verbindung der Loben liegt. Nach ihrem Eintritt in den Tuberculus ocellaris verschwinden die Fibrillen der Ocellarnerven in dessen Körper. Jeder Ocellarnerv wird von 8—10 vollkommen zylindrischen und voneinander deutlich gesonderten dicken Fibrillen gebildet.

10. Das mittlere Protocerebrum (Protocérébron moyen, Viallanes) liegt in dem ringförmigen Hohlraum zwischen den beiden Proto-

cerebralloben und setzt sich aus vier wohlbegrenzten Teilen zusammen, zwei lateralen und zwei medianen. Von den beiden medianen Teilen liegt der eine oben (Corpus centrale), der andere unten (Lobus medianus).

Das Corpus centrale (Newton), Zentralkörper (Dietl), Kommissurensystem (Leydig), Central body (Packard) ist oben stark konvex, unten konkav, seitlich gerundet; oben steht es in Verbindung mit der Ganglienzellenrinde, unten mit dem Lobus medianus (Mittellappen), seitlich und oben mit den Protocerebralloben, seitlich und unten mit den Lateralloben (Seitenlappen); nirgends ist eine dieser Verbindungen unmittelbar, sondern stets ist eine fibröse Partie zwischen die genannten Teile eingeschoben. Das Corpus centrale ist in eine obere und eine untere Zone geteilt; erstere ist die bei weitem dickere und überragt seitlich die letztere. Zahlreiche Fibrillen verlaufen in ihm radiär vom oberen Rande nach unten konvergierend wie die Strahlen eines Fächers (fächerförmiges Gebilde [Berger]). Die ganze konvexe obere Fläche des Zentralkörpers ist durch eine schwache, mit feinen Fibrillen ausgefüllte Spalte von den Protocerebralloben getrennt. Die Fibrillen entspringen von den Loben, verlaufen über die Oberfläche des Zentralkörpers und treten schließlich in diesen ein. Die konkave untere Fläche des Corpus centrale ruht auf einem fibrillären Gewebe, das ihn von dem Medianlobus trennt.

Der unter dem Zentralkörper gelegene Medianlobus wiederholt die Form der unteren Partie des ersteren: er ist oben konvex, unten konkav und besteht aus homogener Punktsubstanz; von seinem vorderen Rande entspringt ein voluminöses Fibrillenbündel, wendet sich schief von oben und außen nach unten und innen und erreicht die entsprechende Hälfte des Deutocerebrums.

Der Laterallobus hat gerundete Konturen, steht innen mit dem Zentralkörper und Medianlobus, oben mit dem Protocerebrallobus und dem Pedunculus des gestielten Körpers, unten mit dem Deutocerebrum in Verbindung und ist außen direkt von der Ganglienzellenrinde bekleidet. Er besteht ebenfalls aus Punktsubstanz und geht wichtige Verbindungen ein: ein kleines Bündel auswärts vom Stiel des Corpus pedunculatum (gestielten Körpers) verbindet ihn mit der äußeren Partie des Protocerebrallobus; ein voluminöses Bündel, welches zwischen dem Zentralkörper und dem Pedunculus hindurchtritt, verbindet ihn mit der inneren Partie des Protocerebrallobus; ein drittes Bündel verbindet innen den Laterallobus mit dem äußeren Rande des Medianlobus.

11. Die Brücke der Protocerebralloben, von Viallanes bei *Vespa* entdeckt, liegt als hufeisenförmiger Körper zwischen den beiden Protocerebralloben über der fibrösen Schicht des Zentralkörpers. Ihre Konvexität ist nach vorn gerichtet; oben, hinten und vorn ist sie vollständig von der dicken Ganglienzellenrinde bedeckt, welche die obere und mediane Partie des Protocerebrums bekleidet. Durch ihre beiden abwärts gekrümmten Schenkel verbindet sich die Brücke mit den beiden Protocerebralloben. Sie besteht aus Punktsubstanz und zeigt interessante Beziehungen zu den Tuberculi ocellares, deren jeder in das entsprechende Ende der Brücke eingelagert erscheint. An den lateralen Teilen ihres konvexen Randes empfängt die Brücke Fibrillen aus den Protocerebralloben. Diese sehr zahlreichen Fibrillen füllen den ganzen Raum zwischen der Konvexität der Brücke und der Innenseite der Loben aus. Vom Ende der Brücke senkt sich ein Fibrillenbündel fast

vertikal in den Körper des Lobus ein und liegt hier unmittelbar hinter dem Bündel, welches aus dem Chiasma optico-olfactorium absteigt, scheinbar seine Fibrillen mit diesem mischend; so erreicht es vielleicht das Deutocerebrum.

Das Deutocerebrum (Deutocerebrum, Deuterecephalum).

Dieser Gehirnabschnitt ist oben von den Protocerebralloben und dem mittleren Protocerebrum, unten vom Tritocerebrum begrenzt. Er besteht aus zwei paarigen Massen, einer hinteren dorsalen (Lobus dorsalis) und einer ventralen vorderen (Lobus olfactorius).

Der Lobus dorsalis erscheint kuglig und ist oben vom Laterallobus des mittleren sowie von dem entsprechenden Protocerebrallobus bedeckt. Seine vordere Fläche vereinigt sich nach oben mit dem Lobus olfactorius, der sie bedeckt; etwas tiefer steht sie mit dem sie gleichfalls bedeckenden Tritocerebrum in Verbindung. — Der Dorsallobus besteht aus Punktsubstanz, welche der des Protocerebrallobus gleicht und von zahlreichen Fibrillenzügen durchsetzt wird.

Die beiden Dorsalloben sind an ihrer oberen Partie durch eine schwache Verlötung aus Punktsubstanz miteinander verbunden; hinter dieser trennt sie eine tiefe und breite Furche; sie stehen jedoch durch eine vordere starke und eine hintere viel schwächere fibrilläre Kommissur miteinander in Verbindung. Nach innen verschmilzt die Masse des Dorsallobus ohne Grenze mit der des Protocerebrallobus; doch wird eine Grenze weiter auswärts erkennbar, denn hier wird die Verbindung nur durch zahlreiche Fibrillen hergestellt, welche sich nicht zu unterscheidbaren Bündeln gruppieren.

Der Lobus dorsalis steht mit den Kreuzsträngen und mit den Kreuzungsbündeln in Verbindung; ferner mit dem mittleren Protocerebrum durch zwei Fibrillenbündel, deren eines vom Medianlobus, das andere vom Laterallobus entspringt. Von der hinteren Fläche des Dorsallobus geht der Nervus tegumentarius aus. Jedes der beiden Ganglia stomatogastrica verbindet sich mit dem Gehirn durch eine Wurzel, welche nahe der Medianlinie im Scheitel desjenigen Winkels entspringt, dessen Schenkel die beiden Dorsalloben bilden, indem sie sich nach oben vereinigen. — Die freie Oberfläche des Lobus dorsalis ist nicht in ihrer ganzen Ausdehnung mit Ganglienzellen belegt, die vielmehr an dessen Innen- und Hinterseite fehlen. Die Ganglienzellen sind besonders vorn sehr groß und entsenden ihre Fortsätze in den Lobus. Die Zellenrinde des Dorsallobus setzt sich ohne Grenze in die des Protocerebrums fort.

Der Lobus olfactorius (Flögel), Riechlappen (Leydig), Antennennervenlappen (Rabl-Rückhardt), Antennenanschwellung, Bulbus olfactorius (Dietl), Lobo olfattorio (Bellonci) ist ein deutlich sphärischer Körper an der Vorderseite des Lobus dorsalis, mit dem er durch einen kurzen dünnen Stiel verbunden ist. Er besteht aus einer zentralen und peripherischen Partie, welche deutlich gesondert sind. Die zentrale durchsetzt in Form eines Zylinders die peripherische. Die vordere Basis dieses Zylinders liegt unmittelbar unter den Zellen, welche den Lobus olfactorius bekleiden; die hintere Basis legt sich an den Dorsallobus an und bildet den Stiel des Riechlappens. Die meisten Fibrillen des Zylinders verlaufen zu dessen Achse parallel, die übrigen, vorwiegend dessen Oberfläche angehörenden, senkrecht zu den ersteren.

Die peripherische oder corticale Partie des L. olfactorius enthält zahlreiche Glomeruli olfactorii, d. h. Stellen, an welchen die Punktsubstanz eine besonders feine und dichte Struktur besitzt. Die Fibrillen des Zentralzylinders setzen sich ohne Grenze in die der kortikalen Partie fort.

Der Lobus olfactorius ist mit dem Lobus dorsalis durch einen kurzen Stiel verbunden, welcher aus einem Fibrillenbündel besteht, dessen Komponenten nicht nur aus der centralen, sondern auch aus der kortikalen Masse des L. olfactorius kommen. An diesem Stiel befindet sich als kleiner kugliger unterer Anhang ein accessorischer Lobus olfactorius mit ähnlichen Glomeruli, wie im corticalen Teil des L. olfactorius. Die aus ihm hervortretenden Fibrillen wenden sich aufwärts und mischen sich mit denen des Stiels des Hauptriechlappens. Das Chiasma optico-olfactorium setzt die beiden Riechlappen mit den beiden gestielten Körpern und mit dem Zentralkörper in Verbindung.

Die Ganglienrinde vom Dorsallobus des Deuterocephalums setzt sich auf den Lobus olfactorius derart fort, daß sie dessen Innen- und Außenseite bedeckt. Die Ganglienrinde des Protocerebrums bedeckt die obere Seite des L. olfactorius, während die des Tritocerebrums seine untere Seite bekleidet; doch besitzt der Riechlappen eine ihm speziell eigene gangliöse Rinde, von deren Zellen er die Fortsätze bezieht. Diese bedeckt seine Vorderseite und besteht aus großen, plasmareichen, (morphologisch) unipolaren Ganglienzellen, welche ihre Ausläufer in die zentrale Substanz entsenden.

Der Nervus olfactorius oder antennalis entspringt von der vorderen äußeren Partie des Riechlappens. Nachdem er an seiner Basis die Zellenrinde der letzteren durchsetzt hat, teilt er sich in zwei Bündel: das vordere breitet seine Fibrillen an der äußeren Oberfläche des L. olfactorius aus, wo sie in die Corticalschicht eindringen und zwischen den Glomeruli olfactorii verschwinden; das hintere Bündel verbindet sich dagegen nicht mit dem L. olfactorius, zieht vielmehr an dessen Außenseite nach hinten und tritt von der Außenseite her in den Lobus dorsalis ein. — Ferner entspringt vom Riechlappen der sehr zarte accessorische Antennennerv.

Das Tritocerebrum (Tritencephalum).

Das Tritocerebrum besteht aus zwei Lappen, welche auf den ersten Blick keine direkte Verbindung miteinander zu haben scheinen. Die hintere Partie der Tritocerebrallappen bedeckt oben die vordere Seite des deutocerebralen Dorsallobus, etwas tiefer die Vorderseite des Schlundkonnektivs; ihre Vorderseite ist unten frei, vorn vom L. olfactorius bedeckt. Die Tritocerebrallappen bestehen aus Punktsubstanz; oben und innen wird ihr Gewebe sehr dicht und bildet Glomeruli, welche den Gl. olfactorii gleichen (Lobulus glomerulatus). Von diesem L. glomerulatus entspringt ein Fibrillenbündel, welches abwärts und nach hinten zieht und zwischen dem Lobus dorsalis des Deuterocephalums und dem Tritocerebrallobus verlaufend schließlich in das Schlundkonnektiv eintritt.

Der Tritocerebrallobus jeder Seite verbindet sich mit dem Dorsallobus zunächst durch eine ziemlich umfangreiche Verlötung, ferner durch Fibrillen, welche aus dem Stiel des L. olfactorius kommen und z. T. direkt zum Lobulus glomerulatus gehen. Er steht ferner mit dem Protocerebrallobus der entgegengesetzten Seite in Verbindung

durch Vermittlung des Kreuzungsbündels, sowie mit dem Medianlobus des mittleren Protocerebrums, welcher ein Bündel entsendet, dessen Fibrillen sich teils zum Deutocerebrum, teils zum Tritocerebrallobus begeben.

Der Labrofrontalnerv entspringt aus dem vorderen unteren Ende des Tritocerebrallobus und spaltet sich nach seinem Austritt aus dem Gehirn in zwei Arme, den Oberlippenerv (N. labralis) und den Nerv des G. frontale.

Der Tritocerebrallobus ist an seiner Außen-, Ober- und Vorderseite von einer aus großen Zellen bestehenden Rinde bekleidet. Von seinem unteren Ende entspringt ein zylindrischer Nervenstrang, welcher eine Strecke weit mit dem Schlundkonnektiv an dessen Vorderseite verläuft, sich aber von dem Konnektiv trennt und unter dem Ösophagus hindurch tritt, um sich schließlich mit dem Tritocerebrallobus der anderen Seite zu vereinigen (Transversalkommissur des Schlundringes). Tatsächlich handelt es sich also nicht um eine Konnektivalkommissur, sondern um einen Verbindungsstrang zwischen dem rechten und linken Tritocerebrallobus, der also mit Viallanes als Tritocerebralkommissur zu bezeichnen wäre (vgl. auch Liénard 1880).

Die Fasern, welche die Schlundkonnektive zusammensetzen, kommen aus allen drei Hauptteilen des Gehirns, dem Proto-, Deutero- und Tritocerebrum. Von der hinteren Partie des Protocerebrallobus entspringt eine beträchtliche Anzahl von Fibrillen, welche den Lobus dorsalis des Deutocerebrums durchsetzen und sich in das Schlundkonnektiv fortsetzen. Von dem hinteren Teile des Laterallobus des mittleren Protocerebrums geht ein zylindrischer Fibrillenzug von oben nach unten durch den Dorsallobus des Deutocerebrums in das Schlundkonnektiv, welches ferner aus dem Dorsallobus des Deutocerebrums zahlreiche Fibrillen erhält. Der Tritocerebrallobus gibt von seiner ganzen hinteren Seite Fibrillen an das Konnektiv ab.

Allgemeiner Bauplan und verschiedene Ausbildung des Gehirns.

Der allgemeine Bauplan des Gehirns stellt sich nach Haller (1905) wie folgt dar.

Die Tentakelganglien repräsentieren die primären Schlundganglien und stellen zusammen das Archicerebrum dar. Die beiden anderen paarigen Gehirnabschnitte gehören ursprünglich dem oralen (zweiten) und postoralen (dritten) Segment an und bilden den sekundären Teil des Syncerebrums. „Somit involviert auch das primärste Arthropodengehirn mindestens die Zusammensetzung von nervösen Teilen dreier Metamere ihrer Ahnen, der Anneliden.“ An dem Syncerebrum sind drei Regionen zu unterscheiden: 1. ein dorsales Gebiet (Protocerebrum), von dem aus die Innervation der Scheitelaugen stattfindet und welches die Intelligenzsphäre enthält (pilzhutförmige Körper oder Globuli); 2. jederseits vom dorsalen Gebiet das Sehganglion für das Komplexauge; 3. ventralwärts je ein Antennalganglion, das Deutocerebrum, dem als ventraler Abschluß das Tritocerebrum folgt. Das Proto- und Deutocerebrum faßt Haller in demselben Sinne auf, wie Viallanes, rechnet dagegen das Gebiet des Labral-, Mandibel- und Maxillarnerven nicht zum Tritocerebrum, sondern bezeichnet diese Gebiete als suboesophageale Ganglienmasse. — Die drei genannten

Abschnitte sind dadurch charakterisiert, daß sie drei Sinnessphären entsprechen: Das Protocerebrum jener der Scheitel- und Komplex-
augen, das Deutocerebrum jener der Antenne und das Tritocerebrum
der des Kopfsinnesorganes (Tömösvarysches Organ). Hinsichtlich
der Einzelheiten, die natürlich hier nicht Platz finden können, muß
auf die sehr lesenwerten Ab-
handlungen Haller's verwie-
sen werden. (Vgl. auch Jo-
nescu 1909.)

Die Größe des Gehirns ist
keineswegs bei allen Insekten
die gleiche, d. h. sie steht zu
der Körpergröße oder Mäch-
tigkeit des ganzen übrigen
Nervensystems nicht in dem-
selben Verhältnis, sondern
kann sogar bei manchen Ar-
ten je nach dem Geschlecht
nicht unerheblich verschieden
sein. Die stattlichste Aus-
dehnung hat das Gehirn bei
den Hymenopteren gewonnen,
unter welchen wieder die
staatenbildenden besonders
durch die auffallende Größe
dieses Organs ausgezeichnet
sind. Die Hornisse (*Vespa
crabro* L., Fig. 52) hat im Ver-
hältnis zu ihrer Körpergröße
ein größeres Gehirn als die
übrigen Vespenarten, die Ves-
piden haben ein größeres als
die Apiden. Das Tritencepha-
lum, welches bei den Ortho-
pteren und anderen Insekten
deutlich abgegrenzt ist, ver-
schmilzt bei den Wespen mit
den benachbarten nervösen
Partien derart, daß es nicht
mehr als besonderer Abschnitt
des Gehirns erscheint (Vial-
lanes 1887).

Die Verschiedenheit in der
Ausbildung des Gehirns bei
Formen derselben Art zeigen
besonders deutlich die Formi-
ciden. Namentlich mächtig im Vergleich mit anderen Insekten ist hier

der gestielte oder pilzhutförmige Körper (Corpus pedunculatum) ent-
wickelt, der in ähnlicher Entwicklungshöhe auch bei anderen sozialen
Insekten gefunden wird und dessen Beschaffenheit mit den intellek-
tuellen Fähigkeiten in engem Zusammenhang zu stehen scheint (vgl.
Kenyon). Eben dieses Corpus pedunculatum ist bei den Arbeitern,
Männchen und Weibchen der Ameisen in seiner Größe auffallend ver-

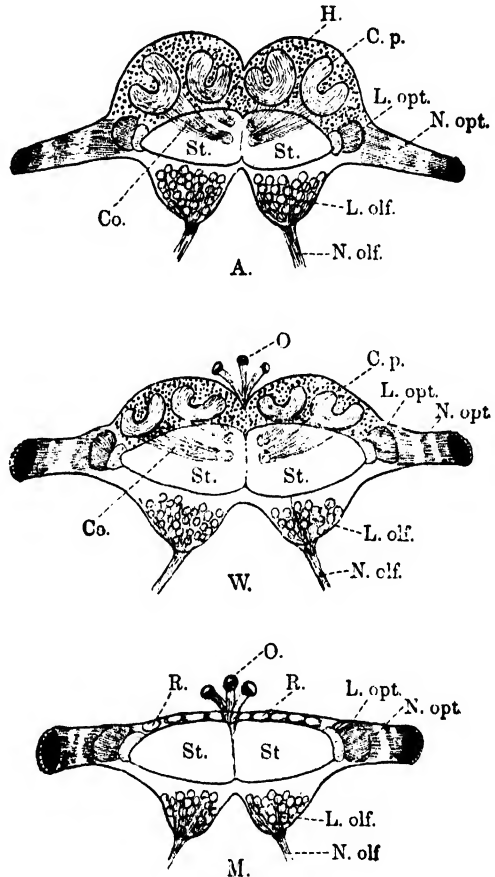


Fig. 54 D.

Schematischer Durchschnitt durch das Gehirn
von *Lasius fuliginosus* Ltr.

A Arbeiter; W Weibchen; M Männchen.

(Nach Forel aus Escherich 1906.)

Cp Corpora pedunculata. Co Stiele der Corp. pedunculata.
H zellige „Großhirn“-Rinde. L. olf. Lobus olfactorius.
L. opt. Lobus opticus. N. olf. Nervus olfactorius. N. opt.
Nervus opticus. O Ocellen. R schwach entwickelte Hirn-
rinde des ♂. St Gehirnstamm.

schieden: im männlichen Geschlecht erscheint es fast rudimentär und nur dürftig entwickelt, bei den Weibchen ist es ziemlich groß und wohl ausgebildet, während es bei der Arbeiterin den überwiegenden Teil des Gehirns repräsentiert. Dieser Gehirnbau steht mit den intellektuellen Leistungen dieser drei Formen in bester Übereinstimmung (Fig. 54 D), Forel.

Um zu erkennen, daß die Verschiedenheit in der Ausbildung der geistigen Fähigkeiten und der Instinkte Hand in Hand geht mit der

verschiedenen Entwicklung des Gehirns, sind, wie die Ameisen, auch die Bienen mit ihren drei Formen (Königin, Drohne, Arbeiterin) sehr günstige Objekte (vgl. Fig. 54 A, B, C), welche neuerdings von Jonescu (1909) eingehend studiert worden sind. Der Raum gestattet es nicht, an dieser Stelle der Darstellung dieses Autors zu folgen. Wir fassen nur kurz die Resultate zusammen. — Das Gehirn der Königin ist am kleinsten, erheblich kleiner, als bei der Arbeiterin. Bei der Drohne ist das eigentliche Gehirn nicht größer als das der Arbeiterin, wohl aber sind die Sehlappen der Augen-größe entsprechend sehr mächtig entwickelt. Hinsichtlich der Teile des Gehirns unterscheidet Jonescu konstante und veränderliche; die Verschiedenheiten betreffen vornehmlich die pilzhutförmigen Körper, die Antennenanschwellungen und die Sehlappen. „Die inneren Fibrillärorgane wie die Protocerebralloben, der Zentralkörper (Floegel), die Ocellarglomeruli und die Ocellarnervenbrücke zeigen im allgemeinen eine konstante Struktur und sind

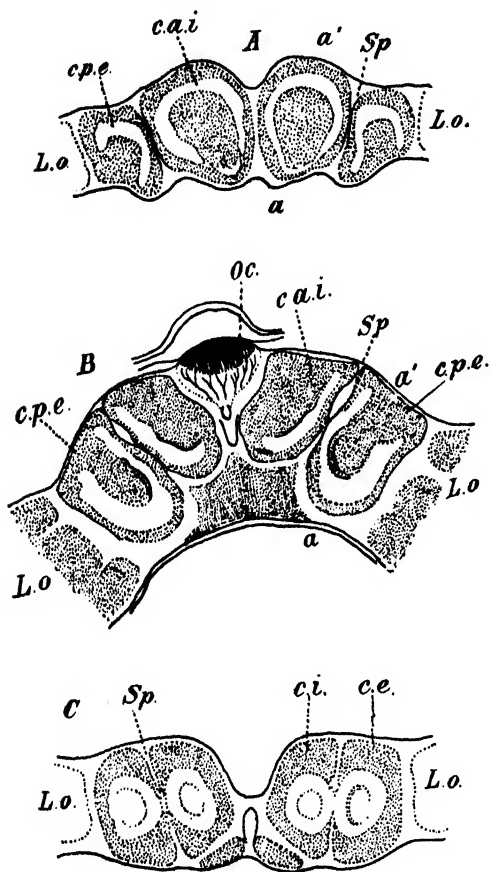


Fig. 54 A, B, C.

Horizontalschnitte durch das Gehirn der Biene:

A Königin; B Drohne; C Arbeitsbiene.

(Jonescu 1909.)

ca'i vordere innere Becher, cpe hintere äußere Becher der Corpora pedunculata, ci innere Becher, oc äußere Becher. Sp Spaltungsfurche. Oc medianer Ocellus. Lo Lobus opticus.

bei den drei Formen nicht merklich verschieden."

„Der Sehlappen (Lobus opticus) ist weitaus am größten am Gehirn der Drohne, viel kleiner am Gehirn der Königin. Diese verschiedene Größe der Sehlappen entspricht der verschiedenen Größe der Augen." Der Bau der Sehlappen ist bei den drei Formen wesentlich der gleiche. „Man wird nicht irre gehen, wenn man die großen Augen der Drohne

und die Größe ihres Lobus opticus mit dem Hochzeitsflug in Verbindung bringt. Die Drohne verfolgt die Königin im Fluge, wozu ohne Zweifel ein gutes Sehvermögen nötig ist."

„Was die Antennenanschwellungen (das Deuterocephalon) betrifft, so finden wir diese dem Volumen nach bei der Drohne und bei der Arbeiterin ungefähr gleich groß, während sie bei der Königin erheblich kleiner sind. In der inneren Struktur fand ich aber einen bedeutenden Unterschied, insofern dieses Organ bei der Drohne nicht so kompliziert gebaut ist als bei der Arbeiterin. Die Zahl der Endbäumchen (Glomerulen) ist bei der Drohne erheblich geringer. Es ist also evident, daß die Sinnesfunktion der Antennen bei den Drohnen weniger hoch entwickelt ist als bei der Arbeitsbiene."

Besonders interessant ist auch hier wieder der pilzhutförmige Körper, in welchem die aus allen Teilen des Gehirns kommenden Leitungsbahnen zusammentreffen. „Sicherlich sind also die pilzförmigen Körper ein Ort der Verknüpfung der verschiedensten Sinneseindrücke, wahrscheinlich auch der Ort der erworbenen Assoziationen. Insofern könnte man sie als Organe der Intelligenz betrachten, eine Meinung, welche schon von Dujardin (1850) ausgesprochen und späterhin hauptsächlich von Floegel (1878) ausgeführt wurde. — Bei der Drohne sind die pilzförmigen Körper recht groß ausgebildet, größer als bei der Königin und kaum kleiner, als bei der Arbeitsbiene. Dabei ist allerdings in Betracht zu ziehen, daß der ganze Kopf und das ganze Gehirn der Drohne dem Volumen nach größer ist als bei der Arbeitsbiene, so daß also die pilzförmigen Körper einen relativ kleineren Teil des Gehirns bilden."

„Die pilzförmigen Körper der Arbeitsbiene sind bedeutend größer als diejenigen der Königin, und diese Tatsache darf wohl mit den höheren geistigen Fähigkeiten der Arbeitsbiene in Beziehung gesetzt werden. Auch bestehen feinere Unterschiede in bezug auf die Gestalt und die Lage der Becher der pilzförmigen Körper."

„Jedenfalls bestehen Beziehungen zwischen den verschiedenen Instinkten und Tätigkeiten der drei Formen der Bienen einerseits und dem Bau des Gehirns andererseits, wenn wir auch nicht imstande sind, die Bahnen genauer zu bezeichnen, auf welchen die einzelnen Tätigkeiten beruhen. Die Verschiedenheit der Gehirne der Drohne, der Arbeitsbiene und der Königin entspricht offenbar der Verschiedenheit der Fähigkeiten und Tätigkeiten."

In seiner Untersuchung über die phylogenetische Entwicklung des Hymenoptergehirns kommt H. v. Alten (1910) zu folgenden Ergebnissen: „Trotz des durchaus einheitlichen Bauplanes des Hymenoptergehirns zeigen sich bei den einzelnen Unterordnungen doch mannigfache Verschiedenheiten, insbesondere der drei variablen Teile: der pilzhutförmigen Körper, des Lobus opticus und des Lobus olfactorius."

Die pilzhutförmigen Körper treten zunächst nur sehr wenig hervor (Tenthredinidae) und gewinnen bei den Uroceriden, Ichneumoniden und Apiden immer mehr an Ausdehnung, um bei den Vespiden ihre höchste Ausbildung zu erreichen. Die Spaltfurcha zwischen den Globuli (la scissure du corps pédonculé, Viallanes) wird erst von den Ichneumoniden an deutlich erkennbar und verläuft nur bei den Cynipiden von hinten lateral nach vorn medial, dagegen bei der Mehrzahl der übrigen Arten von hinten medial nach vorn lateral (ganz extrem bei den Ichneumoniden und Braconiden); nur selten und bei den hochentwickelten

Formen (*Apis mellifica* L. Arbeiter, *Vespa vulgaris* L. ♀ u. Arbeiter) zieht sie annähernd gerade von vorn nach hinten.

„Die Ganglienzellen der Globuli haben bei den Aculeaten eine weitere Differenzierung in eine mediale und eine zweite, sie ringförmig umgebende Gruppe erfahren.“ Die Marksubstanz der Globuli tritt in vier verschiedenen Typen auf: 1. der keulen- oder kolbenförmige Typus (Tenthrediniden). Aus ihm entwickelt sich infolge einer mittleren Vertiefung 2. der Schalentypus (Cynipiden, Uroceriden). Durch weiteres Auswachsen der Schalenränder und durch mannigfaltige Verdickungen und Aufwulstungen entsteht eine Vergrößerung der Oberfläche. Diese Umbildungen führen einmal zur Entwicklung 3. des Kelchtypus (Ichneumoniden und Braconiden) und zweitens zur Ausbildung 4. des Bechertypus (Aculeaten).

Bei den Ichneumoniden erreicht der Lobus olfactorius, dessen Größe variabel ist, qualitativ und quantitativ die höchste Ausbildung (vgl. die Lebensweise der Ichneumoniden).

Nimmt man für die phylogenetische Spekulation die verschieden hohe Ausbildung der Instinkt- und Reflextätigkeit, wie sie sich in der Lebensweise, der Eiablage, dem Nestbau, der Brutpflege usw. äußert, zum Ausgangspunkt und berücksichtigt hierbei die Gehirne und namentlich die pilzhutförmigen Körper als die hauptsächlichsten Reflex- und Assoziationszentren, so sind zweifellos die Tenthrediniden als die ursprünglichsten Hymenopteren anzusehen. Ihnen nahe verwandt sind die Cynipiden und Uroceriden, ohne daß jedoch Cynipiden und Uroceriden in eine Linie gebracht werden könnten; beide haben sich vielmehr gesondert aus den Tenthrediniden entwickelt, indem die Cynipiden den Keulentypus der Globuli zum Schalentypus weiterbildeten und die ihnen allein eigentümliche Verlagerung der Spaltfurche entwickelten, während andererseits die Uroceriden unter Ausbildung des noch schwach entwickelten Schalentypus die Lage der Spaltfurcha so beibehielten, wie wir sie bei allen anderen Hymenopteren wiederfinden. Die Weiterbildung hat von den Uroceriden aus stattgefunden, indem das Volumen der Markschale durch Auswachsen der Ränder vergrößert wurde und die Globuli in ihrer nächsthöheren Entwicklungsstufe bei den Ichneumoniden auftreten. „Bevor jedoch bei diesen die vollständige Ausbildung der Kelchform der Globuli, die extreme Lagerung derselben hintereinander und die Drehung der Markmassen des Lobus opticus vollständig erfolgt war, müssen sich die Fossorien, die Stammgruppe der Aculeaten, von dieser Reihe abgezweigt haben, bei denen die bereits ausgewachsenen Ränder der Schale sich nicht nach außen, sondern mehr nach innen wandten, wodurch sich der Bechertypus der Aculeaten herausbildete.“

Die Wespen zeigen im Bau ihres Gehirns eine so aberrante Form, daß sie von heute lebenden Fossorien nicht abgeleitet werden können; sie müssen sich von „Profossorien“ abgezweigt haben. Das Gehirn der rezenten Fossorien folgt schon ganz dem Bautypus des *Apis*-Gehirns. Sie führen ungezwungen zu den Archiapiden, „von denen aus man weiter ein zunehmendes relatives Wachstum der pilzhutförmigen Körper und einen allmählich immer klarer sich herausdifferenzierenden, sexuellen Dimorphismus unter Bevorzugung der Weibchen nachweisen kann, sowohl bei den Gastrilegiden (höchste Form *Anthidium*), als auch bei den Podilegiden, und zwar im großen und ganzen in einer Reihenfolge, die mit der von Friese unter hauptsächlichlicher Berücksichtigung des ver-

schieden vollkommen ausgebildeten Sammelapparates aufgestellten übereinstimmt. Die mächtigere Entwicklung der pilzhutförmigen Körper findet sich bei den Podilegidae, die mit ihren höchsten Formen zu *Apis mellifica* L. und über *Anthophora* zu *Bombus* hinüberleiten."

v. Alten konstatiert ferner, „daß Verschiedenheiten in der Ausbildung des Zentralnervensystems auch bei den solitären Apiden existieren," — „daß ferner die höchsten Werte in der Reihe der Podilegiden (*Bombus*) erreicht werden, die jedoch beim Übergang zu den perennierenden Staaten (*Apis*) eine Verminderung erfahren, — daß schließlich — sexuelle Differenzen bei allen untersuchten Arten der solitären Apiden bestehen, ohne daß man aber bei den niederen Formen bereits von einem Prädominieren des weiblichen Geschlechtes sprechen könnte." Die Männchen der Schmarotzerbienen zeigen nur eine geringe Reduktion, die Weibchen dagegen eine erhebliche Rückbildung der pilzhutförmigen Körper.

Bei den nicht perennierenden Hummel- und Wespenstaaten ist das Weibchen am höchsten entwickelt, worauf die Arbeiterinnen und schließlich die Männchen folgen, während bei *Apis mellifica* die Arbeiterinnen höher stehen als Weibchen und Männchen.

IV. Das untere Schlundganglion.

Das untere Schlundganglion, gewöhnlich im Kopf gelegen, ist z. B. bei *Rhizotrogus* in den Thorax gerückt und steht durch kurze Konnektive mit dem prothorakalen Ganglion in Verbindung. Es enthält das Zentrum, welches die Gesamtbewegung, die koordinierte Bewegung aller drei Extremitätenpaare des Thorax, reguliert, welche jedes für sich durch ihr zugehöriges thorakales Knotenpaar dirigiert werden. Die im ganzen zustande kommende Gehbewegung hat ihr Zentrum im Ganglion suboesophageum (Faivre, Binet), daher der dekapitierte *Rhizotrogus* (der ja mit dem Kopfe nur das Gehirn, aber nicht das untere Schlundganglion verliert) noch sehr wohl zur geordneten Gehbewegung fähig ist, während andere dekapitierte Käfer (die mit dem Kopfe auch das untere Schlundganglion einbüßen) keine geordnete Gehbewegung mehr auszuführen vermögen.

Das in Rede stehende Ganglion innerviert die drei Paare der Mundextremitäten (Mandibeln, Maxille I und II). Wie diese primär je einem Segmente angehören, entfällt ursprünglich auf jedes dieser Segmente ein Doppelknoten: das untere Schlundganglion ist also das sekundäre Verschmelzungsprodukt dieser drei Kieferganglien (des protognathalen, deutognathalen und tritognathalen Ganglions), wie bei der Imago so auch bei der Jugendform und Larve. Wenn nun das Gehirn sich ebenfalls aus drei primären Doppelknoten zusammensetzt, so enthält der Kopf der Insekten ursprünglich sechs Ganglienpaare; und da je ein primärer Doppelknoten zu einem Segmente gehörte, so besteht der Kopf aus sechs miteinander verschmolzenen Segmenten. Das obere Schlundganglion kann man als Procephalum von dem Unterschlundganglion (Gnathocephalum) unterscheiden.

An seiner ventralen Seite läßt das untere Schlundganglion drei hintereinander gelegene Hügel erkennen, welche den drei primären

Doppelknoten entsprechen, wie auch der feinere Bau dieser Ganglienne masse beweist. Das Ganglion mandibulare zeigt an seiner Dorsalpartie zahlreiche große Zellen (Fig. 55), welche für diese Partie des Nervensystems charakteristisch sind. Man darf annehmen, daß sie jenes



Fig. 55.

Schnitt durch das Mandibularganglion von *Melolontha vulgaris* Fabr., vergr. (Binet 1894.)

Zentrum für die koordinierte Bewegung der Beine (eine Art Cerebellum, Binet) darstellen, welches im unteren Schlundganglion liegt. Das Ganglion maxillare gleicht dem typischen Subintestinalganglion (vgl. später), ebenso das Ganglion labiale.

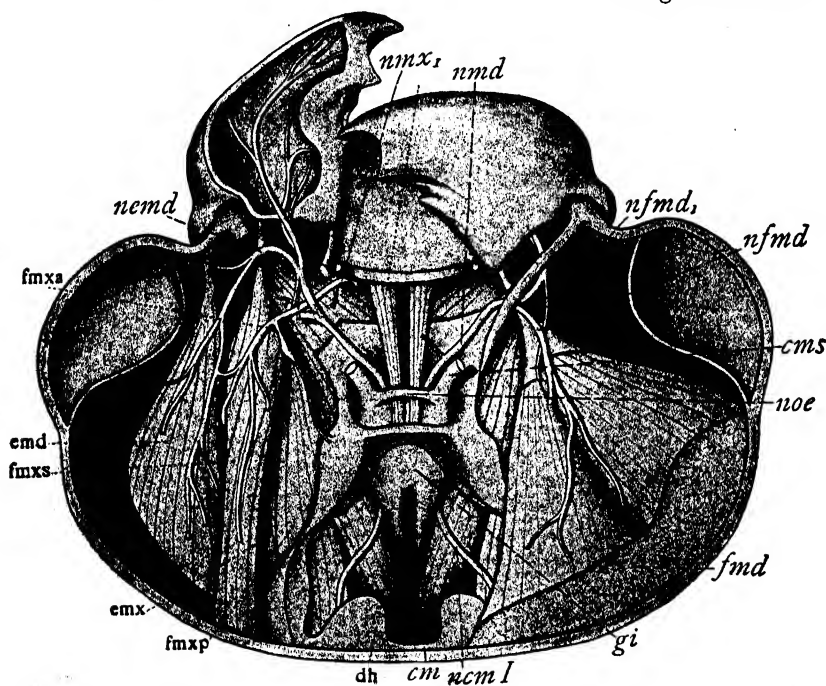


Fig. 56.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von oben geöffnet zur Demonstration des Unterschlundganglions, der Querkommissur, der Mandibelnerven und des Maxillennerven. (Holste 1910.)

nmxi Nervus maxillaris. *nmd* Nervus mandibularis. *nfmd* Nerv des Musc. flexor mandibulae. *cms* Schlundkommissur. *noe* Commissura transversalis. *fmd* Musc. flexor mandibulae. *gi* Ganglion infraoesophageum. *ncm I* Nervus jugularis primus. *dh* Musc. depressor capitis horizontalis. *fmxp* Musc. flexor maxillae posterior. *emx* Musc. extensor maxillae. *fmxs* Musc. flexor maxillae superior. *fmxu* Musc. flexor maxillae anterior. *nemd* Nervus musc. extensoris mandibulae. *emd* Musc. extensor mandibulae.

Die Nerven des unteren Schlundganglions. Der erste dieser Nerven, der N. mandibularis, entspringt etwas unter dem Schlundringe der Unterseite des Ganglions und entsendet zahlreiche Zweige, deren Lage und Verlauf die Fig. 56 zeigt.

Der N. maxillaris ist stark und reich verzweigt. Sämtliche zu den Maxillarmuskeln ziehenden Zweige entspringen von ihm bald nach seinem Austritt aus dem Ganglion in etwa gleicher Höhe (vgl. Fig. 57).

Aus dem dritten primären Ganglion des Gnathocephalums (6. Kopfganglion) entspringen drei Nervenpaare.

1. Der N. labialis als unterster und innerster der drei Nerven des Unterschlundganglions, welcher direkt von dessen Unterseite ausgehend in leicht gewundenem Laufe dem Levator labii platt angeschmiegt nach vorn geht und dann unter dem Levator glossae internus hindurchtritt,

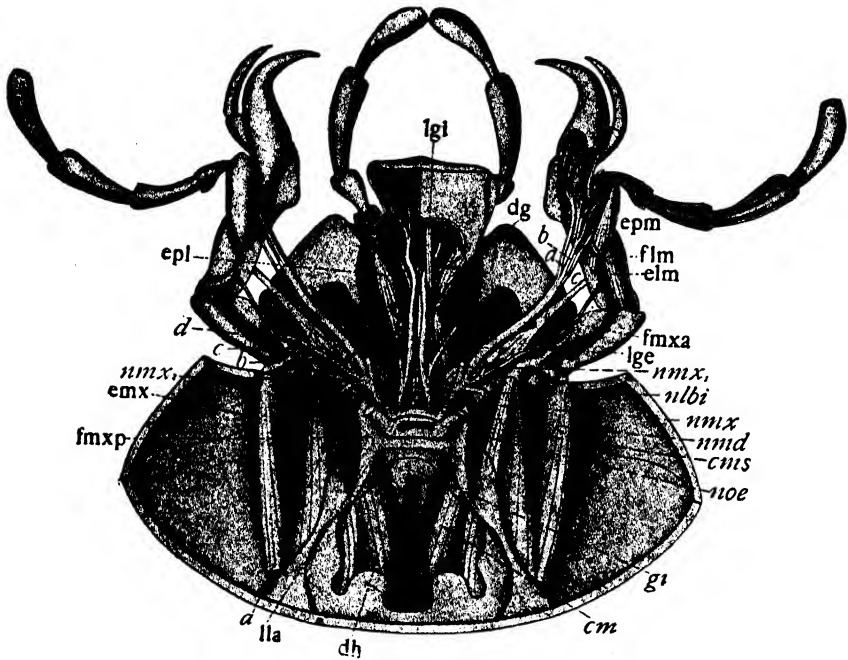


Fig. 57.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von oben geöffnet, zur Demonstration des Unterschlundganglions, der Quervermissur, des Maxillar- und Labialnerven. (Holste 1910.)

lgi Musc. levator glossae internus. dg Musculus depressor glossae. a, b, c drei Äste des Nervus maxillaris. epm Musc. extensor palpi maxillaris. flm Musc. flexor lobi externi maxillaris. elm Musc. extensor lobi externi maxillaris. fmx Musc. flexor maxillae anterior. lge Musc. levator glossae externus. nm: Zweig des Nervus maxillaris. nbi Nervus labialis. nm: Nervus maxillaris. nmd Nervus mandibularis. cms Schlundcommissur. noe Commissura transversalis. gi Ganglion infracapsulare. cm Längscommissur. dh Musc. depressor horisontalis. lla Musc. levator labii. fmxp Musc. flexor maxillae posterior. emx Musc. extensor maxillae. nm: Zweig des Nervus maxillaris (ebenso b, c, d). epl Musc. extensor palpi labialis.

um sich in der Zunge (Ligula s. Glossa) und den Nebenzungen (Paraglossae) zu verzweigen. Er gibt zwei Äste ab, deren einer die Kehle (Gula) und das Kinn (Mentum) sowie die Muskeln der Unterlippe versorgt und schließlich wieder mit dem Truncus verschmilzt, während der andere weiter vorn entspringende das Palparium und die Lippentaster durchzieht (Fig. 57).

2. Der erste Jugularnerv (N. jugularis primus) entspringt etwas hinter dem Labialnerven in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions und zieht zunächst schräg abwärts unter dem Depressor capitis horisontalis hindurch, steigt an dessen Außenseite empor und tritt oberhalb des Darms an der Dorsalseite des Hinterhauptsloches in

den Prothorax ein. Der Hauptstamm innerviert den Rotator capitis superior.

3. Der zweite Jugularnerv (N. jugularis secundus) entspringt aus dem hinteren Teile des Unterschlundganglions kurz vor dessen Übergang in die Kommissuren, ist bedeutend kräftiger als der erste und innerviert eine größere Anzahl der Bewegungen des Kopfes. Holste faßt ihn als ersten Kommissuralnerv auf. Er ist bei *Melolontha* und anderen Käfern, deren Kopf wenig beweglich ist, weit schwächer entwickelt. — Hinsichtlich der weiteren Einzelheiten sei auf die Arbeit von Holste (1910) verwiesen, deren klare textliche und bildliche Darstellung Anerkennung verdient.

V. Bau eines thorakalen Ganglions.

Von dem Bau des zweiten thorakalen Ganglions gibt Binet (1894) folgende Darstellung, welche sich auf *Rhizotrogus solstitialis* L. bezieht

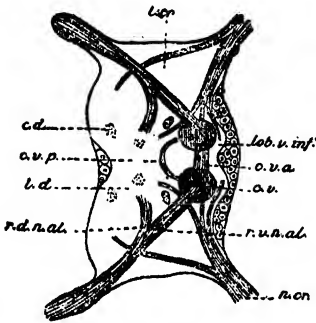


Fig. 58 a.

Querschnitt durch das erste Thoraxganglion von *Rhizotrogus solstitialis* L.; schematisch. (Binet 1894.)

lcr Crurallobus. cd Dorsalconnective. avp hintere Ventralcommissur. ld Dorsallobus. r.d.n.al dorsale Wurzel des Flügelnerfs. r.v.n.al. ventrale Wurzel des Flügelnerfs. cv Columna ventralis. c.v.a. vordere ventrale Commissur. lob.v.inf. unterer Ventrallobus. n.cr Nervus cruralis. n.al. Flügelnerv. m.cr. Verdickung des Cruralnervs.

(Fig. 58). Das Ganglion besteht aus folgenden drei Lappen: dem Lobus dorsalis, L. ventralis (beide unpaar und median gelegen) und dem Lobus cruralis, welcher paarig ist und lateral liegt. Keiner dieser Abschnitte ist von den anderen durch eine deutliche Grenze gesondert.

Der Ventrallobus enthält als wichtiges Organ die Columna ventralis. Sie besteht aus zwei Punktsbstanzmassen von großer Dichtigkeit, welche annähernd zylindrische Gestalt haben und sich von vorn nach

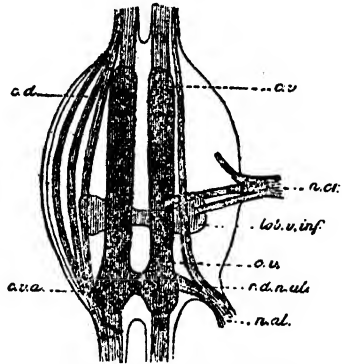


Fig. 58 c. (cf. Text.)

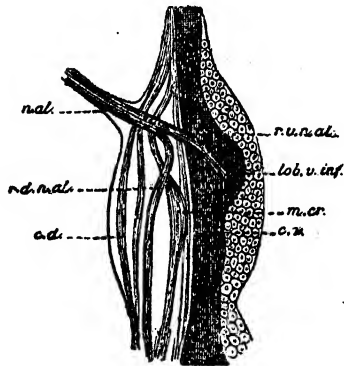


Fig. 58 b. (cf. Text.)

hinten erstrecken. Fig. 58 a zeigt sie im Schnitt, Fig. 58 c von oben und Fig. 58 b von der Seite. Vorn sind beide Säulen (Columnae) durch eine breite Kommissur verbunden (Commissura ventralis anterior); eine zweite bogenförmige Kommissur, welche hinter der erstgenannten liegt, verbindet die Columnen ebenfalls (Comm. ventr. posterior). Von den beiden Enden der Columnae ventrales gehen Fibrillenbündel aus, welche in die benachbarten Ganglien ziehen und die Ventral-konnektive darstellen. — Etwas unter der Columna ventralis liegt der Lobus ventralis inferior, welcher aus zwei Punktsubstanzmassen besteht, die durch quere Fasern miteinander in Verbindung stehen.

Der Dorsallobus besteht aus fibrillärer Substanz von geringerer Dichtigkeit, als dem Ventrallobus eigen ist. Diese Dorsalregion ist von vorn nach hinten von mehreren Konnektiven durchzogen, den Dorsalkonnektiven, die man als oberes, mittleres und unteres unterscheiden kann; das obere streicht längs des Dorsalrandes des Ganglions, das mittlere liegt wenig unter ihm und das untere durchsetzt eine Partie fibrillärer Substanz, den Lateralhügel. Die Dorsalkonnektive sind paarig, nur die mittleren vierfach.

Ventral- und Dorsallobus setzen sich seitlich mit dem Crurallobus in Verbindung, welcher die Hauptfibrillen des Cruralnervs aufnimmt und natürlich in den Ganglien der beinlosen Abdominalsegmente fehlt. Er weist eine ventrale Verdickung auf, dessen fibrilläre Substanz der des Ventrallobus gleicht und als untere Cruralmasse bezeichnet werden kann. Über ihm sondert sich in unvollkommener Weise eine andere kleine Masse ab, in welche die unteren Dorsalkonnektive eintreten, der Lateralhügel.

Der Nervus cruralis tritt an derjenigen Partie in das Ganglion ein, in welcher dessen Lateral- und Ventralfläche ineinander übergehen. Die meisten seiner Wurzeln verlieren sich in der Fibrillärsubstanz des Crurallobus; einige ziemlich schwache, mit Tracheen vermischte scheinen sich in den Dorsallobus zu begeben, doch kann man sie nicht weit verfolgen; andere stärkere ziehen zum Lobus ventralis inferior und in die Columna ventralis.

Der Vorderflügelnnerv (Elytrennnerv) unterscheidet sich auf den ersten Blick von den Beinnerven durch die Abwesenheit eines besonderen, ihm zugehörigen Lappens. Er tritt da in das Ganglion ein, wo dessen dorsale und laterale Fläche ineinander übergehen. Gleich nach seinem Eintritt gibt er eine sehr dünne, dorsale Wurzel ab, die übrigens möglicherweise nicht ganz konstant auftritt und manchen Coleopteren fehlen dürfte. Weiterhin senkt sich der Flügelnnerv schief nach unten und innen in das Ganglion ein und teilt sich in zwei Wurzeln, deren eine sich zur Columna ventralis begibt als ventrale Wurzel des Flügelnnervs, während die andere als untere dorsale Wurzel einen oben konkaven Bogen beschreibt und sich von unten nach oben und vorn nach hinten wendet; sie ist für den Dorsallobus bestimmt, den sie eine Strecke weit durchzieht. Bei den Käfern, welche das Flugvermögen verloren haben (*Blaps mortisaga* L., *Timarcha tenebricosa* F., *Carabus auratus* L. wurden von Binet untersucht), erfahren die Wurzeln des Flügelnnervs eine Reduktion. Die dorsale obere Wurzel bleibt erhalten, ebenso die ventrale, welche viel voluminöser ist als die erstgenannte. Die Verkümmderung bezieht sich nur auf die dorsale untere Wurzel; ob sie vollständig verschwindet, wurde nicht mit Sicherheit ermittelt. Da der Flügelnnerv nicht reiner Flügelnnerv ist, sondern zugleich den parietalen Nerv (vgl. die abdominalen Parietal-

nerven) enthält, dürfte der Flügel nerv der flugunfähigen Käfer mit seiner reduzierten Wurzel nur noch dem Parietalnerv entsprechen. — Der Flügel nerv hat eine sensitive ventrale und eine motorische dorsale Wurzel. Die Columna ventralis und der Lobus ventralis inferior nehmen sensible Fasern auf, sind also sensible Zentren, während der Lobus dorsalis motorische Fasern empfängt und somit das motorische Zentrum repräsentiert.

Die fibrilläre Substanz ist von einer Ganglienzellenschicht umgeben, deren Komponenten unipolar sind und sich zu Häufchen gruppieren. Sie variieren ihrer Anzahl und Bedeutung nach mit den Gegenden, welchen sie angehören. Auf der Dorsalseite des Ganglions sind sie nur in geringer Anzahl vorhanden, jedoch sehr groß; sie liegen der Medianlinie sehr genähert und in manchen Fällen (1. Thorax-Ganglion) sind nur 6—8 entwickelt. Im Gegensatz hierzu sind seitlich und ventral sehr zahlreiche Nervenzellen vorhanden, welche in 4—5 Schichten angeordnet liegen. Ihre Größe ist teils sehr gering, teils steht sie hinter jener der Dorsalzellen zurück.

Hinsichtlich der feineren Details muß auf die Arbeit von Binet verwiesen werden, der wir auch die Daten über den Bau des abdominalen Ganglions entnehmen.

Die Nerven der thorakalen Ganglien.

A. Ganglion prothoracis. Die aus ihm entspringenden Nerven verhalten sich ihrer Anzahl nach bei den Käferfamilien verschieden. Bei *Carabus* sind drei getrennte Paare von Nerven vorhanden, deren jeder sich wieder unmittelbar nach dem Austritt aus dem Ganglion in mehrere Äste teilt. Bei *Melolontha* dagegen entspringen alle Nerven des Prothorax einem Stamm, der sich dann weiter teilt und unter seinen Zweigen die drei charakteristischen Hauptäste erkennen läßt, welche den drei Nerven von *Carabus* entsprechen. Holste (1910) unterscheidet bei *Dytiscus* folgende sechs Nervenpaare:

1. N. sternalis prothoracis: ein schwacher an der Vorderseite des Ganglions etwas unterhalb und hinter den Konnektiven entspringender Nerv, welcher mit mehreren Ästen das Sternum innerviert und sich hier zwischen den Drüsenmassen, die das ganze Sternum erfüllen, verzweigt.

2. N. coxalis anterior prothoracis, entspringt vor der Mitte des Ganglions am Seitenrande der Dorsalfläche und zieht in beträchtlicher Stärke im vorderen Abschnitt des Prothorax schräg nach oben und seitwärts, wobei er in seinem Verlaufe sehr platt gedrückt, bandartig erscheint, sich spaltet und bald darauf wieder zusammenfließt. Seine Äste versorgen teils die Drüsen des Prothorax, teils die Muskeln. (Hinsichtlich der Drüsen vgl. Kap. Haut. Es handelt sich um die Produzenten des milchigen Sekretes.) Im übrigen sei auf Fig. 59 und Holste's (1910) Arbeit verwiesen.

3. N. coxalis posterior prothoracis, entspringt am weitesten hinten, ziemlich in der Höhe der seitlichen Mittellinie des Ganglions. Er hat drei Äste, deren einer mit zwei Ästen den Flexor coxae, der zweite ebenfalls diesen Muskel und der dritte die Flexores trochanteris major et minor innerviert.

4. N. coxalis inferior prothoracis, entspringt ungefähr in der Mitte der Seitenfläche des Ganglions zwischen dem vorderen Hüft nerv, dem

Brustnerv und dem Beinnerv, tritt in die Coxa und verschmilzt an deren Ende mit dem Beinnerven. In seinem freien Verlauf gibt er mehrere Äste ab.

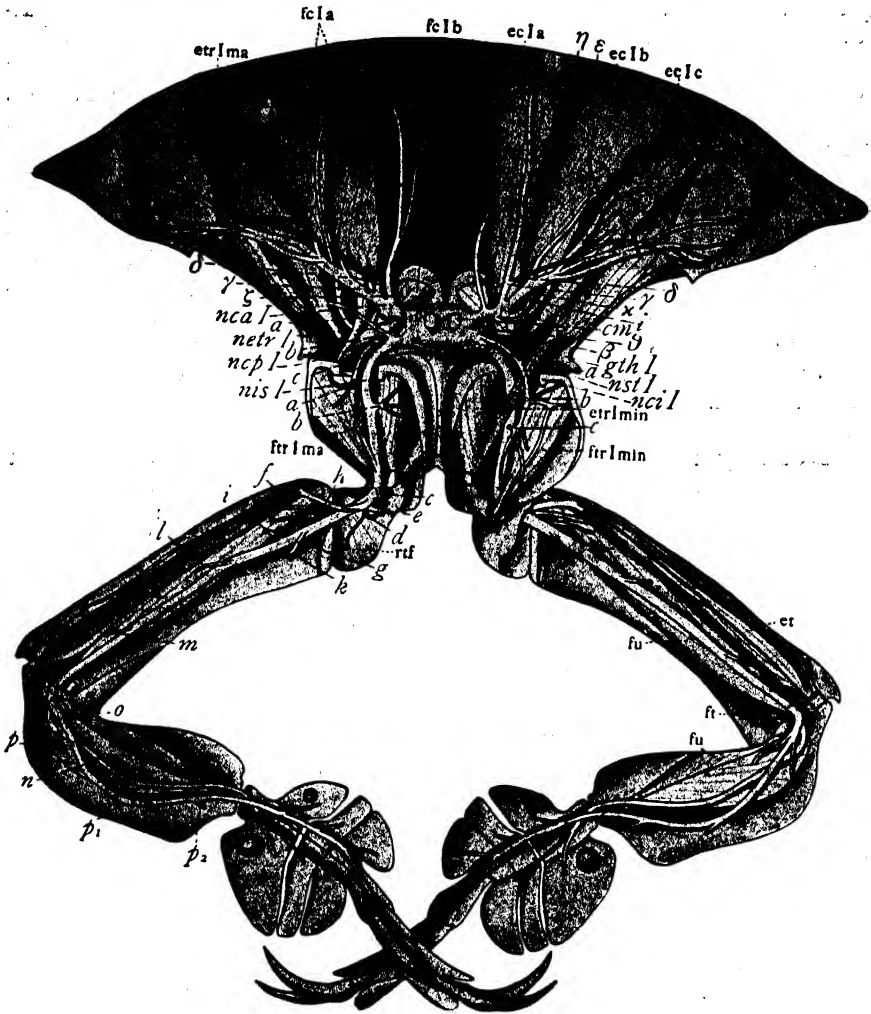


Fig. 59.

Prothorax von vorn geöffnet (Querschnitt). Auf der linken Seite sind die Musculi extensores coxae weggenommen; die Figur zeigt das Prothoracalganglion und den Verlauf der Nerven, welche aus ihm entspringen, von *Dytiscus marginalis* L. ♂. (Holste 1910.)

fcl a, fcl b Musculi flexores coxae prothoracis. *etrl ma* Musc. extensor trochanteris prothoracis. $\alpha, \beta, \gamma, \delta$ usw. Äste des Nervus coxalis anterior prothoracis. *nca l* Nervus coxalis anterior prothoracis. *netrl* Nervus extensoris trochanteris. *nep l* Nervus coxalis posterior prothoracis. *nisl* Nervus ischiadicus. *a, b, c* usw. Nervenzweige. *ftr l ma* Musc. flexor trochanteris major. *rif* Musc. rotator femoris. *fu* Musc. flexor ungulum. *ft* Musc. flexor tibiae. *et* Musc. extensor tibiae. *ftr l min* Musc. flexor trochanteris minor. *etrl min* Musc. extensor trochant. proth. minor. *no l* Nervus coxalis inferior prothoracis. *nst l* Nervus sternalis prothoracis. *gth l* Ganglion prothoracis. *cm* Connectiv. *ecl a, b, c* Musculi extensores coxae prothoracis.

5. N. extensoris trochanteris prothoracis entspringt nicht direkt vom Ganglion, sondern als Nebenast des Beinnerven von dessen Außenseite nahe seinem Ursprung. Holste führt ihn als selbständigen Nerven deshalb auf, weil der ihm entsprechende Nerv des Meso- und Metathorax

vom Beinnerven gesondert aus dem Ganglion entspringt. Er tritt an den Extensor trochanteris major heran.

6. Der N. ischiadicus prothoracis (Beinnerv, Nervus cruralis) entspringt zwischen dem unteren und hinteren Hüftnerven, etwas ventralwärts verschoben, als starker Stamm, durchläuft die Hüfte in geradem Zuge, den Trochanter an der Außenseite, durchsetzt ferner in geradem Verlauf das Femur, und reicht durch Tibia und Tarsus bis zu den Ungues. Die zahlreichen Äste für die Muskeln des Beines beschreibt Holste, auf dessen Arbeit hier verwiesen werden muß.

B. Ganglion mesothoracis. Zwischen dem pro- und mesothorakalen Ganglion entspringt dem Konnektiv ein Nerv, welcher, wenn der zweite Jugularnerv als erster Kommissural- oder besser Konnektivalnerv aufgefaßt werden kann, als zweiter Konnektivalnerv bezeichnet werden darf. Er entspringt etwas hinter der Mitte des Konnektivs und entsendet einen dem Konnektiv parallel verlaufenden Ast, welcher dicht vor dem Ganglion wieder mit dem Konnektiv oder auch mit dem Ganglion selbst verschmilzt, nachdem er kurz zuvor einen zarten Ast zum Elytrennerganglion gesandt hat. Der Konnektivalnerv versorgt ferner den Retractor prothoracis mit kräftigen Ästen.

Der Elytrennerganglion (N. alae mesothoracis) entspringt als kräftiger Stamm am oberen Vorderrande des Ganglions und zieht schräg nach oben über den Flexor coxae, den Extensor trochanteris und Levator elytri zu den Elytren. Hier wird er dreiästig (was nach Blanchard für die Coleopteren charakteristisch ist) und die drei Hauptäste begeben sich in die drei Hauptadern des Flügels.

Die für den Prothorax angeführten sechs Nervenpaare wiederholen sich auch im Mesothorax.

C. Ganglion metathoracis. Aus dem kurzen Konnektiv zwischen meso- und metathorakalem Ganglion entspringt gewöhnlich der dritte Konnektivalnerv in zwei getrennten Ästen, deren hinterer einen Zweig an den Flügelnerv entsendet, während sein Hauptast den Retractor mesothoracis versorgt. Oft ist jedoch der ganze Kommissuralnerv mit dem Flügelnerv verschmolzen und entspringt aus ihm kurz nach seinem Austritt aus dem Ganglion.

Der Flügelnerv (N. alae metathoracis) entspringt als einziger vom Vorderrande des Ganglions. Er zieht von der Ventralseite des Ganglions jederseits im Bogen schräg nach oben zum Flügel. Nach Abgabe zahlreicher Äste an die Muskeln (vgl. Holste!) dringt der Nerv schließlich durch das Flügelenk in die dritte Flügellader ein und scheint hauptsächlich das Chordotonalorgan des Flügels zu innervieren.

Die übrigen sechs Nerven entsprechen denen der beiden ersten Thoraxsegmente.

VI. Bau der abdominalen Ganglien.

Obwohl bei *Rhizotrogus* die abdominale Ganglienkette das äußere Aussehen einer einheitlichen Masse besitzt, sind doch die sie zusammensetzenden einzelnen Doppelknoten wohl geordnet und genau so entwickelt wie die primären abdominalen Doppelknoten, welche ihre ursprüngliche Lage beibehalten haben. Binet vertritt die Ansicht, daß der abdominale Doppelknoten das typisch gebaute Ganglion darstelle, welches dessen Fundamentalorganisation in Erscheinung treten lasse.

Jeder abdominale Doppelknoten entsendet motorische und sensible Nerven, deren erstere die Respirationsbewegungen des Abdomens leiten, daher die Ganglien vorwiegend als respiratorische angesehen werden können. Das Ganglion wiederholt in seinem Bau gleichsam die Einfachheit des abdominalen Segmentes; man kann es einem mesothorakalen Ganglion vergleichen, welchem die Cruralloben fehlen. Seine Breitenentwicklung bleibt wegen des Fehlens dieser Teile hinter der der thorakalen Ganglien zurück. Abgesehen von diesem Unterschiede stimmt der abdominale Doppelknoten fast in allen Einzelheiten seines Baues mit dem thorakalen überein. Die Columna ventralis zeigt die gleiche Lage, besteht aus zwei symmetrischen Hälften, welche anfangs getrennt, weiterhin aber durch eine breite Querkommissur miteinander verbunden sind (Commissura ventralis anterior); darauf trennen sie sich wieder, und nach kurzem Verlauf tritt die bogenförmige Commissura ventralis posterior auf. Die Konnektive, welche durch den Lobus dorsalis hindurchtreten, sind etwas schwächer. Jedes abdominale Ganglion entsendet bei *Rhizotrogus* nur ein Nervenpaar (N. abdominalis) von geringerer Stärke. Der Nerv entspringt jederseits zwischen seitlicher und oberer Fläche des Ganglions; er teilt sich in zwei Wurzeln, deren eine zur oberen Region des Lobus dorsalis verläuft und von zahlreichen Tracheen begleitet ist, während die zweite stärkere sich ihrerseits wieder in zwei Wurzeln gabelt, welche beide ventral, jedoch hintereinander liegen. Die vordere geht direkt zur Columna ventralis und dringt in diese fast auf der Höhe der Com. ventr. ant. ein; die hintere begibt sich zum Lobus ventralis inferior. Der abdominale Nerv zeigt somit weitgehende Übereinstimmungen mit dem Flügelnerve: er besitzt keinen eigenen Lobus im Ganglion, wie ihn der Cruralnerv hat, und zeigt eine obere dorsale sowie eine ventrale Wurzel. Daraus ergibt sich als vergleichend anatomisches Resultat, daß die Flügel nicht unter den gleichen Gesichtspunkt fallen wie die Beine, sondern besondere Bildungen der Thoraxwand darstellen. Der Hauptunterschied zwischen Flügelnerve und Abdominalnerv liegt in der unteren dorsalen Wurzel, welche dem letzteren vollständig fehlt und als eine Neuerwerbung des Flügelnerven erscheint. Die physiologischen Experimente von Faivre und Binet haben zu dem Resultat geführt, daß der Ventrallobus der Ganglien sensibler, der Dorsallobus motorischer Natur ist. Im Gegensatz hierzu fand Kenyon motorische Zellen auf der Ventralseite des unteren Schlundganglions. 4

Periphere Nerven.

Die peripherischen Nerven werden von einer sehr großen Anzahl querer Faserzüge gebildet, die von allen Regionen der Ganglien, welchen sie zugehören, kommen, in der Regel aber unten seitlich oder ganz ventral entspringen, sich dann dorsalwärts wenden und schließlich von oben kommend mit denjenigen Faserbündeln zur Bildung des peripherischen Nerven zusammentreten, die in den Trennungsebenen der einzelnen Knoten von den an Faseranzahl stets geringer werdenden Längsstämmen abtreten. Da der periphere Nerv in der Regel aus der hinteren Partie der einzelnen Ganglien austritt, so müssen die Quersätze, die vorn im Knoten entspringen, mit ihrer Krümmung von unten nach oben zugleich eine Biegung von vorn nach hinten verbinden (Michels 1880).

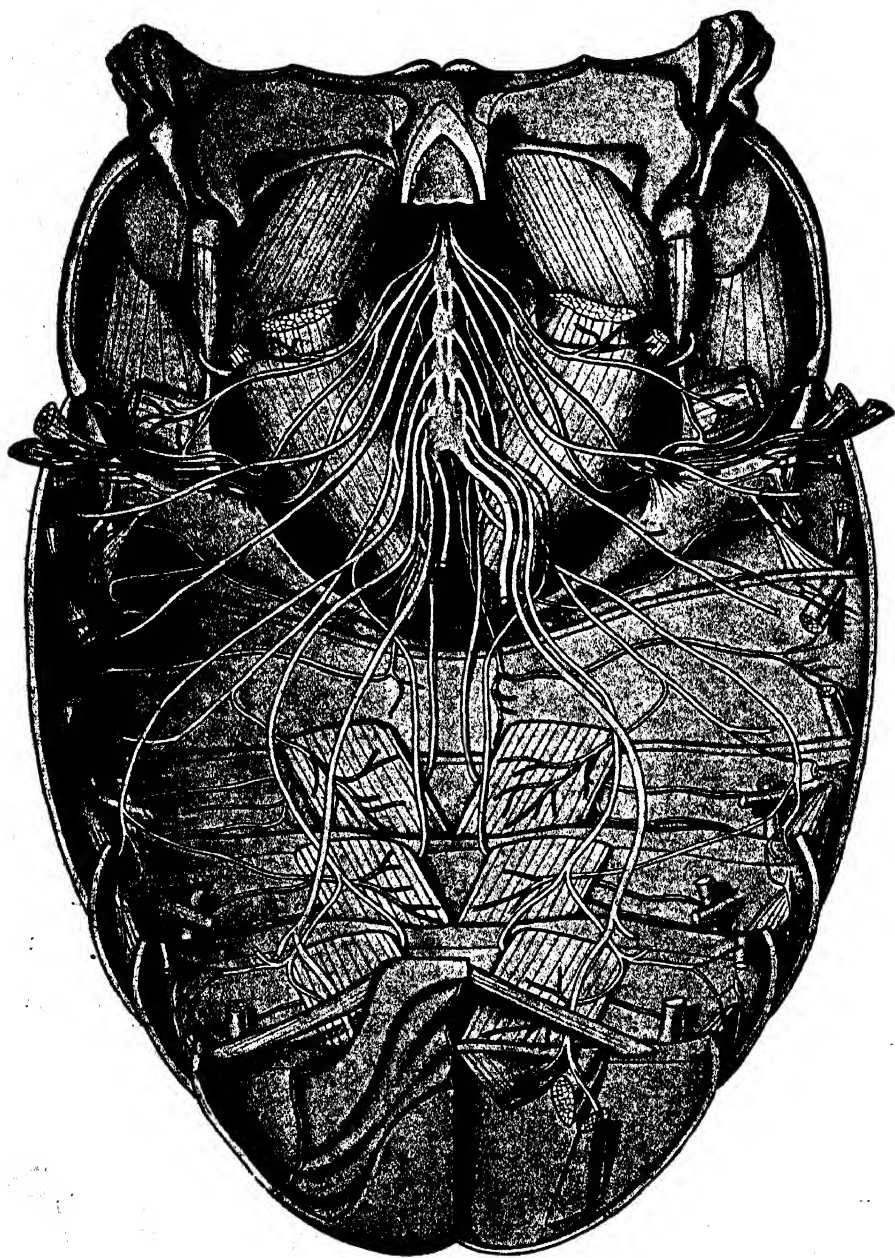


Fig. 60.

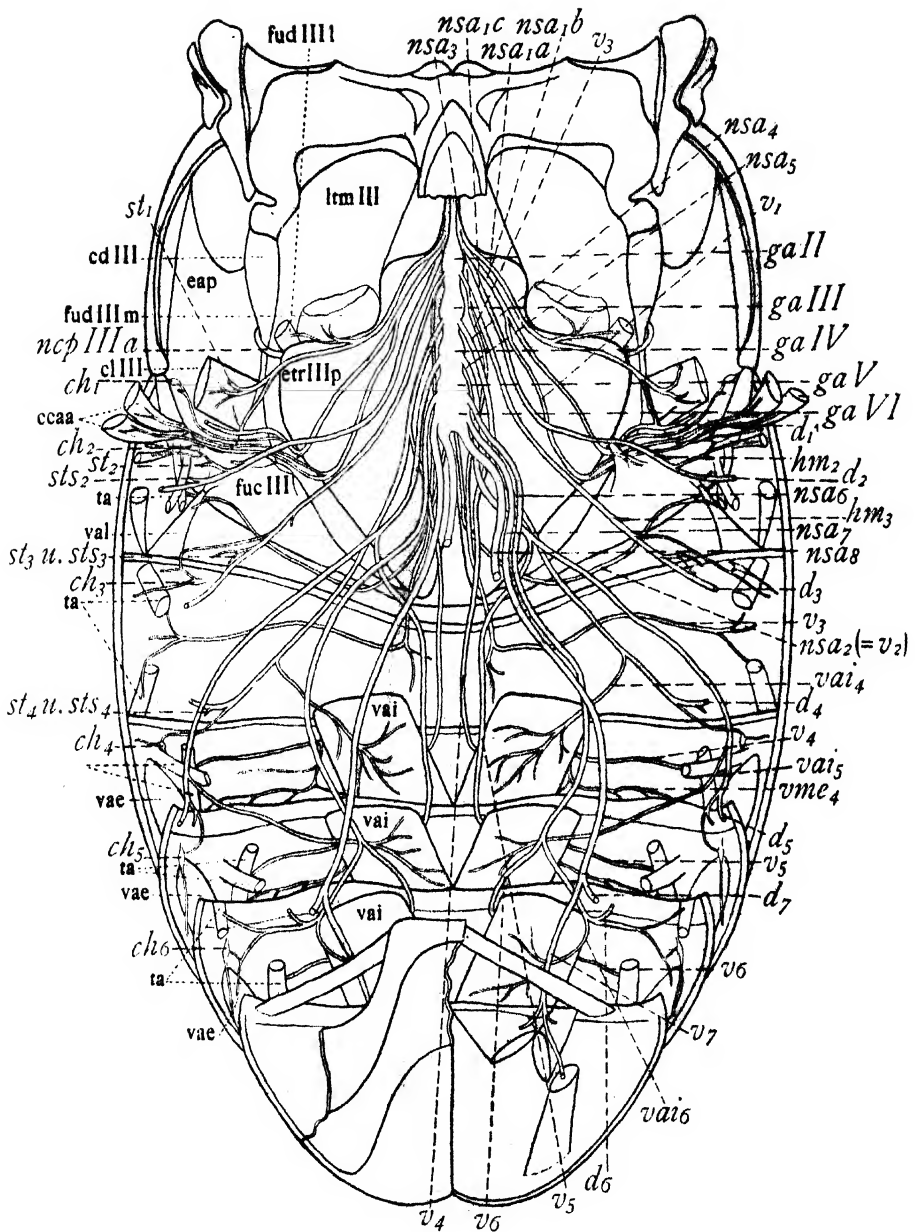


Fig. 60.

Metathorax und Abdomen von oben geöffnet (Frontalschnitt) zur Demonstration der abdominalen Ganglienkeite und der Nerven von *Dytiscus marginalis* L. (Holste 1910.)

nsa 1, 2, usw. Nerv des 1., 2., 3. usw. Abdominalsegmentes. (*a, h* deren Zweige). *v* 1, *v* 2 usw. Ventralast des Nerven des ersten, zweiten usw. Abdominalsegmentes. *ga* I–IV erstes bis sechstes Abdominalganglion. *d* 1, *d* 2 usw. Dorsalast des Nerven des ersten, zweiten usw. Abdominalsegmentes. *hm* 1, *hm* 2 Ast des Nerven des zweiten und dritten Abdominalsegmentes, der den Herzmuskel innerviert. *vai* Musculi ventrales abdominis interni. *vae* Musc. ventrales abdominis externi. *ta* Musc. transversales abdominis. *ch* 1–6 Chordotonalorgane des 1.–6. Abdominalsegmentes. *st* 1, 2 Nervenäste, die die Schließmuskeln der Abdominalspiracula innervieren. *nsa* 3 Nervenast, der das Sinnesfeld hinter dem zweiten Abdominalspiraculum innerviert. *val* Musc. ventralis abdominis lateralis. *ccaa* Musc. conjungens coxo-abdominis. *cl* III Musc. coxo-lateralis metathoracis. *ncp* IIIa Nervus alo-oxalis posterior metathoracis. *fud* III m, *fud* IIII Musc. furco-dorsalis metathoracis medius und lateralis. *cd* III Musc. coxo-dorsalis metathoracis.

Als Nerven des Abdomens führt Holste (1910) folgende (vgl. Fig. 60 sowie die Originalarbeit!) für *Dytiscus* auf:

1. Ganglion abdominis primum:
 - a) Nervus primi segmenti abdominis et partis secundi. Nerv des ersten und eines Teiles des zweiten Hinterleibssegmentes.
 - b) N. partis secundi segmenti abd., Nerv eines Teiles des zweiten Hinterleibssegmentes.
2. G. abd. secundum: N. tertii segmenti abdominis.
3. G. abd. tertium: N. quarti segm. abd.
4. G. abd. quartum: N. quinti segm. abd.
5. G. abd. quintum: N. sexti segm. abd.
6. G. abd. sextum:
 - a) N. septimi segm. abd.
 - b) N. octavi-ultimi segm. abd.

VII. Histiologischer Aufbau des Nervensystems.

Die Fibrillen der Ausläufer der Ganglienzellen treten nicht mit dem Kern in Verbindung; sie bleiben in manchen Ganglienzellen zu einem Bündel vereinigt und dieses beschreibt eine Spirale um den Kern, bevor sich seine Komponenten trennen. In anderen Nervenzellen trennen sich die Fibrillen voneinander, sobald sie den Ausläufer verlassen haben und beschreiben Spiralen in oberflächlichen Partien des Zellkörpers. Die dem großen, einige Nucleolen und reichliches Nuclein enthaltenden, von einer Membran umgebenen Kern nächstliegenden Protoplasmapartien sind am ärmsten an Fibrillen und färben sich anders als die peripherischen. Die Mehrzahl der Nervenzellen der Insekten, welche nach Benedicenti (1895) eine Membran besitzen (?) und deren Plasma granulös (Neurochondren, Nisslsche Körperchen) erscheint, sind birnförmig, morphologisch unipolar und entsenden einen starken Fortsatz, von welchem seitlich feine, sich verzweigende Äste abgehen. Bisweilen gabelt sich die Primitivfaser in zwei sekundäre Äste von symmetrischer Lage. Der Primitivfortsatz der großen Ganglienzellen tritt in die peripherischen Nerven oder in die Konnektive ein. Ferner existieren direkte Verbindungen der Ganglienzellen untereinander, vermittelt durch (im Leben) sehr kurze Protoplasmaabücken. Dies gilt sowohl für das Gehirn wie auch für die Ganglien der Bauchkette. Außerdem wurden längere Verbindungen zwischen Zelle und Zelle nachgewiesen, welche, durch die Konnektive ziehend, Ganglienzellen zweier hintereinander gelegener Knoten miteinander in Zusammenhang setzen. Die Fasern der Konnektive hängen durch Kollateraläste miteinander zusammen (Haller 1910).

Kenyon konnte mit Hilfe seiner Bichromat-Silbermethode feststellen, daß bei der Biene die Ganglienzellen des pilzhutförmigen Körpers sich der Form nach von allen anderen Ganglienzellen unterscheiden. Von jeder Zelle tritt ein Dendrit mit feinen Verästelungen in die Wand dieser Gehirnpartie ein, gibt jedoch zuvor einen feinen Zweig (den Neuriten ab), welcher an der Wand des Bechers zum Stiele zieht, diesem bis zum Ursprung der äußeren und inneren Wurzel folgend, um unter dichotomischer Teilung je einen Zweig in jede Wurzel abzugeben. Außer diesen nach Kenyon für das Bienenhirn charakteristischen

„intellectiv cells“ wies dieser Autor noch folgende Bestandteile des Gehirns nach:

1. Sensible Elemente, deren Zellkörper peripherisch (am Sinnesorgan) gelegen ist und deren Neurit zum Gehirn zieht, wo er mit einem Endbäumchen (Glomerulus) endet.

2. Verbindende Elemente, deren Zellen außerhalb der Fasermasse gelegen, y-förmig und ziemlich groß sind und ihre Dendriten in die Fasermasse hineinsenden, um sich mit den sensiblen Fasern in Verbindung zu setzen, wogegen der Neurit den Sinnesreiz zentralwärts weiterleitet.

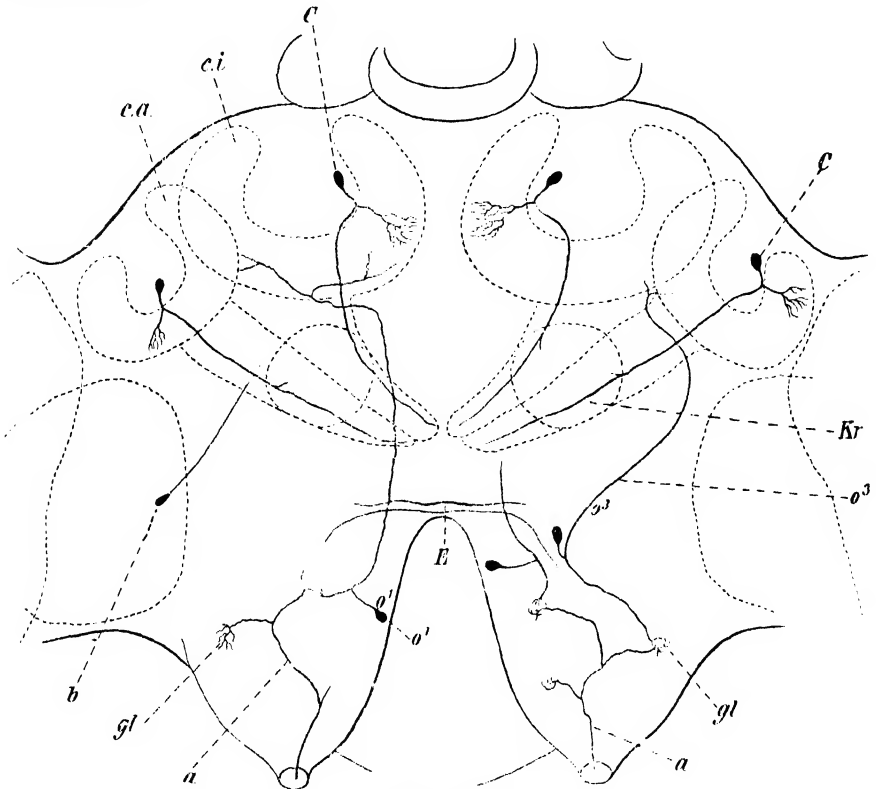


Fig. 61.

Frontalschnitt durch das Gehirn der Arbeitsbiene zur Demonstration der Beziehung der Neuronen nach Kenyon (aus Jonescu 1909).

a sensible Elemente der Antennen. *ca*, *ci* Verbindungselemente. *gl* Endbäumchen. *b* Assoziations-elemente. *ca* äußere Becher (Corpora pedunculata). *ci* innere Becher. *c* ein Element der pilzhutförmigen Körper. *E* Commissuralelemente. *Kr* die Stiele und ihre Kreuzung.

3. Motorische Elemente, große Zellen der Hirnrinde, welche Dendriten in die Fibrillärschicht entsenden, während der Neurit durch die Fasermasse in den motorischen Nerven übergeht.

4. Kommissuralstränge (zu welchen die Zellen nicht nachgewiesen werden konnten), welche die verschiedenen Kommissuren im Gehirn darstellen.

5. Elemente der Assoziation, welche die übrigen Elemente des Gehirns miteinander verbinden. Es sind Ganglienzellen mit sehr reichlichen Verzweigungen, welche sich zu den verschiedenen Gehirnteilen begeben (vgl. Fig. 61).

Bemerkenswert ist noch, daß Kenyon den Nachweis führen konnte, daß die pilzhutförmigen Körper mit allen Teilen des Gehirns in Verbindung stehen, wodurch die von Dujardin (1850) ausgesprochene Ansicht, es handle sich in ihnen um die Organe der Intelligenz, bis zu einem gewissen Grade Bestätigung findet.

Bei den Orthopteren unterscheiden sich nach Pierantoni (1901) die Elemente der Ganglien und Nervenstränge des sympathischen Nervensystems in keiner Weise von denen des Zentralnervensystems. In den sympathischen Ganglien gruppieren sich die Nervenzellen im Gegensatz zu den zentralen Ganglien stets im dorsalen Teil. Die Nervenfasern sind sämtlich marklos, besitzen ein deutliches Neurilemma mit abgeplatteten Kernen, in deren Bereich das Neurilemma häufig etwas verdickt erscheint. Die nervöse Substanz (Achsenzylinder) ist fibrillär. In den stärkeren Stämmen treten vereinzelte ellipsoide Ganglienzellen auf, namentlich an Gabelungsstellen (List, Targioni-Tozzetti u. a.). Die Fibrillen der Konnektive von *Bombyx mori* L., welche durch das Neurilemma zusammengehalten werden, sind nicht alle von gleicher Stärke; vielmehr enthält jedes Konnektiv zwei sehr dicke Fibrillen, welche durch die Ganglien hindurch verfolgt werden können, ohne ihre Richtung und ihren Durchmesser merklich zu verändern. Außer diesen sind einige andere Fibrillen von nur wenig schwächerem Durchmesser in jedem Konnektiv nachweisbar und eine sehr große Anzahl äußerst feiner Fibrillen, welche oft etwas gewunden verlaufen. — Die Leydig'sche Punktsubstanz, das Neuropil oder Mark, ist die Masse der Neurofibrillen in den Zentren, hat also fibrilläre Struktur. Sie enthält außer den Fibrillengeflechten eine „Grundsubstanz“, welche aus dem teilweisen Zerfall von Neuroblastentochterzellen hervorgeht (Escherich 1902).

Die Endigung der Nerven an den Muskeln findet nach Föttinger (1880) an jeder Muskelfaser durch eine größere Anzahl nervöser Endplatten (Doyèresche Hügel) statt, welche bald höher, bald niedriger konische Gestalt haben (Fig. 62). Bei *Chrysomela coerulea* Ol. zählt man bis neun solcher Kegel auf einer Strecke von einem Millimeter Länge, bei *Passalus glaberrimus* Eschsch. 4—5 an einer 1½ mm langen Faser, bei *Hydrophilus* bis sechs an einer Muskelfaser. In den Endplatten liegt eine größere Anzahl von sphärischen oder elliptischen Kernen

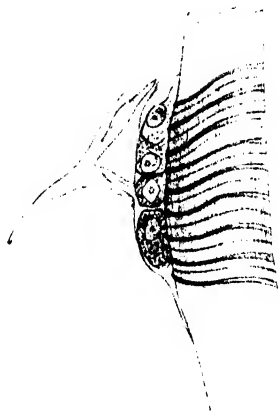


Fig. 63.
Muskelfaser von *Chrysomela coerulea* Ol., Nervenendplatte. Stark vergr.
(Foettinger 1880.)



Fig. 62.
Muskelfaser von *Chrysomela coerulea* Ol. mit Nervenendigungen (a, b, c, d, e). Die Strecke zwischen a und e beträgt 0,56 mm. (Foettinger 1880.)

(Fig. 63). Die Doyèreschen Hügel liegen der Oberfläche der Muskelfaser auf und sind an ihrer freien Fläche von einer zarten strukturlosen durchsichtigen Membran bekleidet, welche sich einerseits in das Sarcolemma, andererseits in das Neurilemma fortsetzt. Meist liegen die Terminalplatten alle auf derselben Seite der Muskelfaser, bisweilen aber

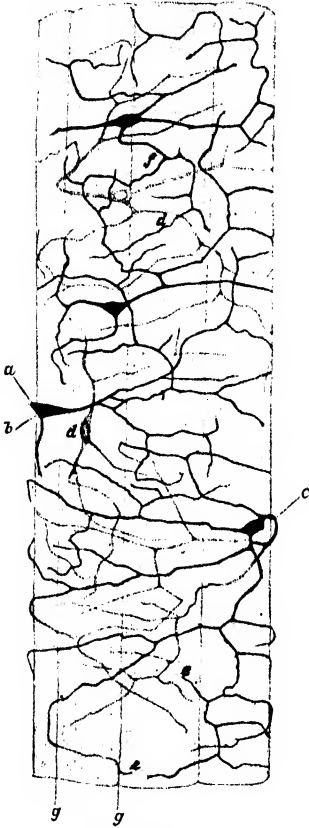


Fig. 64.

Flugmuskelbündel von *Calliphora vomitoria* L. Vergr. (Cajal 1890.)

a Plasma, b Kern einer multipolaren Ganglienzelle. c Nervenzelle, welche einen Ausläufer auf die abgewandte Seite des Muskelbündels entsendet. d auf der abgewandten Seite gelegene Nervenzellen. e Endzweige der Ausläufer. f Anastomose zwischen 2 Nervenzellen. g Protoplasmatische Scheidewände des Bündels, in welche mehrere Nervenverzweigungen eindringen.

sind sie derart über deren ganze Oberfläche verstreut, daß sie an jeder Stelle getroffen werden können. In manchen Fällen findet man zwei Endplatten einander gegenüberliegend, in anderen Fällen berühren sie einander seitlich und scheinen dann nur eine Platte zu bilden. Die zu zwei nahe benachbarten Platten gehörenden Nerven vereinigen sich oft miteinander zu einem einzigen Strang. Die Muskelkontraktion beginnt immer im Bereich der Terminalscheiben (Arndt, Föttinger), und zwar unmittelbar unter ihnen. Die Terminalscheiben und die ihnen nächstliegende Muskelpartie wird reichlich von Tracheen umspannen.

Die Zellen der Nervenendplatte bestehen aus einer granulösen Substanz und enthalten große Kerne; sie sind bald deutlich voneinander gesondert, bald eng aneinander apponiert. Die Fibrillen, welche aus dem Nerv in die Endplatte eintreten, setzen sich bis zu den Zwischenscheiben der Muskeln fort (Engelmann 1875, Föttinger 1880), an welche herantretend sie einen direkten Zusammenhang zwischen Muskel und Nerv vermitteln. Ein Nervennetz im Innern der Muskelfaser existiert nicht. Nach Arndt (1873) gibt es bei den Insekten noch eine zweite Art der Nervenendigung, welche ohne Vermittlung der Doyèreschen Hügel an der Oberfläche der Muskelfaser erfolgt. Er betrachtet sie mit Greef als sensible, welche wenigstens z. T. das Muskelgefühl vermitteln und über den Kontraktionszustand des einzelnen Bündels nach einem Zentrum hin berichten.

Auch an den Flugmuskeln finden sich nach Ciaccio (1888) Terminalhügel; doch konnte Cajal (1890) die Doyèreschen Hügel an diesen weder nach Anwendung der Gold-, noch der Osmiumsäure-Methode nachweisen, sondern fand bei *Hydrophilus*, *Musca domestica* L., *Vespa*, *Calliphora vomitoria* L. u. a. einen Nervenplexus, welcher sich über die ganze Länge des Muskelbündels ausbreitet. Die Knotenpunkte dieses Plexus werden von multipolaren Ganglienzellen gebildet (Fig. 64); die von ihnen ausgehenden Fasern teilen sich in lange zarte sekundäre Zweige, welche

die Muskeln eng umspinnen und frei endigen (Monti und Benedicenti fanden dieses Nervennetz ebenfalls). Nicht selten bemerkt man Anastomosen zwischen den Zweigen derselben oder benachbarter Nervenzellen. — Außer diesem Plexus sind Nervenfasern vorhanden, welche, zentralen Ursprungs, ihre Zweige mit denen der perifasciculären Zellen mischen.

An den Muskeln der Imago von *Bombyx mori* L. fand Benedicenti (1895) im Gegensatz zu der Larve, bei welcher die Doyèreschen Hügel entwickelt sind, eine Aufteilung der Nervenfasern in Elementarfibrillen, welche an einer besonderen Erweiterung endigen, neben welcher stark färbare, den Muskelkernen ähnliche Kerne liegen. Diese Endigungen gleichen nach Benedicenti den von Rossi für die Muskeln des Zirporgans der Cicade beschriebenen.

Nervenendigung an den Spinndrüsen. Zwischen der Pleura der Spinndrüse und der Drüsenzellenlage befindet sich ein (namentlich bei jungen Tieren deutliches) Nervengeflecht, von welchem feinste, dichotomisch geteilte Fäden zwischen die Seidendrüsen eindringen, ohne bis zu ihrer Endigung verfolgt werden zu können. Bei manchen Trichopteren (*Hydrotilla*, *Philopotamus*, *Plectrocnemis*, *Dasystomus* u. a.) treten die Nervengeflechte inselartig zerstreut auf; mit Nervengeflechten ausgestattete Stellen sind von Zellen umgeben, welche der Nervengeflechte zu entbehren scheinen (Joseph 1880).

Nervenendigung an den Speicheldrüsen: Die Speicheldrüsen der Küchenschabe (*Stylopyga orientalis* L.) werden von drei verschiedenen Centren aus mit Nerven versorgt: 1. vom hinteren Eingeweideganglienpaar (das unter dem Ösophagus gelegene spitze Ende des ganzen Drüsenapparates), 2. von zahlreichen, dem Nervus recurrens entspringenden Nerven, welche ein reiches Netzwerk über den Drüsenläppchen bilden derart, daß jeder Acinus wenigstens einen Nerv erhält; 3. von einem Nervenstamm, welcher seitlich nach außen und oben von dem Konnektiv zum Prothorakalganglion aus dem unteren Schlundganglion austritt und, bald darauf an die Ausführungsgänge und Reservoirs der Speicheldrüsen herantretend, diese bis zu dem erweiterten Anfang des Reservoirs begleitet. Kurz vorher teilt sich dieser Nerv in mehrere Zweige, deren einer die rechts vom Reservoir gelegene Drüsengruppe, ein zweiter den links davon gelegenen Drüsenkomplex, ein dritter den Suspensorialmuskel der Drüse innerviert. — Bei dem Eintritt des Nerven in die Drüse geht das Neurilemma kontinuierlich in die „Tunica propria“ des Acinus über, während sich die Neurofibrillen direkt in die streifige Zone der Zellen fortsetzen, jedoch so, daß sie da aufhören, wo das Drüsenplasma beginnt. Eigentliche Endorgane der Nerven fehlen also (Hofer 1887, Kupffer 1875).

Nervenendigung in der Haut: Holmgren (1896) findet in Übereinstimmung mit Rina Monti, daß die größeren Hautnerven arborescent, die mehr peripheren dagegen dichotomisch verzweigt seien. Die Zweige enden in bipolaren Sinnesnervenzellen, welche als in die Tiefe gerückte, umgewandelte Epidermzellen anzusehen sind, deren terminaler, stets unverzweigter Fortsatz entweder lang ausgezogen in einem Haar endet, oder kurz bleibend zwischen den Epidermzellen bis zur inneren Grenze der Cuticula emporsteigt. In der Regel gehört nur eine Sinnesnervenzelle zu einem Haar, doch findet man auch mehrere, wenigstens zwei; die Sinnesnervenzellen stehen dann aber immer mit gesonderten Nervenzweigen in Verbindung. Eine

gangliöse Gruppierung fehlt (im Gegensatz zu den Crustaceen), wenigstens bei den Raupen, ganz.

Nach Holmgren und Hilton (1902) sind bei den Raupen alle Haargebilde des gesamten Körpers mit Sinnesnervenzellen ausgestattet und vermitteln daher eine Sinnesperzeption.

Die von Rina Monti in der Insektenhaut nachgewiesenen multipolaren Nervenzellen fand auch Holmgren und konstatierte, daß sich ihre Ausläufer sehr lang ausziehen können, sich stets verzweigen und sich mit den Ausläufern anderer ähnlicher Zellen oder mit terminalen Nervenzweigen plexiform vereinigen (vgl. auch Hilton 1902). Die multipolaren Zellen betrachtet Holmgren als vielleicht sympathischer Natur (vgl. hierzu das Kapitel über Hautsinnesorgane).

Neuropleura: Die Neuropleura (Neurilemma) umhüllt das ganze Nervensystem in seinen zentralen und peripherischen Teilen. Bei der

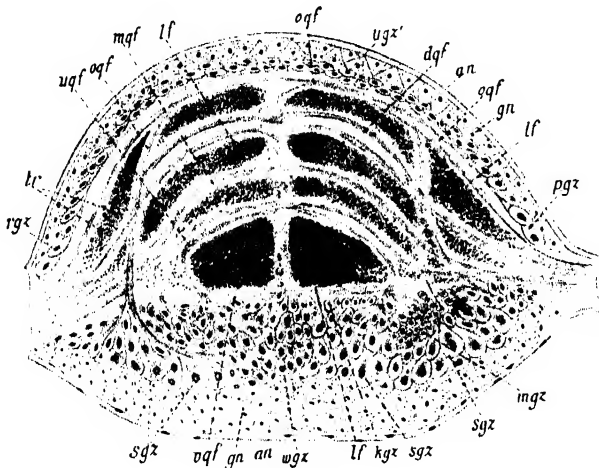


Fig. 65.

Querschnitt durch die Mitte des 3. Bauchmarksganglions der Larve von *Oryctes nasicornis* L. (Vergr. ca. 80:1 lin.) (Michels 1880.)

an äußeres Neurilemm. gn granulärzelliges Neurilemm. sgz, pgz große Ganglienzellen. wgz, ugz, rgz mittelgroße Ganglienzellen. kgz, mgz kleine Ganglienzellen. lf Längsfasern. vgf, ugf, mgf, dqf, ogf Querschnitzzüge. tr Tracheen.

Raupe von *Ache-ronia* stellt sie sich als ein dicht verzweigtes Netz von Binde-Substanz mit runden ovalen und sternförmigen Zellen dar, welches durch verzweigte, mittels ihrer Ausläufer mit einander verbundene Zellen gebildet wird. — An dem Bauchmark der Larve von *Oryctes nasicornis* L. unterscheidet Michels (1880) zweipleurale Schichten als äußeres Neurilemma (Perineurium) und als innere granulär-zellige Nervenscheide (Fig. 65).

Das äußere Neurilemm ist eine schwach gestreifte Zellschicht mit länglichen Kernen. Das innere Neurilemm besteht aus Kernen und ist an der dorsalen Seite nur äußerst schwach, lateral etwas stärker und an der ventralen Fläche am kräftigsten entwickelt, wo es sich median firstartig in die tiefer gelegenen Ganglienzellen einkeilt. Auch die in das Ganglion eintretenden Tracheen werden von Zellen dieser pleuralen Schicht begleitet. — Feyer (1910¹⁾) fand bei *Agelastica alni* L. eine kernlose homogene Neurallamelle als Produkt des Perineuriums, welches hier den nervösen Elementen direkt anliegt. Die zwischen den Ganglienzellen gelegenen bindegewebigen Elemente entsprechen vielleicht dem inneren, granulär zelligen Neurilemm von *Oryctes nasicornis* L.

¹⁾ Manuskript.

XIII. Bau des Nervensystems bei verschiedenen Ordnungen.

Hymenoptera: Bei den Hymenopteren finden wir außer den beiden Kopfganglien 2 bis 3 thorakale Ganglienmassen und 2 bis 7 abdominale Knoten, welche sämtlich durch doppelte Konnektive verbunden sind. Das Cerebralganglion ist stark entwickelt. In der Regel treten 3 thorakale Ganglien bei Larven und Imagines auf. Wo nur 2 thorakale Knoten vorhanden sind, ist der zweite aus dem meso- und metathorakalen Ganglienpaar hervorgegangen und in seine Bildung sind noch abdominale Ganglien mit einbezogen. Bei den Apiden und Vespiden besteht diese Ganglienmasse aus 4 primären Doppelknoten (2 thorakale, 2 abdominale). Der einfachste Typus der abdominalen Nervenketten wird durch die Tenthrediniden repräsentiert, welche 7 Bauchganglien besitzen. Wo Verschmelzungen der abdominalen Ganglien eintreten, ist nicht immer der letzte Knoten ein Verschmelzungsprodukt, sondern er ist in vielen Fällen einfach, während der vorletzte zusammengesetzt erscheint. Das trifft z. B. für die Arbeiter von *Apis mellifica* L., für das Weibchen von *Mutilla europaea* L. u. a. zu, bei welchen der vorletzte Knoten das Verschmelzungsprodukt zweier primärer Doppelknoten darstellt. — Wie die Tenthrediniden 7, so besitzen die Ichneumoniden 6 einfache Ganglienpaare. Wenn nur 4 abdominale Knoten vorhanden sind, so ist der letzte aus 3 primären Doppelknoten zusammengesetzt (*Panurgus*, *Sphecodes*, *Megachile* ♂, *Formica*) oder der letzte ist einfach und der vorletzte besteht aus 3 Doppelknoten (*Mutilla rufipes* Fabr. ♀). Von den 3 Bauchknoten von *Crabro*, *Eucera* u. a. sind der erste und zweite einfach, der letzte setzt sich aus 4 primären Doppelknoten zusammen. — Interessant ist das verschiedene Verhalten der Geschlechter bei manchen Hymenopterenarten (*Apis mellifica* L., Arbeiter: 5 abdominale Knoten, ♂ und ♀ nur 4. — *Bombus*, Arbeiter und ♀ 6, ♂ nur 5. — *Megachile*, ♂: 4, ♀: 5. — *Vespa*, Arbeiter: 5, ♂ und ♀: 6).

Das sympathische Nervensystem ist bei allen Hymenopteren entwickelt und besteht aus dem Ganglion frontale, zwei Paaren hinterer Pharyngealganglien, deren erstes die Aorta, deren zweites die Kopftracheen innervieren soll (?). Nach Brandt (1879) besteht der Bauchabschnitt des sympathischen Nervensystems bei allen Hymenopteren aus medianen gestielten Knötchen, welche zwischen den Konnektiven der Bauchganglien am vorderen Rande eines jeden Bauchknotens liegen, und aus seitlichen sympathischen Ganglien, die den Bauchnerven dicht bei ihrem Ursprunge aus dem Bauchknoten anliegen, wie es auch Leydig schon (1864) beschrieben hat. Außerdem hat Brandt bei den Hymenopteren auch einen besonderen Brustabschnitt des sympathischen Nervensystems beobachtet; er fand bei den Apiden und Vespiden ein medianes gestieltes Nervonknötchen dicht in der Mitte des zweiten Brustknotens; bei *Bombus* gehen von diesem Knötchen zwei Paare von Nerven ab, die zu je einem sympathischen Knötchen führen. Das eine dieser mit sympathischen Nervonknötchen versehenen Nervenpaare verzweigt sich in der Mittelbrust, und das andere entsendet Nerven zum Bauchstiel und zur Basis des Abdomens. Auch ein Ganglion ventriculare und den Nervus recurrens fand Brandt bei allen von ihm untersuchten Hymenopteren (Fig. 66, 67, 68).

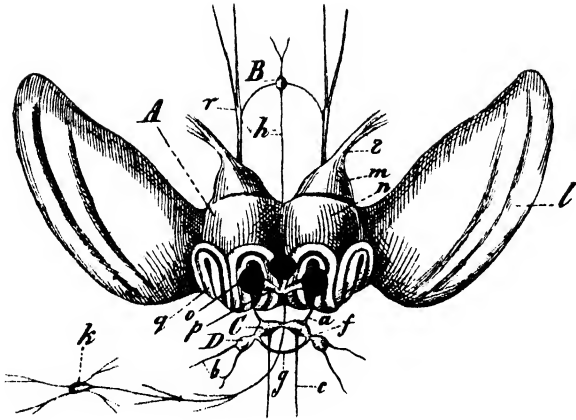


Fig. 66.

Das obere Schlundganglion mit den pharyngealen Ganglien von *Bombus terrestris* L. ♀, von oben gesehen. Vergr. (Brandt 1879.)

A Gehirn. B Ganglion frontale mit Nervus recurrens (h). k Ganglion ventriculare. C Ganglia pharyngealia anteriora. c Nerven zur Aorta und zum Herzen. a Connective der Ganglion C zum Schlundring. D Ganglia pharyngealia posteriora, b deren Nerven (zu Tracheen), f ihre Connective und g ihre Commissuren. l Lobi optici. m Lobi olfactorii. n Hemisphären, o Ocellen. p Ocellarnerven. s Antennennerv.

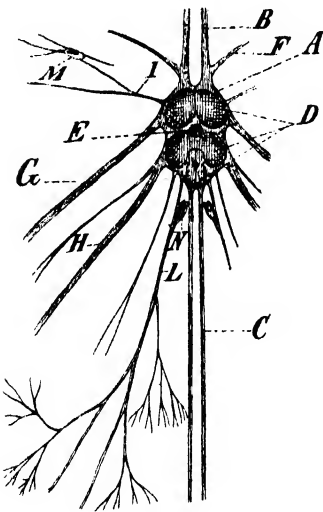


Fig. 67.

Zweiter Ganglienknoten des Thorax von *Bombus terrestris* L. ♀ von der Dorsalseite gesehen. (Brandt 1879.)

a zweites Thoraxganglion. B Connective. C Connective zur abdominalen Bauchkette. D innere oder fibrilläre Substanz. E Nerv des Vorderflügels. F mediana sympathisches Ganglion. G Nerven zum zweiten Beinpaar. H Nerven zum dritten Beinpaar. I Nerven für den Mesothorax. M vorderes seitliches sympathisches Ganglion. L Nerven für das erste Abdominalsegment. N hintere seitliche sympathische Ganglien.

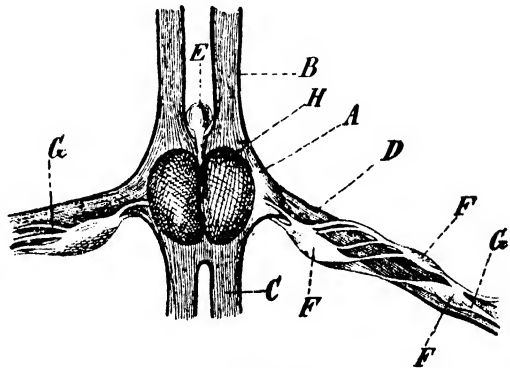


Fig. 68.

Drittes Abdominalganglion von *Bombus terrestris* L. ♀ mit den ihm anliegenden sympathischen Ganglien. (Brandt 1879.)

A Bauchganglion. B vordere Connective. C hintere Connective. D Nerv des dritten Abdominalganglions. E medianes sympathisches Ganglion. F seitliche sympathische Ganglien. G sympathische Fasern. H fibrilläre Substanz.

eine sekundäre konzentriertere Form vor uns haben, als sie in dem primären Typus gegeben ist. Die Larven der Pteromalinen bilden mit ihrer stark konzentrierten Bauchkette eine Ausnahme; ihr ganzes Nervensystem besteht wie bei den Muscidenlarven aus dem Cerebralganglion und einer großen thorakalen Nervenmasse (Ganin, 1869).

Bei den Hymenopterenlarven sind außer den beiden typischen Kopf- und 3 thorakalen Ganglienpaaren acht einfache abdominale Doppelknoten entwickelt. Die eben aus dem Ei geschlüpften Larven lassen jedoch Spuren von 3 Knotenpaaren am unteren Schlundganglion und am letzten abdominalen Ganglion erkennen, so daß wir auch bei den Larven schon, wenngleich ihr Nervensystem primitiver gestaltet ist als das der Imagines,

Coleoptera. Brandt (1879) hat das Nervensystem von 235 Käferlarven untersucht und dessen Metamorphose an 12 verschiedenen Arten studiert; seinen Mitteilungen entnehmen wir folgende Daten.

Im Kopf sind in der Regel beide Ganglien vorhanden, selten nur eins (Cerebralganglion); im Thorax findet man 3—1, im Abdomen 8—0. Die Konnektive sind durchweg paarig. Wo im Kopf nur das Cerebralganglion liegt, ist das untere Schlundganglion in den Thorax gerückt (*Phyllopertha*) oder (*Rhizotrogus solstitialis* L.) es fehlt scheinbar ganz, ist jedoch in Wirklichkeit mit der thorakalen Ganglienmasse verschmolzen. Wo nur eine im Thorax gelegene, aus 4—5 Doppelknoten verschmolzene Ganglienmasse die ganze Bauchkette repräsentiert (*Rhizotrogus*, *Serica brunnea* L., *Bostrichus stenographus* Duft.), entspringen aus ihr die Nerven für den Thorax und seine Anhänge sowie für das Abdomen, für letzteres aus dem hinteren Ganglion, welches das in den Thorax gerückte abdominale Nervenzentrum repräsentiert. Wenn zwei thorakale Ganglien vorhanden sind, ist das erste stets kleiner und innerviert nur den Prothorax mit seinen Anhängen; das zweite enthält dagegen 3 bis 4 verschmolzene Doppelknoten (2 thorakale, 1 bis 2 abdominale). Wo 3 thorakale Ganglien gefunden werden, sind die beiden ersten einfache Paare, während das dritte 2 oder 3 primären Doppelknoten entspricht. Nur wenn keine Ganglien im Abdomen liegen (*Geotrupes*, *Ateuchus*, *Aphodius*) ist der letzte thorakale Knoten mit einem verschieden langen, gangliösen Fortsatz ausgestattet, welcher das Zentrum für fast das gesamte abdominale Innervationsgebiet repräsentiert; doch erhält dieses auch Nerven aus dem dritten Thorakalganglion, welches sich somit selbst schon als Verschmelzungsprodukt aus dem dritten thorakalen mit x abdominalen Ganglien erweist. — In seltenen Fällen ist nur eine einzige gesonderte abdominale Ganglienmasse vorhanden (*Gyrinus*), und ebenso selten finden sich 8 Ganglienknöten im Hinterleib (*Dictyopterus sanguineus* L.). Gestalt und Zusammensetzung der abdominalen Ganglienketten sind übrigens sehr verschieden; sie enthält bei *Coccinella 5 punctata* Fabr. ♀ 6 verschmolzene Ganglienknötenpaare, bei *Gyrinus* nur ein Paar. Wenn 2 bis 7 Bauchknöten gezählt werden, so ist nur der letzte aus mehr als einem Ganglienpaar zusammengesetzt und stellt das Verschmelzungsprodukt von um so mehr abdominalen Doppelknöten dar, je weniger Knöten das Abdomen sekundär enthält. Die vor dem terminalen gelegenen Ganglienpaare sind stets einfach, entsprechen also je einem primären Doppelknöten. Daraus ergibt sich, daß die Verschmelzung der Ganglienpaare hier stets von hinten nach vorn vorschreitet. Nur wenn acht einzelne Paare im Abdomen entwickelt sind, ist auch der letzte Knöten einfach.

Die Anzahl der Nervenknöten des Abdomens ist nicht nur nach der Art verschieden, sondern kann auch vom Geschlecht abhängen; so hat das ♂ von *Dictyopterus sanguineus* L. 8, das ♀ nur 7 Knöten. — 7 Ganglien finden sich bei *Elatér*, *Telephorus*; 6 bei *Platycerus*, *Byrrhus*, *Tenebrio*, *Cicindela*; 5 bei *Mordella*, *Cephalothés*, *Creophilus*, *Silpha*, *Necrophorus*; 4 bei *Ancylotúra*, *Donacia*, *Leptúra*, *Lytta*, *Melö*, *Callidium*; 3 bei *Agrilus*, *Cassida*; 2 bei den Curculioniden, *Adimonia*, *Chrysomela*, *Coccinella 7-punctata* L. ♂ und ♀.

Während die abdominalen Ganglienpaare in der Regel nur einen, manchmal auch zwei Nerven an jedes Segment abgeben, entsendet der letzte Knöten, abhängig von seiner Zusammensetzung aus 2—x pri-

mären Paaren, eine größere oder geringere Anzahl von Nerven an die letzten Segmente und stets auch an den Enddarm und die Genitalorgane.

Am Nervensystem der Larven unterscheidet Brandt (1879) zwei Hauptformen: bei der primitiveren sind 2 c(ephale), 3 th(orakale), 6 bis 8 a(bdominale) Ganglienpaare zu unterscheiden, die entweder fast die ganze Länge der Bauchwand einnehmen (z. B. *Saperda*) oder nur bis etwa zur Mitte des Abdomens reichen (z. B. *Coccinella*); vgl. Fig. 69. Alle Ganglienpaare sind einfach (mit Ausschluß des letzten) und durch paarige Konnektive verbunden. — Bei der zweiten (sekundären) Hauptform schließt sich den Cerebralkonnektiven unmittelbar

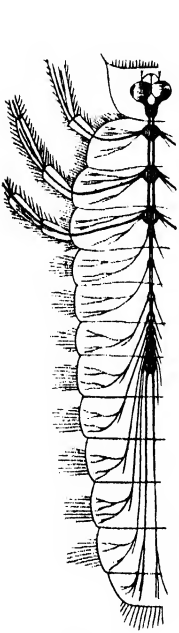


Fig. 69.

Nervensystem der Larve von *Coccinella 7-punctata* L. (Brandt 1879.)

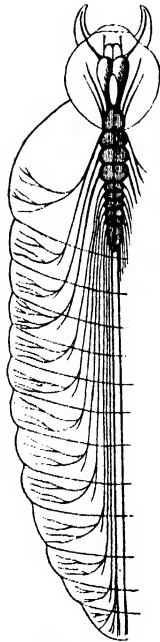


Fig. 70.

Nervensystem der Larve von *Melolontha vulgaris* Fabr. (Brandt 1879.)

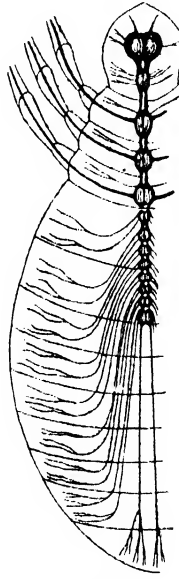


Fig. 71.

Nervensystem von *Pulex irritans* L. ♂. (Brandt 1879.)

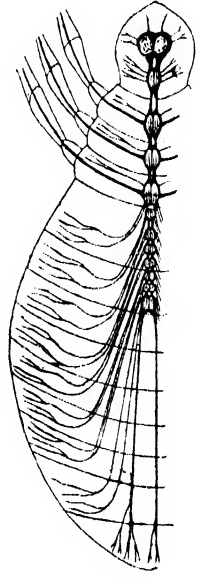


Fig. 72.

Nervensystem von *Pulex irritans* L. ♀. (Brandt 1879.)

eine rosenkranzförmige thorakale Ganglienneisse an, welche das Verschmelzungsprodukt der thorakalen mit den abdominalen Ganglien einerseits und dem unteren Schlundganglion andererseits ist (*Cetonia aurata* L., *Melolontha vulgaris* Fabr. u. a., vgl. Fig. 70). Das Ganglion frontale und 1 bis 2 Paare hinterer Pharyngealganglien sind bei den Larven wie bei den Imagines entwickelt (Brandt).

Siphonaptera. Die Weibchen der Flöhe (*Pulex irritans* L., *canis* Curt., *felis* Bouché) besitzen 2 c., 3 th., 7 a. Ganglienknoten, während die Männchen 8 abdominale besitzen. Die ganze Nervenketten liegt nur im Thorax und in den beiden ersten Abdominalsegmenten. Die Konnektive sind durchweg doppelt (Fig. 71 und 72). — (Brandt 1879.)

Diptera. Die Zweiflügler weisen folgende Formen des Nervensystems auf: 2 c., 1 th., 0 a.: Muscidae calyptratae, Oestridae, Pupipara.

— 2 c., 1 th., 1—6 a.: Syrphidae, Stratiomyidae, Tabanidae. — 2 c., 2 th., 0 a.: Dolichopodidae, Phoridae. — 2 c., 2 th., mehrere a.: Therevidae, Xylophagidae, Bibionidae. — 2 c., 3 th., 5—8 a.: Culicidae, Tipulidae, Culiciformes, Fungicolae (Brandt).

Bei den Larven der Oestriden hat nicht nur eine Konzentration des Bauchstranges zu einer einzigen Bauchmarkmasse stattgefunden, sondern es wird durch das Fehlen eines eigentlichen Schlundringes, durch das Auftreten eigentümlicher Ganglien, die bald aus der Markmasse unmittelbar hervorgehen, bald in das peripherische Nervensystem eingeschaltet sind, der primäre Typus des Insektennervensystems derart entstellt, daß die Homologisierung auf Schwierigkeiten stößt. Bei den *Hypoderma*-Larven zeichnen sich die Ganglien durch besondere Plumpheit und Mächtigkeit vor denen anderer Larven aus. Das Nervensystem erreicht hier einen sehr hohen Grad der Komplikation. Die Nebenganglien und die das Zentralnervensystem umlagernden Trachealganglien erschweren das Verständnis der Bauverhältnisse sehr. Wir verweisen hier auf die Arbeiten von Schröder, van der Kolk (1845) und Scheiber (1860).

Die Larven der Leptiden haben außer den beiden Schlundganglien 3 thorakale und 8 abdominale Ganglienknotten. Alle Ganglien sind wie bei den Imagines durch zwei gesonderte Konnektive verbunden, eine Eigentümlichkeit dieser Dipterenfamilie gegenüber den Repräsentanten anderer Familien, bei welchen die Konnektive immer einfach sind. Hinsichtlich der Anzahl der Nervenknotten stimmen die Larven der Bibioniden, Thereviden und Xylophagiden mit den Leptiden überein; doch liegen das erste und zweite th. G. einander viel näher, als das zweite dem dritten. Die Imagines der genannten drei Familien besitzen nur 2 th. G., und der erste Brustknotten ist nicht einfach, wie sonst in der Regel bei den Insekten, sondern das Verschmelzungsprodukt der schon bei den Larven einander genäherten beiden vorderen Ganglien. Auch die Larven der Asiliden besitzen 3 th. und 8 a. Ganglienpaare wie die der Dolichopodiden, deren Imagines mit Einschluß der beiden cephalen Ganglien nur vier Nervenknotten haben. Das vordere th. G. entspricht dem Verschmelzungsprodukt der beiden ersten Brustganglien der Larve, das zweite dem der drei Thoraxganglien mit sämtlichen abdominalen Ganglien der Larve. — Bei der Gattung *Rhyphus* sind nur 7 a. G. entwickelt, da das 7. mit dem 8. verschmolzen ist. — Bei den Limnobiiden-Larven (*Tipula*, *Epiphragma*, *Pedicia*) sind 2 c., 3 th., 8 a. G. vorhanden. Die thorakalen Knotten sind fast bis zur Berührung einander genähert, und auch das untere Schlundganglion und Prothorakalganglion liegen nahe beieinander. — Die Tabanidenlarven haben nur 7 Knotten: 1 c., (das untere Schlundganglion fehlt), 1 th., 5 a.; die beiden letzten Abdominalganglien sind einander sehr genähert, das letzte ist durch Verschmelzung zweier Knotten entstanden (Brandt 1882).

Lepidoptera. Bei den Lepidopteren sind die beiden cephalen, 2—3 thorakale und 4 abdominale Nervenknotten entwickelt. Nur *Hepialus (humuli)* L. besitzt 5 abdominale Ganglien (Brandt 1879), *Cidaria bilineata* L. nur 3 (Burger 1876). Die verbindenden Konnektive sind in der Regel einfach, d. h. sie bestehen zwar aus zwei Strängen, die jedoch, von einer gemeinsamen Hülle umgeben, so eng beieinander liegen, daß sie als einfacher Strang erscheinen; nur im Thorax bleiben sie doppelt. Das obere und untere Schlundganglion sind sehr nahe aneinander gerückt, und letzteres wird vom Cerebralganglion vollständig bedeckt.

Bei den meisten Lepidopteren sind nur zwei Brustknoten vorhanden, bei den übrigen die primitiven drei Doppelknoten (*Zygaena*, *Sesia*, *Cossus*, *Hepialus*, *Fidonia atomaria* L., *Tinea pellionella* L.). Der Übergang wird durch solche Formen vermittelt, bei welchen der zweite Brustknoten doppelt erscheint, d. h. eine vordere und eine hintere durch eine Einschnürung gesonderte Hälfte erkennen läßt (*Orgyia antiqua* L., *Notodonta camelina* L., *Cleophana linariae* F., *Idaea dealbaria* L., *Cabera orbicularia* Hb.). — Das erste thorakale Ganglion ist stets einfach. Wo nur zwei Brustknoten vorhanden sind, ist der zweite viel größer und kompliziert gestaltet, weil er das Verschmelzungsprodukt von vier primären Doppelknoten darstellt (des meso- und metathorakalen und 1. und 2. abdominalen). Wo drei thorakale Knoten vorhanden sind, sind der erste und zweite einfach, während der dritte mit dem ersten und zweiten abdominalen Knoten verschmolzen ist; nur bei *Hepialus (humuli* L.) enthält der dritte thorakale Knoten zwei primäre Ganglienpaare (metathorakales und erstes abdominales G.), daher hier noch 5 a. Ganglien gesondert bleiben. Bei den Arten, welche drei Brustknoten besitzen, sind die beiden letzten entweder sehr nahe aneinander gerückt (*Phalera bucephala* L., *Cossus cossus* L.), oder weit voneinander entfernt (*Sesia*, *Hepialus*). Von den abdominalen Knoten ist nur der letzte aus der Verschmelzung zweier primärer Doppelknoten hervorgegangen; er entsendet Nerven an die beiden letzten Segmente, die Geschlechtsorgane und das Rectum. Das terminale Ganglion der Männchen ist immer etwas kleiner und abgerundeter als das der Weibchen.

Bei den Raupen sind 2 c., 3 th., 7 a. Ganglienpaare vorhanden. Das letzte besteht aus zwei primären Doppelknoten, alle übrigen sind einfach. Eine Ausnahme macht *Cossus ligniperda* F., deren Raupe nur zwei thorakale, dafür aber acht abdominale Knoten besitzt, welche sämtlich primären Doppelknoten entsprechen. Das vordere thorakale Ganglion ist mit dem unteren Schlundganglion verschmolzen, während bei der Imago beide getrennt bleiben (Brandt 1879).

Rhynchota. Das Nervensystem der Rhynchoten untersuchte ebenfalls Brandt (1878) an 70 verschiedenen Arten. Es erscheint bei den Angehörigen dieser Ordnung auffallend stark konzentriert; gesonderte abdominale Ganglien fehlen ganz und auch die gesamte übrige ventrale Bauchkette kann stark reduziert sein, wobei das untere Schlundganglion als besonderer Knoten fehlen kann (*Hydrometra*). Das thorakale Nervensystem ist stets vorhanden und liegt im vorderen Brustabschnitt, zeigt indessen in seiner Zusammensetzung mannigfache Verschiedenheiten. In der Regel enthält es zwei Ganglien (z. B. *Acanthia*, *Nepa*) oder in seltenen Fällen nur eins (*Hydrometra*). Das Gehirn ist immer wohl entwickelt. Der untere Schlundknoten hat, wo er als gesonderte Nervenmasse auftritt, entweder nur ein Ganglienpaar (*Pentatoma*) oder deren zwei (*Acanthia*), indem das G. infraoesophageum mit dem G. prothoracale verschmilzt. In manchen Fällen ist die Verschmelzung dieser beiden Ganglien so innig, daß sie als solche nicht ohne weiteres zu erkennen ist (*Nepa cinerea* L.); bei anderen Arten ist die mediane Querfurche noch deutlich erhalten (*Acanthia*, *Notonecta*). Wo nur eine thorakale Ganglienmasse vorhanden ist, stellt sie entweder das Verschmelzungsprodukt aller thorakalen und abdominalen Ganglienknotten mit Einschluß des unteren Schlundganglions dar (*Hydrometra*), oder der untere Schlundknoten bleibt für sich bestehen, während alle übrigen Ganglien miteinander verschmelzen (*Pentatoma*). Bei anderen Spezies

ist die hintere Ganglienmasse aus der Verschmelzung des zweiten und dritten thorakalen mit allen abdominalen Knoten entstanden (*Acanthia*, *Nepa*). Bei *Hydrometra* besteht die ganze thorakale Ganglienmasse aus fünf verschmolzenen Doppelknoten, von denen der letzte kleine den verkümmerten abdominalen Abschnitt der Ganglienkette repräsentiert. Die hintere thorakale Nervenmasse von *Acanthia* ist aus drei Doppelknoten hervorgegangen (2. u. 3. th. und Rest der abd. G.), während die Ganglienmasse von *Pentatoma* das 1.—3. th. und den abdominalen Rest enthält. *Lygaeus* hat eingesondertes prothorakales Ganglienpaar und eine aus dem zweiten und dritten thorakalen Ganglion und dem Rest der abdominalen Kette hervorgegangene Nervenmasse. — Bei *Orthezia* ist das untere Schlundganglion mit der übrigen Nervenmasse zu einer oblongen, vorn und hinten verjüngten Masse verschmolzen, von deren Ende ein starker und langer Nerv ausgeht (Fig. 73).

Die Pediculiden und Mallophagen haben drei ohne vermittelnde Konnektive dicht beieinander liegende Ganglienpaare, von denen das erste dem prothorakalen, das zweite dem mesothorakalen und das dritte dem metathorakalen + abdominalen entspricht. Eine besondere abdominale Bauchkette fehlt wie bei den Rhynchoten. Das gesonderte untere Schlundganglion ist sehr klein.

Physopoden. Das Nervensystem der Physopoden ist durch die sehr starke Entwicklung des Gehirns und durch die Konzentration der Bauchkette ausgezeichnet. Das Gehirn liegt mit seinen hinteren Lappen im Prothorax, welcher auch das ganze untere Schlundganglion beherbergt; da dieses außer den Mundextremitäten auch das erste Beinpaar innerviert,

stellt es das Verschmelzungsprodukt des unteren Schlundganglions mit dem Prothorakalganglion dar. Die Meso- und Metathorakalknoten sind gesondert; das Abdomen enthält nur eine Ganglienmasse, welche als das Verschmelzungsprodukt mehrerer primärer Doppelknoten im ersten bis dritten Abdominalsegment liegt (Jordan 1888, Uzel 1895).

Ephemeriden. Das Nervensystem der Ephemeridenlarven zeigt einen sehr primitiven Bau. Außer dem oberen und unteren Schlund-

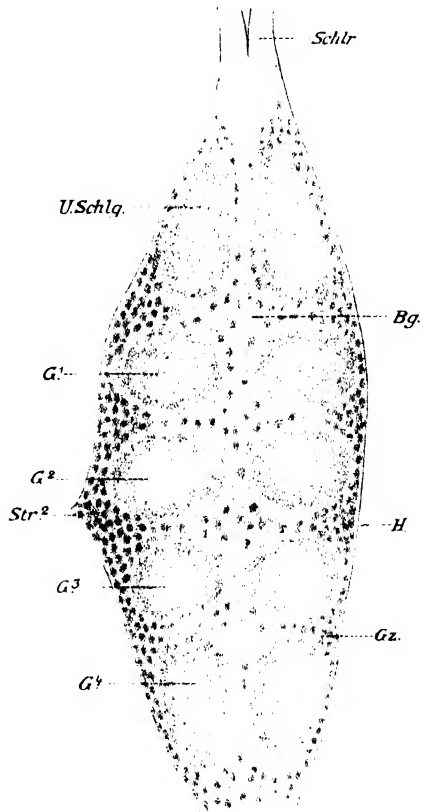


Fig. 73.

Flächenschnitt durch das Unterschlundganglion und Bauchmark von *Orthezia cataphracta* Shaw. nahe der Oberfläche gelegen. Vergr. 200 : 1. (List 1887.)

Schlr Schlundconnektive. U. Schlq Unterschlundganglion. G¹—G³ die drei thorakalen Ganglien. G⁴ Abdominalknoten. H Äußere bindegewebige Hülle (Neuropleura). Bg Bindegewebe. Gz Ganglienzellen.

ganglion sind die 3 thorakalen und 7 abdominale Doppelknoten vorhanden, welche sämtlich durch deutlich paarige Konnektive miteinander in Verbindung stehen (Fig. 74): *Tricorythus*, *Ephemera*, *Heptagenia*, *Oligoneuria*, *Ephemerella*, *Caenis*. Bei den Larven der

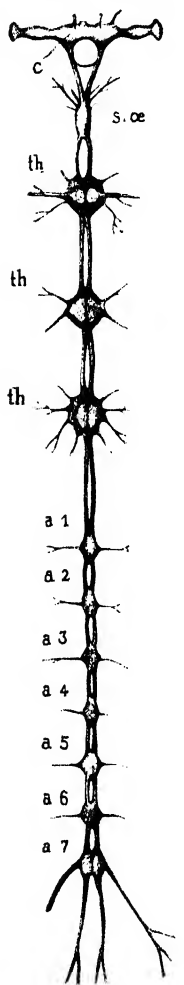


Fig. 74.

Nervensystem von *Tricorythus*, Vergr. ca. 15:1.

(Vayssière 1882.)

c Cerebralganglion. s. oe Unterschlundganglion. th die drei thorakalen Doppelknoten. a1—a7 abdominale Doppelknoten.

Gattung *Cloëon* sind nur 6 abdominale Ganglienknoten vorhanden, welche auffallend schwächer entwickelt sind als bei den erstgenannten Arten, während die thorakalen Ganglien verhältnismäßig voluminöser erscheinen. *Oniscigaster Wakefieldi* McLachl. besitzt ein etwas stärker konzentriertes Nervensystem; es sind zwar noch 6 abdominale Knoten vorhanden, diese sind indessen sehr reduziert und die beiden letzten berühren einander. Die abdominalen Konnektive sind nicht mehr doppelt, sondern zu einem Strang vereinigt. Bei der Larve und Imago von *Prosopistoma* ist das Nervensystem noch stärker konzentriert, die abdominale Bauchkette fehlt ganz als gesonderter Abschnitt

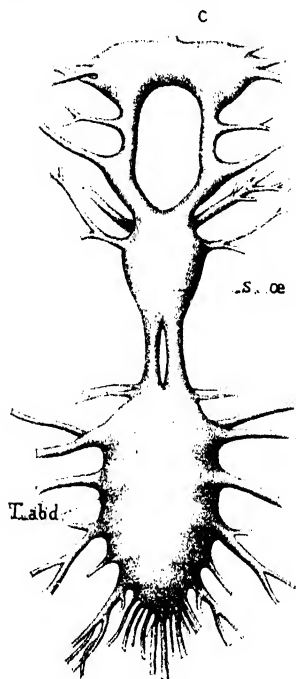


Fig. 75.

Nervensystem von *Prosopistoma punctifrons* Latr. Vergr. ca. 50:1. (Vayssière 1882.)

c Cerebralganglion. s. oe Unterschlundganglion. T. abd. Thoracoabdominale Ganglienmasse.

(Fig. 75). Die verschmolzene Ganglienmasse des Thorax und Abdomens liegt im Pro- und Mesothorax (Vayssière 1882).

Apterygogenea.

Bei den apterygoten Insekten sind oberes und unteres Schlundganglion sowie die Bauchkette wohl entwickelt. Das große Cerebralganglion ist sehr kompliziert gebaut, ähnlich wie bei den Pterygoten, und läßt deutlich das Pro-, Deutero- u. Tritocerebrum mit ihren Teilen erkennen. Aus dem Deuteroencephalon entspringt ein starker Nervenstrang für die Pseudocellen. Das untere

Schlundganglion der Protapteriden steht mit dem Prothorakalganglion durch zwei breite Konnektive in Verbindung und erscheint groß und breit; bei den Acerentomiden und Eosento-

miden setzt es sich so weit nach hinten fort, daß es mit dem prothorakalen Ganglion verschmilzt. In manchen Fällen ragen auch zwei besondere Loben des Cerebralganglions nach hinten bis in den Mesothorax vor. — Die Bauchkette der Protapteriden reicht bis zum achten Abdominalsegment, das 7. und 8. abdominale Ganglion sind miteinander

verschmolzen; bei den Eosentomiden und Acerentomiden besteht sie nur aus 6 Doppelknoten, weil in dem letzten das Verschmelzungsprodukt der drei letzten primären Doppelknoten vorliegt.

Sämtliche thorakale und abdominale Ganglien sind bei den Protapteriden doppelt und miteinander durch paarige Kommissuren und Konnektive verbunden. Bei den Acerentomiden und Eosentomiden sind zwischen den Doppelknoten aller thorakalen und der ersten und letzten abdominalen Ganglien Querverbindungen vorhanden, dagegen sind die Hälften des 2.—5. Abdominalganglions und die Hälfte der vorderen Partie des 6. ganz unabhängig voneinander.

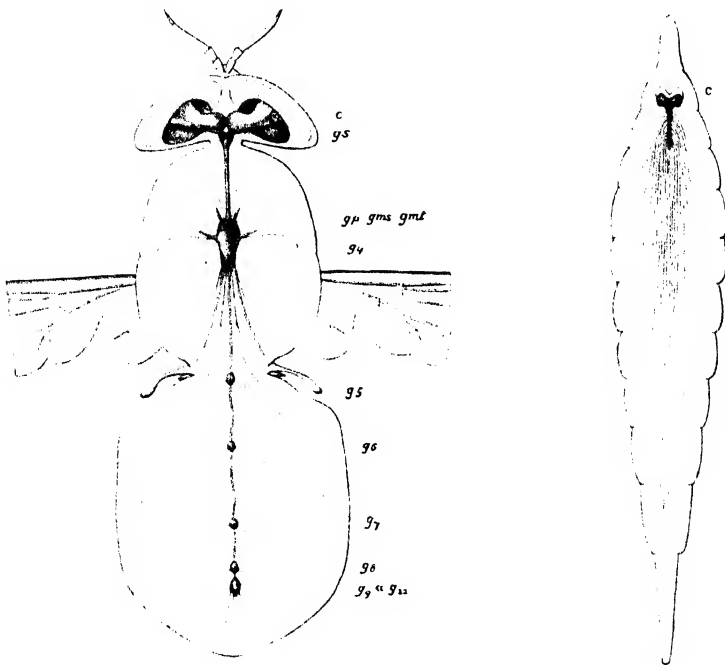


Fig. 76.

Larve und Imago (+) von *Stratiomys longicornis* Scop., vergr. (Künckel d'Herculais 1875.)

c Gehirn. gs Unterschlundganglion. gp, gms, gmt Pro-, Meso-, Metathoracalganglion. g₁—g₁₂ abdominale Ganglion.

Ein viscerales Nervensystem ist im Kopfe vorhanden, ebenso einfache Ganglienzellenansammlungen in jedem Thorakalfuß, welche den pterygoten Insekten fehlen (Berlese 1908, 1909).

Verschiedenheit des Baues des Nervensystems bei Larve und Imago.

Es wurde früher schon darauf hingewiesen, daß der Bau des Nervensystems der Larve und Imago bei den holometabolen Insekten weitgehend verschieden sein kann; da diese Unterschiede nicht nur vergleichend anatomisch, sondern auch phylogenetisch von großem Interesse sind, sollen sie hier noch kurz besonders besprochen werden.

Wo das Nervensystem der Larve dem primären Bautypus näher steht als das imaginale, entspricht es der phylogenetisch älteren Form; wo aber der umgekehrte Fall eintritt, wo sich das Nervensystem der Larve vom ursprünglichen Bau weiter entfernt hat als bei der Imago, beweist es aufs deutlichste, daß sich die Jugendform unabhängig von der Imaginalform auf abweichenden phylogenetischen Bahnen bewegen konnte (vgl. meine Abhandlungen über die Metamorphose 1909 und 1910).

Entweder stimmt das Nervensystem der Larve mit dem der Imago wesentlich überein, oder es kommt bei der letzteren zu einer mehr oder minder starken Konzentration, indem die primären Doppelknoten einander näher rücken und miteinander verschmelzen. Dies Verhalten ist der Mehrzahl der Insekten eigen. Im zweiten Falle aber erweist sich

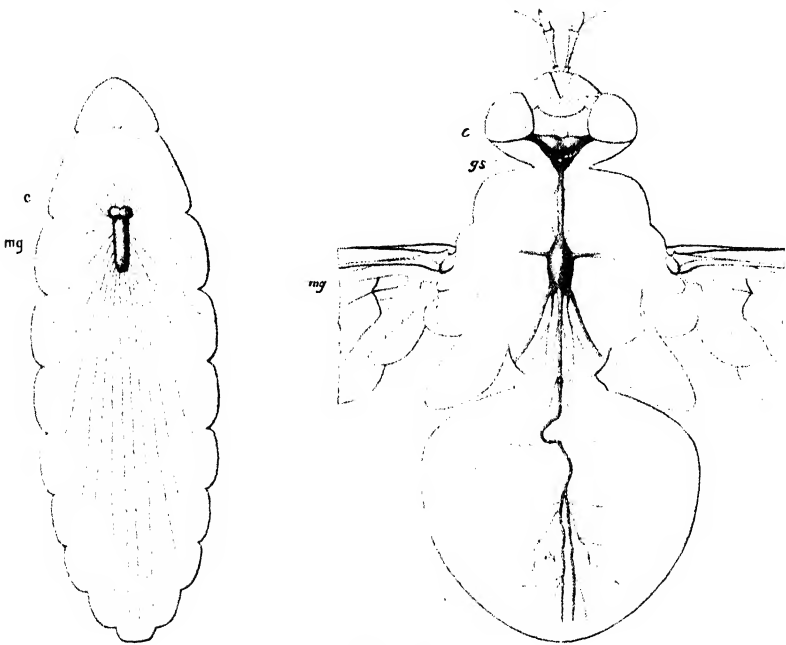


Fig. 77.

Larve von *Masicera vanessae* R. D. und Imago (♂) von *Echinomyia grossa* L. (beides Tachininae); vergr. (Künckel d'Herculais 1875.)

c Gehirn. gs Unterschlundganglion. mg Verschmelzungsprodukt der thorakalen und abdominalen Ganglien.

die Ganglienkette bei der Larve stärker konzentriert als bei der Imago, ein Verhalten, welches bei vielen Dipteren mit ihren sekundär sehr stark veränderten Larven beobachtet wird (Stratiomyiden, Tabaniden, Musciden pr. p.). Bei den Stratiomyiden sind alle Ganglien im Larvenstadium miteinander im ersten Körpersegment vereinigt, während bei der Imago mehrere gesonderte Ganglienknotten bestehen bleiben. Das imaginale Nervensystem hat also hier bei seiner Entwicklung aus dem larvalen den umgekehrten phylogenetischen Weg zurückzulegen (Fig. 76). Ganz ähnlichen Verhältnissen begognen wir bei dem Maikäfer und bei *Myrmeleon*. Selbst da, wo das imaginale Nervensystem schon eine starke Konzentration aufweist, kann sich das larvale noch weiter von dem ursprünglichen Bautypus entfernt haben, z. B. *Masicera* (*Phryna*) *vanessae* R. D. und *Volucella zonaria* Poda. (Fig. 77, 78).

IX. Funktion des Nervensystems.

Die Sensibilität und die Fähigkeit, motorische Impulse zu geben, sind in jedem Ganglion des zentralen Nervensystems derart lokalisiert, daß der ventrale Ganglienbelag sensorisch, der dorsale motorisch ist.

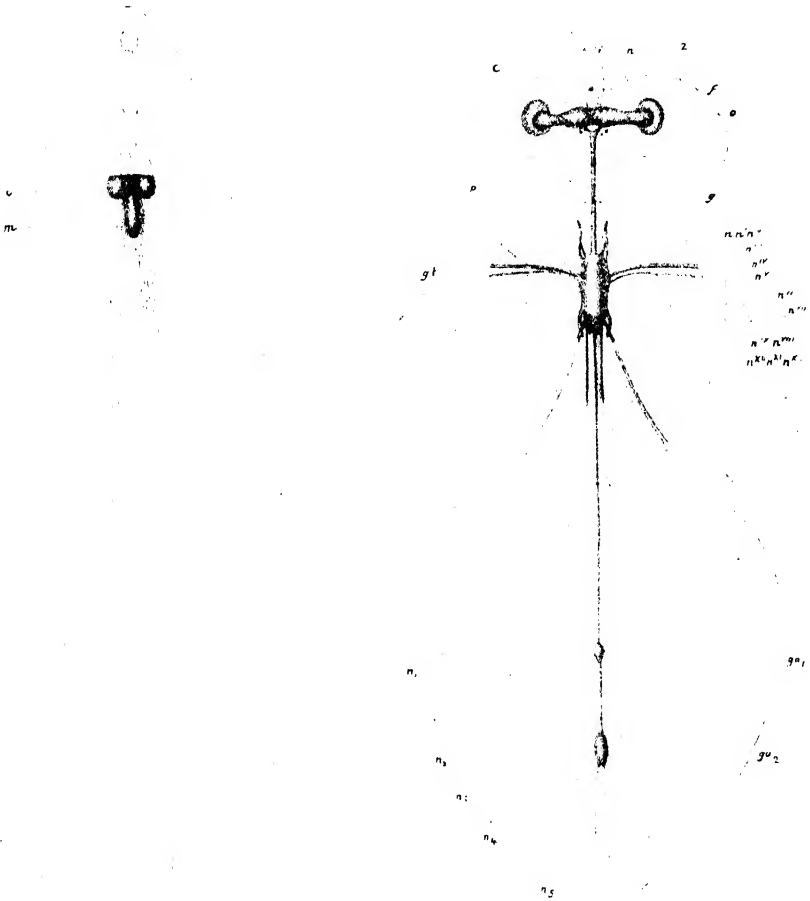


Fig. 78.

Nervensystem der Larve und Imago von *Volucella zonaria* Poda; vergrößert.
(Künckel d'Herculais 1875.)

c Cerebralganglion. m konzentrierte Ganglienmasse. n Antennennerv. o Lobus opticus. gt die drei thorakalen und zwei abdominalen Ganglien. n Nerven. ga₁ abdominales Ganglion (6. der ganzen Bauchkette). ga₂ Verschmelzungsprodukt des 7.—12. Ganglions. f Ganglion frontale. p sympathische Ganglien.

Von den motorischen Zentralteilen nehmen die motorischen, von den sensiblen die sensorischen Leitungsbahnen ihren Ursprung. Beide müssen nicht in ihrer ganzen Länge gesondert verlaufen, sondern können streckenweise zu gemischten Nerven miteinander vereinigt sein (Nerven der Extremitäten). Die Zweige dieser gemischten Nerven versorgen dann teils die Haut (Sinnesorgane), teils die Muskeln, Drüsen usw. (vgl. die

Nervenendplatten usf.). Die motorischen und sensorischen Wurzeln bleiben getrennt.

Die Zentralisation des Insektennervensystems geht nicht so weit, daß in dem oberen Schlundganglion (Gehirn) der zentrale Sitz aller Lebensfunktionen zu suchen wäre. Vielmehr bewahren die einzelnen Ganglien in ihren Segmenten einen beträchtlichen Grad der Selbständigkeit, und dies gilt auch von den beiden Hälften jedes Doppelknotens. Dekapitierte Insekten bewegen auf Reiz noch lange Zeit ihre Extremitäten und Flügel unabhängig von den Kopfganglien. Das Zentrum für die Antennen liegt im vorderen Hirnteil (vgl. den anatomischen Teil!). Zerstörung des unteren Schlundganglions wirkt lähmend auf die Mundgliedmaßen, ohne die Antennenfunktion aufzuheben. Das Genitalzentrum befindet sich im letzten Abdominalganglion und behält seine Funktion auch nach der Trennung von dem vorletzten Abdominalganglion. Überhaupt werden Empfindung und Bewegung des Körpers nicht aufgehoben, wenn zwischen zwei Doppelknoten an irgendeiner Stelle der Bauchkette die Konnektive zerschnitten sind. Nur kann dann infolge der fehlenden Leitung ein Reiz, welcher vor der Trennungsstelle den Körper trifft, nicht auf den hinter der Trennungsstelle befindlichen Körperabschnitt wirken. Die Selbständigkeit der Zentren geht sogar so weit, daß bei Insekten mit unvollständiger Metamorphose die Durchschneidung des Bauchmarkes nicht unbedingt die Weiterentwicklung und Häutung unmöglich macht. Nach Yersin verlieren die Glieder der verletzten Seite nach Durchschneidung nur eines Konnektivs hinter der Verletzungsstelle oft ihre freie Beweglichkeit und Empfindung, und die Ortsbewegung erleidet Störungen und geht in Kreisbewegung über; nach einiger Zeit aber wird die normale Funktion fast im früheren Grade wiederhergestellt. Werden beide Konnektive durchtrennt, so bleibt die Lokomotion normal, aber die Propagationsfähigkeit verliert sich in beiden Geschlechtern (Unfähigkeit zur Kopulation und Eiablage). Die beiden starken Nerven, welche vom letzten Abdominalganglion ausgehen (Splanchnogenitalnerven), spalten sich in drei Äste, deren erster für den Darm, speziell den Mittel- und Dünndarm bestimmt ist; er tritt in der Pyloruspartie an den Darm, da, wo die Vasa malpighii entspringen; nach Abgabe zahlreicher Zweige wendet er sich zwischen den Dünndarmschlingen analwärts und versorgt mit seinen Zweigen die Darmmuskulatur. Faivre (1862) verfolgte diesen Nerv bis zum Ursprung des Coecums. Coecum und Rectum erhalten ihre Nerven von einem langen Stamm, der sich vom Splanchnogenitalnerv abzweigt. An den Vasa malpighii fanden weder Faivre noch Sirodot Nerven. Der Splanchnogenitalnerv spaltet sich vor seiner Endigung in zwei Äste, deren einer die inneren Genitalorgane (Gonoducte und Appendices) innerviert, ohne jedoch Nerven an die Hoden oder Ovarien abzugeben, während der andere Ast für die Muskeln der äußeren Genitalien und der Vagina bestimmt ist und bald nach seinem Ursprung zu einer gangliösen Verdickung anschwillt, hinter welcher er in zwei Äste zerfällt, deren einer zu den Muskeln der äußeren Genitalien, der andere zur Vagina und deren Umgebung verläuft (Faivre 1862).

Mit der Zerstörung des Gehirns ist zwar das Flugvermögen nicht aufgehoben, aber infolge der Vernichtung des Richtungssinnes derart gestört, daß die verletzten Tiere Spiralen oder Kreise beschreiben und die Flugrichtung nicht mehr bestimmen können. Steiner (1890) fand, daß nach Abtragung des Cerebralganglions auf einer Seite das

Tier nach der intakten Seite hin Kreisbewegungen ausführte. Nach Faivre wäre das obere Schlundganglion als eigentliches Gehirn das Zentrum der Willensäußerung und der bestimmt gerichteten Ortsbewegung, während das untere Schlundganglion als das Aktionszentrum die Willensimpulse gibt (Cerebellum, Binet) und einander koordiniert. Eine ganz klare Vorstellung von der Funktion dieser Zentren gewinnt man durch Faivres Darstellung nicht. Vielleicht würde man das obere Schlundganglion passend als Motivationszentrum, das untere als Aktionszentrum bezeichnen dürfen. Wenn man das Insekt (*Dytiscus*) des Gehirns beraubt hat, hört es auf, sich motiviert zu bewegen, aber es läuft und schwimmt noch, reagiert also noch auf Reize. Nach Entfernung des unteren Schlundganglions aber schwimmt und läuft der Käfer nicht mehr, obwohl er alle Beine zu bewegen vermag.

Ewing (1904) kommt zu der Auffassung, daß der hintere Teil des Gehirns eine hemmende Wirkung auf den vorderen Teil ausübt. Der vordere Gehirnabschnitt ist der Sitz der spontanen progressiven Lokomotion. Das Gehirn ist das Zentrum der Schluckbewegung und der hemmenden Reflexbewegungen, nicht aber Zentrum der koordinierten Richtungsbewegung; es kontrolliert den Tonus der Muskeln. Das suboesophageale Ganglion ist nicht das Zentrum der Koordination der Bewegungen; es übt nur bis zu einem gewissen Grade einen Einfluß auf den Gleichgewichtssinn aus.

Nach Faivre wäre das Ganglion frontale das Zentrum der Schlingbewegung, welche nach dessen Zerstörung aufhört. — Bei dem Respirationsmechanismus des *Dytiscus* spielen drei nervöse Zentren eine Rolle: das metathorakale Ganglion ruft die Bewegungen hervor und unterhält sie; das untere Schlundganglion koordiniert sie mit den Bewegungen des Abdomens während des Schwimmens und Laufens; die abdominalen Ganglien leiten die in den beiden Zentren entstandenen Bewegungen weiter (Faivre 1860). — Ewing (1904) kommt durch die Untersuchung der Acrididen zu anderen Resultaten: jedes thorakale und abdominale Ganglion ist Zentrum für die Atmungsbewegung.

Durch die Verletzung eines Ganglienknotens werden stets Störungen hervorgerufen, welche teils allgemeiner Art sind, teils nur die Innervationsgebiete des verletzten Zentrums betreffen.

Literaturverzeichnis.

- Alten, H. v. Phylogenie des Hymenoptereengehirns. Jena. Zeitschrift f. Naturw. 46. Bd. 1910.
 Arndt. Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskelfasern. Arch. Mikr. Anat. Bd. 9. 1873.
 Banelot, E. Contributions à la physiologie du système nerveux des Insectes. Revue des Scienc. nat. T. 1. 1872.
 Bauer, V. Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 20. 1904.
 Bellonci. Nuove ricerche sulla struttura del ganglio ottico della *Squilla mantis*. Accad. d. Sc. di Bologna. 1882.
 — Intorno al ganglio ottico degli Arthropodi superiori. Intern. Monatsschrift Bd. 3, 1886.
 Benedicenti, A. Recherches histologiques sur le système central et périphérique du *Bombyx mori*. Arch. ital. de Biologie. T. 24. 1895.

- Berger. Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 1. 1878.
- Biedermann. Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 25. 1891.
- Binet, A. Contribution à l'étude du système nerveux sous-intestinal des Insectes. Journ. d'Anat. et Phys. Vol. 30. 1894.
- Blanchard, Em. Recherches anatomiques et zoologiques sur le système nerveux des animaux sans vertèbres. Du système nerveux des Insectes. Ann. des Scienc. Nat. 3. Sér. Zool. T. 5. 1846.
- Du système nerveux chez les Invertébrés dans ses rapports avec la classification de ces animaux. Paris 1849.
- Du grand sympathique chez les animaux articulés. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. Vol. 10. 1858.
- Bordas, L. Le système nerveux sous-intestinal des Phyllies (*Phyllium cruvifolium* Audinet Serville). Trav. Scient. Univ. Rennes T. 5. — Bull. Soc. Scient. Med. Ouest. Rennes. T. 15. 1906.
- Böttger, O. Das Gehirn eines niederen Insekts (*Lepisma saccharina* L.). Jena. Zeitschr. f. Naturw. 46. Bd. N. F. 39. Bd. 1910.
- Brandt, E. Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Dipterenlarven. Zool. Anz. Bd. 5. 1882.
- Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Käfer. Horae Soc. Ent. Ross. Bd. 15. 1879.
- Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Insectes hyménoptères. C. R. Acad. Sc. Paris 1875.
- Über das Nervensystem der Apiden. Sitzungsber. Nat. Ges. Petersburg Bd. 7. 1876.
- Über das Nervensystem der Schmetterlingsraupen. Verh. d. Russ. Ent. Ges. Bd. 10. 1877.
- Über das Nervensystem der Wespen. Hor. Soc. Ent. Ross. Bd. 14. 1878.
- Über das Nervensystem der Fächerflügler (Strepsiptera). Hor. Soc. Ent. Ross. Bd. 14. 1878.
- Über das Nervensystem der Laufkäfer (Carabidae). Ebenda.
- Vergleichend-anatom. Skizze des Nervensystems der Insekten. Ebenda. Bd. 15. 1879.
- Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Hemipteren. Ebenda. Bd. 14. 1878.
- Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren. Ebenda. Bd. 15. 1879.
- Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Lepidopteren. Ebenda.
- Vergleichend-anatom. Untersuchungen über das Nervensystem der Zweiflügler (Diptera). Ebenda.
- Brandt, J. F. Bemerkungen über die Mund-, Magen- und Eingeweidenerven der Evertebraten. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 6. Ser. T. 3. 2. Teil. — 1835.
- Burger, D. Über das sogen. Bauchgefäß der Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über das sogen. sympathische Nervensystem dieser Insektenordnung. Niederländ. Arch. f. Zool. Bd. 3. 1876.
- Chatin, J. Recherches histologiques et morphologiques sur le grand sympathique des Insectes. Bull. Soc. Philomath. 1879.
- Sur les noyaux d'origine du stomatogastrique chez les Insectes. Ebenda. 7. Sér. T. 7. 1883.
- Cattie, J. Th. Beiträge zur Kenntnis der Chorda supraspinalis der Lepidopteren und des zentralen, peripherischen und sympathischen Nervensystems der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
- Cuccati, G. Sulla struttura del ganglio supraesofageo di alcuni Orthotteri (*Acridium lineola*, *Locusta viridissima*, *Locusta* sp., *Gryllotalpa vulgaris*). Bologna 1887.
- Intorno alla struttura del cervello della *Somomyia erythrocephala*. Nota preventiva. Bologna 1887.
- Über die Organisation des Gehirns der *Somomyia erythrocephala*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.
- Dietl. Die Organisation des Arthropodengehirns. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.
- Die Gewebelemente des Zentralnervensystems bei wirbellosen Tieren. Ber. des Naturw. Med. Vereins Innsbruck. 1878.

- Dujardin. Mémoire sur le système nerveux des Insectes. Ann. Sc. Nat. 3. Sér. T. 14. 1850.
- Escherich, K. Zur Entwicklung des Nervensystems der Musciden mit besonderer Berücksichtigung des sog. Mittelstranges. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.
- Ewing, H. Z. The functions of the Nervous System with Special Regard to Respiration in Acrididae. Kansas Univ. Sc. Bull. Vol. 2. 1904.
- Faivre, E. Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. T. 8. 1857.
- Études sur les fonctions et les propriétés des nerfs craniens chez les Dytisques. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 45. 1857.
- De l'influence du système nerveux sur la respiration des Dytisques. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. Vol. 13. 1860.
- Recherches sur les propriétés et les fonctions des nerfs et des muscles de la vie organique chez un Insecte, le *Dytiscus marginalis*. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. Sér. T. 17. 1862.
- Rech. expér. sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les diverses parties du système nerveux d'un Insecte, le *Dytiscus marginalis*. Ebenda. 5. Sér. T. 1. 1864.
- Expériences sur le rôle du cerveau dans l'ingestion chez les Insectes et sur les fonctions du ganglion frontal. Mém. Soc. Biol. 3. Sér. T. 5. 1864.
- Feyer, O. Die metenbryonale Entwicklung des Nervensystems bei *Agelastica abii*. Manuskript 1910. — Diss. Berlin 1912.
- Flügel. Über den einheitlichen Bau des Gehirns in den verschiedenen Insektenordnungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. 1877.
- Floyd, R. A contribution to the Nervous Cytology of *Periplaneta orientalis* the Common Cockroach. Mark. Annivers. Vol. 1903.
- Forel, A. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten. München 1907.
- Föttinger, A. Sur la terminaison des nerfs dans les muscles des Insectes. Arch. d. Biol. Vol. 1. 1880.
- Haller, B. Über den allgemeinen Bauplan des Tracheatensyncerebrums. Arch. Mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
- Über das Bauchmark. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 46. Bd. 1910.
- Weitere Beiträge zur Lehre von der Kontinuität des Nervensystems. Arch. Mikr. Anat. 76. Bd. 1910.
- Hammar, A. G. On the nervous system of the Larva of *Corydalis cornuta* L. Referat: Zool. Centrabl. 17. Bd. 1910.
- Helmholtz, H. L. F. De fabrica systematis nervosi Evertibratorum. Dissert. inaug. Berolini 1842.
- Henneguy, L. F., et A. Binet. Structure du système nerveux larvaire du *Stratiomys strigosa*. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 114. — Ann. Soc. Entom. T. 61. 1892.
- Heymons, R. Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzungsber. d. Acad. d. Wiss. Berlin 1899.
- Hilton, Wm. A. The body sense hairs of Lepidopterous larvae. Amer. Natural. Vol. 36. 1902.
- Hofer, B. Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazugehörigen Nervenapparates von *Blatta*. Nova Acta. Kais. Leop. Carolin. Deutsch. Akad. d. Naturf. Bd. 51 Nr. 6. 1887.
- Holmgren, E. Zur Kenntnis des Hautnervensystems der Arthropoden. Anat. Anz. Bd. 12. 1896.
- Holste, G. Das Nervensystem von *Dytiscus marginalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 96. Bd. 1910.
- Janet, Ch. Sur les nerfs céphaliques, les corpora allata et le tentorium de la Fourmi (*Myrmica rubra*). Mém. Soc. Zool. France. T. 12. 1899.
- Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte. Paris 1900.
- Anatomie de la tête du *Lasius niger*. Limoges 1905.
- Jonescu, C. N. Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene. Jena. Zeitschr. für Naturw. Bd. 45. 1909.
- Joseph, G. Vorläufige Mitteilung über Innervation und Entwicklung der Spinnorgane bei Insekten. Zool. Anz. 1880. 3. Bd.
- Kenyon, F. C. The brain of the bee. Journ. Comp. Neurology. Vol. 6. 1896.
- The meaning and structure of the so-called „mush room bodies“ of the hexapod brains. Amer. Natural. Vol. 30. 1896.

- Kenyon, F. C. The optic lobes of the Bees brain in the light of recent neurological methods. Amer. Nat. Vol. 31. 1897.
- Koestler, M. Über das Eingeweidennervensystem von *Periplaneta orientalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 39. 1883.
- Kunkel, J. Recherches morphologiques et zoolog. sur le syst. nerveux d. ins. dipt. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 89. 1879.
- Kunckel d'Herculais, J. Recherches sur l'organisation et développement des Volucelles, Insectes diptères de la famille des Syrphides. 1. part. Paris 1875--78. 2. part. Atlas 1882.
- et Gazagnaire, J. Rapport du cylindre-axe et des cellules nerveuses périphériques avec les organes des sens chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 92. 1881.
- Kupfer, K. v. Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Leipzig 1875. — Arch. Mikr. Anat. Bd. 9. 1873.
- Liénard, V. Constitution de l'anneau œsophagien. Arch. d. Biol. Vol. 1. 1880.
- Michels, H. Nervensystem von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustande. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.
- Monti, Rina. Ricerche microscopiche sul sistema nervoso degli Insetti. Rend. Ist. Lomb. Milano. Vol. 25. 1892. — Boll. Sc. Pavia. Anno 15. 1893.
- Müller, J. Über ein eigentümliches dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. Nova Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Curios. 1828.
- Nansen, F. The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. Bergens Museum årsberetning for 1886. Bergen 1887.
- Newton, E. T. On the Brain of the Cockroach, *Blatta orientalis*. Quart. Journ. of Microscop. Science. New. ser. Vol. 19. 1879.
- On a new method of constructing, etc. Journ. Quekett. Microscopical Aub. 1879.
- Packard, On the brain of the Locust. Extracted from the second Report of the Entom. Comm. 1880.
- Pawlowa, Mary. Zum Bau des Eingeweide-Nervensystems der Insekten. Zool. Anz. Bd. 18. 1895.
- Pierantoni, U. Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortoteri saltatori. Auszug von R. v. Adelung. Zool. Centralbl. 9. Jahrg. 1902.
- Nuovo contributo alla conoscenza del sistema nervoso stomatogastrico degli Ortoteri. Auszug von R. v. Adelung. Zool. Centralbl. 9. Jahrg. 1902.
- Police, G. Sulla discussa natura di alcune parti del sistema nervoso viscerale degli Insetti. Ricerche ed osservazioni critiche. Arch. Z. Napoli Vol. 4. 1909.
- Rabl-Rückhardt. Studien über Insektengehirne. Arch. f. Anat. und Phys. 1875.
- Remak. Über den Inhalt der Nervenprimitivröhren. Arch. Anat. Phys. 1843.
- Riley, V. The nervous system and salivary glands of *Phyloxera*. Psyche Vol. 2. 1879.
- Rossi. Sul modo di terminare dei nervi nei muscoli del organo sonoro della *Cicada plebeja*. Mem. Accad. Sc. Bologna 1880. Ser. 4. Vol. 1.
- Schultze, H. Die fibrilläre Struktur der Nervenlemente bei Wirbellosen. Arch. Mikr. Anat. Bd. 16. 1879.
- Steiner, J. Die Funktion des Zentralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitzungsber. d. Kgl. Preuß. Acad. d. Wiss. Berlin 1890. 1.
- Studer, Th. Über Nervenendigung bei Insekten. Mitteilung d. Naturf. Ges. Bern 1873.
- Uexküll, J. v. Der Gesamtreflex der Libellen. Centralbl. f. Physiol. Bd. 21. 1907.
- Walter, G. Mikroskopische Studien über das Zentralnervensystem der wirbellosen Tiere. Berlin 1863.
- Verhoeff, K. W. Über die Nerven des Metacephalsegments und die Insektenordnung Oothecaria. Zool. Anz. 26. Bd. 1903.
- Viallanes, H. Notes sur les terminaisons nerveuses sensitives des Insectes. Bull. Soc. Philomath. Paris. Sér. 7. T. 6. 1882.
- Le ganglion optique de la Libellule (*Aeschna maculatissima*). Ann. Sc. Nat. Zool. 6. Sér. T. 18. 1884.
- Le ganglion optique de quelques larves de Diptères (*Musca*, *Eristalis*, *Stratiomys*) Ebenda. 6. Sér. T. 19. Art. 4. 1885.

- Viallanes, H. Sur la structure interne du ganglion optique de quelques larves de Diptères. Bull. Soc. Phil. Paris. 7. Sér. Bd. 9. 1885.
- Sur la structure de la substance ponctuée des Insectes. Paris 1886.
- La structure du cerveau des Hyménoptères. Bull. Soc. Philomath. Paris. 7. Sér. T. 10. 1886.
- La structure du cerveau des Orthoptères. Ebenda. 7. Sér. T. 11. 1886.
- Etudes histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Cinqu. Mém.
1. Le cerveau du criquet (*Oedipoda coerulescens* et *Coloptenus italicus*).
 2. Comparaison du cerveau des Crustacés et des Insectes.
 3. Le cerveau et la morphologie du squelette céphalique. Ann. d. Sc. Nat. Zool. 7. Sér. T. 4. 1887.
- Le cerveau de la Guêpe (*Vespa crabro* et *vulgaris*). Ebenda. 7. Sér. T. 2. 1887.
- Sur la morphologie comparée du cerveau des Insectes et des Crustacés. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 104. 1887.
- Will, F. Vorläufige Mitteilung über die Struktur der Ganglien und den Ursprung der Nerven der wirbellosen Tiere. Müllers Arch. f. Anat. Physiol. 1844.
- Yersin, A. Recherches sur les fonctions du système nerveux dans les animaux articulés. Bull. Soc. Vaudoise Sc. Nat. Vol. 5. 1856/57.
- Sur la neurophysiologie du Grillon. C. R. d. l. 145. Sess. d. Soc. suisse de Sc. nat. Lausanne 1861.
- Mémoire sur la physiologie du système nerveux dans le Grillon champêtre. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 54. 1862.

Drittes Kapitel.

Sinnesorgane.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seit
Allgemeines. Topographische Verteilung. Sinneszellen	141
1. Hautsinnesorgane (Tast-, Geruchs-, Geschmackssinn), Geruchsorgane; ihre Entwicklung im Zusammenhang mit der Lebensweise. Sexuelle Verschiedenheit -- Sinnesorgane der Taster. Geschmacksorgane (äußere, innere. Gaumenorgan)	142
Spezielles über die Hautsinnesorgane	144
Apterygogenea (<i>Machilis</i> , Collembolen). Orthoptera und Forficuliden. Ephemera. Odonata. Rhynchota. Neuroptera und Panorpata. Trichoptera. Lepidoptera. -- (a. dickwandige Sinnesorgane: Sensilla chaetica, trichoidea. — b. dünnwandige Sinnesorgane: S. coeloconica und styloconica. Sexuelle Unterschiede. Basalfleck des Tasters. Geschmacksorgane. Raupen.) — Coleoptera. Strepsiptera. Diptera (Imagines, Larven). — Hymenoptera. (Sensilla placodea, trichoidea, basiconica, coeloconica, ampullacea.) — Sinnesorgane der Flügel	158
2. Gehörorgane	160
A. Tympanalorgane	160
1. Acridiidae (allgemeiner Bau. Die rinneuförmigen Körperchen, die zapfenförmigen Körperchen, die stielförmigen Körperchen, die birnenförmigen Körperchen. Nerven der Tympanalregion. Tympanal. Nervenendorgan)	160
2. Locustidae. (Tympanalorgan. Subgenualorgan. Zwischenorgan, Crista acustica, Nerven, Endschläuche)	167
3. Gryllidae	170
Funktion der Tympanalorgane der Orthopteren	170
4. Das Tympanalorgan bei Hemipteren. (<i>Corixa</i> .) Seine Lage und sein Bau. Vergleich mit dem tymp. Organ der Acrididen. Funktion. Vorkommen	171
B. Chordotonalorgane. (Allgemeines. Bau und Sitz. Nervenendkörperchen)	173
C. Das Johnstonsche Organ. (Lage, Bau, Verbreitung, Funktion)	178
3. Lichtsinnesorgane (Augen). Allgemeines	179
A. Ocellen. Allgemeines	179
Bau der Ocellen bei verschiedenen Ordnungen (Apterygogenea: Poduriden, Thysanura. — Orthoptera. Odonata, Perliden, Ephemeren, Rhynchota (a. Heteroptera, b. Homoptera, c. Phytolithires). Mallophagen, Neuroptera, Larven der Neuroptera (<i>Myrmeleon</i> , <i>Sialis</i>), Panorpata. Trichoptera, Larven der Trichoptera; Lepidoptera Imagines, Raupen); Diptera (Imagines, <i>Chironomus</i> -Larve); Siphonaptera; Coleoptera; Strepsiptera („ocelläres Komplexauge“); Hymenoptera (Imagines, Tenthredinidenlarven)	198

B. Komplexaugen. (Allgemeiner Bau. Eucone, acone, pseudocone Augen. Retinulae Rhabdom. Pigmentzellen. Tapetum)	199
Physiologie des Komplexauges. (Musivisches Sehen. Appositions- und Superpositionsbild. Theoretisches. Schärfe des Netzhautbildes. Verzerrung des Netzhautbildes. Sehen von Bewegungen. Unzulänglichkeit der Theorie vom musivischen Sehen. — Funktion des Tapetums. Leuchten der Augen. Sehen von Farben. Wahrnehmung des Ultraviolett. Anziehungswirkung verschiedenfarbiger Lichter)	206
Korrelation zwischen Augen und Antennen	207
Spezielles über die Komplexaugen. (Apterygogenea: <i>Lepisma</i> , Poduren, <i>Machilis</i> . — Orthoptera. — Odonata. (Accommodationsapparat.) Ephemeriden (Normalauge. Doppelaug = Turbanauge des ♂). Rhynchota. Coleoptera. Lepidoptera. Diptera. (Doppelaugen))	216
4. Sinnesorgane zweifelhafter oder unbekannter Natur. (Halteren der Dipteren. Abdominale Sinnesorgane der Noctuiden. Postantennalorgan der Collembolen. Kopforgan der <i>Corethra</i> - und <i>Culex</i> -Larven. Pseudocellen. Bläschenförmige Organe von <i>Ptychoptera</i>)	224
5. Statische Organe. (<i>Phylloxera</i> , <i>Chermes</i>)	225

Damit das Insekt zu einer Sinneswahrnehmung fähig werde, muß das Chitin der Cuticula, welches das Tier gegen die Außenwelt abschließt und Reizen nur in sehr beschränktem Grade zugänglich ist, eine Modifikation erfahren, wenn das reizaufnehmende Organ an der Hautoberfläche liegt. Dies gilt natürlich nicht für solche Sinnesorgane, welchen die Perzeption von außen kommender Reize nicht zufällt, wie etwa die statischen Organe, und primär auch nicht für die Chordotonalorgane. — Über lichtempfindlichen Sinneszellen muß die Cuticula durchsichtig werden und nimmt schließlich bei weiterer Differenzierung im Dienste des Sehens die Gestalt einer Linse an. Für die Aufnahme von Schallwellenreizen wird das Chitin über den Perzeptorien sehr elastisch und beweglich; chemische Reize und feinere Tastreize erfordern eine Durchbrechung der dicken Cuticularschicht, welcher ein für seine Zwecke mehr oder minder modifiziertes Cuticulargebilde mit viel dünnerer Chitinwand (Haare und deren verschiedene Differenzierungen) aufsitzt. Die einfachen Sinneshaare (Tasthaare) charakterisieren sich bei ihrer häufigen Ähnlichkeit mit gewöhnlichen Cuticularanhängen als solche nur durch die Zugehörigkeit zu einer Sinneszelle, nehmen jedoch auch oft spezielle, sie kennzeichnende Formen an (Kegel-, Keulen-, Kolben-, Zapfen-, Zylinder-, Schlauch-, Griffel-, Feder- usw. Form). Die epidermalen Sinneszellen sind von mannigfacher Form, (Größe und gegenseitiger Lagerung; wir verweisen hier der Kürze wegen auf die Spezialdarstellung der einzelnen Sinnesorgane.

Wir finden bei den Insekten eine größere Anzahl von Hautsinnesorganen, aus deren Bauart allein einen Schluß auf ihre Funktion zu ziehen auf die größten Schwierigkeiten stößt. Es handelt sich um Tast-, Riech- und Schmeckorgane, die wir deshalb hier nicht gesondert darstellen wollen, um Wiederholungen tunlichst zu vermeiden. Wir fassen sie unter dem Namen „Hautsinnesorgane“ zusammen.

Hinsichtlich der topographischen Verteilung der Sinnesorgane sei hier kurz bemerkt, daß die Hautsinnesorgane an den Antennen in großer Anzahl, an den Mundextremitäten und in der Mundhöhle, an den Abdominalgriffeln, auf den Flügeln und am Rumpf sowie an den Extremi-

täten des Thorax vorkommen. Die Sehorgane gehören dem Kopf an. Tympanale Organe liegen an der Basis des Abdomens, in den Tibien der Vorderbeine, im Bereiche des zweiten Spiraculums, chordotonale im Rumpf und in den Extremitäten. Auch statische Organe kommen bei den Insekten vor. Gewisse Sinnesorgane sind ihrer spezifischen Natur nach noch nicht sicher erkannt.

Die Sinneszellen sind epidermaler Herkunft und stehen durch einen basalen nervösen Fortsatz mit dem Nervensystem in direkter Verbindung. Die oberflächlichen perzeptorischen Differenzierungen übertragen den Reiz auf die Neurofibrillen der Sinneszellen; diese stehen einzeln oder zu Gruppen vereinigt; ihre Form, Größe und feinere Struktur sowie der Bau ihrer Perzeptorien sind mannigfach verschieden.

1. Hautsinnesorgane (Tast-, Geruchs- und Geschmackssinn).

Unter den Hautsinnesorganen (nach obiger Fassung) nehmen bei vielen Insekten unzweifelhaft die Geruchsorgane den ersten Platz im Leben des Tieres ein. Der starke Antennennerv ist Sinnesnerv (N. olfactorius) und tritt mit seinen Endästen an die Riechzellen heran. Diese sind umgewandelte Epidermzellen, welche als perzeptorischen Fortsatz ihrer Oberfläche ein Stäbchen tragen. Als Stütz- und Hilfsapparate treten Differenzierungen der Cuticula in Gestalt von Gruben, Kegeln usw. auf. Die Anzahl der Geruchsapparate steht in naher Beziehung zur Lebensweise ihrer Träger. So haben z. B. alle diejenigen Dipteren, welche von Fleisch oder Kot leben, verhältnismäßig viele Geruchsgruben, und es kommen zusammengesetzte Gruben mit mehr als 100 Riechstäbchen vor (*Sarcophaga carnaria* L., *Calliphora vomitoria* L., *Scatophaga stercoraria* Macq.). Dagegen besitzen die phytophagen Tetanoceren, Trypetinen, Sapromyzinen u. a. nur 2—5 Gruben an einer Antenne. *Eristalis*, *Syritta*, *Rhingia*, deren Larven im Kot leben, haben verhältnismäßig viele Geruchsgruben, während die übrigen Syrphiden, deren Larven in Mulm, Pflanzenmark, Schwämmen, in Hummelnestern oder von Blattläusen leben, meist nur 1—3 Gruben an jedem Fühler besitzen. Die blutsaugenden Dipteren (Tabaniden) verfügen über 200—300 einfache Fühlergruben, die ebenfalls in großer Anzahl bei den Raubfliegen entwickelt sind; das Gleiche gilt für die Oestriden sowie die Bombyliden, Tachiniden und Conopiden, deren Larven parasitär leben. — Bei den Hymenopteren steigt die Anzahl der stets nur einfachen Geruchsgruben ins Unglaubliche (Hauser). Die höchste Ziffer findet man bei Apiden und Vespiden (*Apis mellifica* L. 14000—15000 Gruben und über 200 Kegel an jedem Fühler). Besonders ausgezeichnet unter den Hymenopteren sind die Ichneumoniden dadurch, daß bei ihnen die Spaltöffnungen eine enorme Länge erreichen; hierdurch wird den Riechstoffen der Zutritt zu den Perzeptorien erheblich erleichtert; zudem ist die Länge der sehr beweglichen Antennen bei diesen Tieren eine recht beträchtliche. Der Zusammenhang des wohlentwickelten Geruchsvermögens mit der an dieses sehr hohe Anforderungen stellenden Lebensweise ist unverkennbar. Zu den Ichneumoniden stehen wieder die phytophagen Tenthrediniden im Gegensatz, welchen die Fühlergruben fehlen. *Lyda* hat nur 600 Kegel, *Sirex gigas* L. 2000 an jeder Antenne. (Diese Zahlen geben nur annähernd die wirkliche Anzahl der Geruchsapparate wieder.) — Auffallend gering ist

die Anzahl der Geruchsgruben bei den Odonaten. *Libellula depressa* L. hat deren nur 10—12 an jedem Fühler. Auch hier ist der Einfluß der Lebensweise augenfällig, da die Libellen sich bei der Jagd ihrer hoch entwickelten Augen bedienen. — Daß hier überall, wie Hauser will, das Zuchtwahlprinzip die Erklärung gebe, darf mit guten Gründen bezweifelt werden.

Im allgemeinen haben, wo die Antennen in beiden Geschlechtern verschieden gestaltet sind, die männlichen Tiere dieses Extremitätenpaar zu höherer Ausbildung gebracht, weil sie unter Zuhilfenahme des Geruchssinnes oder durch ihn allein das andere Geschlecht auffinden. Doch hat das Männchen von *Ichneumon luctatorius* Grav. viel weniger Kegel als sein Weibchen; die Unterbringung der Eier in dem geeigneten Wirt stellt jedenfalls höhere Anforderungen an das Geruchsvermögen als das Auffinden des Weibchens.

Die Sinnesorgane der Taster haben verschiedene Funktion; v. Rath schreibt den Kegeln eine Riechleistung auf geringe Entfernung zu. Wo ein mit Kegeln besetztes Sinnesfeld vorhanden ist, liegt es der aufzunehmenden Nahrung zugewendet. Die Sinneshaare sind Tastorgane. Die Sinnesorgane der Maxille und Unterlippe (Labium), sowie des Epi- und Hypopharynx (Mundhöhle) perzipieren jedenfalls Geschmacksreize gelöster und flüssiger Stoffe und können mit Wahrscheinlichkeit als Geschmacksorgane aufgefaßt werden (v. Rath, Kraepelin, Will u. a.), ohne daß damit, wie v. Rath mit Recht hervorhebt, eine scharfe Abgrenzung von Geschmacks- und Geruchswahrnehmung behauptet werden soll.

Nagel unterscheidet äußere und innere Geschmacksorgane (außer- und innerhalb der Mundhöhle gelegen). Bei dauernd im Wasser lebenden Tieren fällt das Riechvermögen weg (sofern man als Riechorgane nur solche gelten läßt, auf welche gasförmige Stoffe wirken), und an seine Stelle tritt in vielen Fällen die Tätigkeit eines äußeren Schmeckorgans, dessen Funktion fast dieselbe ist wie die des Riechorgans, nur mit dem Unterschiede, daß für dieses flüssige, nicht gasförmige Stoffe den adäquaten Sinnesreiz liefern. Dies äußere Schmeckorgan ist bei den Insekten nur wenig entwickelt und stets streng lokalisiert; man findet es hauptsächlich (jedoch nicht ausschließlich) bei Wasserinsekten, bei welchen ja nicht nur die Mundteile mit Flüssigkeit in Berührung treten, sondern namentlich auch die Antennen. Sie werden in ihrem Vorhandensein vornehmlich durch die Art der Nahrungsaufnahme bestimmt. — Innere Schmeckorgane scheinen allgemein, wenn auch in verschiedener Ausbildung, verbreitet zu sein. Bei kauenden Insekten kommen nur sie vor, während bei saugenden und leckenden Sinnesorgane existieren, welche eine chemische Prüfung der Nahrung schon vor deren Aufnahme in den Mund gestatten; dies trifft auch für kauende Wasserinsekten zu. Das äußere Schmeckvermögen der Wasserkäfer vertritt das Riechen aus nächster Nähe, das Riechtasten (oder den topochemischen Sinn, Forel) der Landinsekten, jedoch nicht das Wittern aus der Ferne (Nagel). Da die leckenden Hymenopteren (Wespen, Ameisen usw.) zugleich ja auch kauende Mandibeln besitzen, haben sie außer den Sinnesorganen, welche den saugenden Insekten zukommen (äußere und innere Schmeckorgane), auch die den kauenden Insekten eigenen Apparate (Taster, zum Riechtasten fähige Antennen, Nagel).

Das verbreitetste und wichtigste Geschmacksorgan ist das am Dach der Mundhöhle von Gazagnaire (1886) bei den Coleopteren entdeckte „Gaumenorgan“. Wolff (1875) fand es bei Hymenopteren; v. Rath beschreibt Geschmacksorgane am Hypopharynx von Orthopteren. Künckel und Gazagnaire (1881), Meinert (1882), Kraepelin (1883) und Packard (1889) fanden Sinnesorgane am Pharynx und Labrum der Dipteren, ohne sie freilich durchweg für Geschmacksorgane zu erklären. Kirbach (1883) wies bei den Lepidopteren im Schlundkopf Papillenfelder nach, die er als Schmeckorgane auffaßt. Solche fand Nagel (1894) bei Neuropteren und Rhynchoten wohl entwickelt. — Außer dem Gaumenorgan kommen hauptsächlich an der Basis des Labiums oder der Glossa innere Geschmacksorgane vor. (Vgl. den spez. Teil.)

Ein spezifischer Geschmacksnerv existiert bei den Insekten nicht, daher auch das Schmeckorgan nicht an eine bestimmte Stelle gebunden ist, sondern nach Bedarf aus den Hautsinnesorganen der Mundteile ein mehr oder minder differenziertes Geschmacksorgan hervorgehen kann. Daß es indessen bevorzugte Stellen zur Ausbildung dieser Organe gibt, versteht sich einmal aus dem Umstande, daß die Umgebung des Mundes für sie natürlich prädisponiert erscheint, andererseits aus der Stammesverwandtschaft der Insekten untereinander.

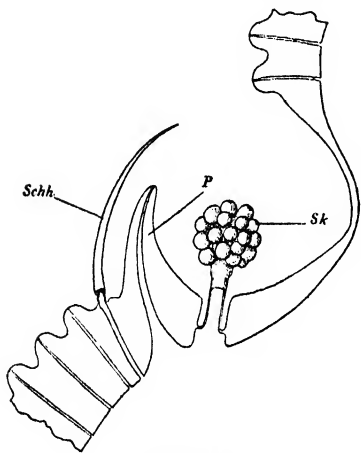


Fig. 79.

Sagittalschnitt durch das Antennalorgan III von *Onychiurus tuberculatus* (Mon.); nur die chitinösen Elemente gezeichnet. Vergr. ca. 1200:1. (Börner 1902.)

Schh Schutzhaare. P Papillen. Sk Sinneskegel.

Spezielles über die Hautsinnesorgane.

Apterygogenea: An den Antennen von *Machilis polypoda* Latr. fand v. Rath (1888) einige wenige, etwas gebogene Sinneskegel, sowie lange, in großer Anzahl über die Fühler zerstreute Sinneshaare, deren jedem eine Gruppe von Epidermzellen angehört. Gruben wurden nicht nachgewiesen. — Am Palpus maxillaris stehen an der Spitze des

Endgliedes und an der äußeren Längsseite der drei letzten Glieder große blasse Kegel vereinzelt zwischen den übrigen Haaren. Der Labialtaster zeigt an der Spitze eine Anzahl relativ großer Kegel mit zugehörigen Sinneszellengruppen, deren jede nach außen einen Terminalstrang von faseriger Struktur entsendet, welcher in den Kegel eintritt. An der Vorderfläche des Lobus externus maxillae und am Vorderrande der acht Lappen des Labiums stehen in großer Anzahl kleine, blasse, einer Papille aufsitzende Haare, welche durch die zugehörigen Sinneszellen als Sinneshaare gekennzeichnet sind (v. Rath 1888).

Bei den Collembolen fand zuerst Börner (1901), ferner Absolon (1901) Riechzäpfchen. Einen sehr abweichenden Bau zeigen die „inneren Kolben“ des sogenannten Antennalorgans III. von *Onychiurus*, welche ein gestieltes traubenförmiges Körperchen darstellen (Fig. 79), das in einer Grube steht. Weitere Details über die antennalen

Sinnesorgane gibt Börner (1902), auf dessen Abhandlung hier verwiesen sei. —

Orthoptera und Forficuliden. An den Antennen von *Mantis*, *Acridium*, *Tettix*, *Locusta* finden sich kurze blasse Dornen und gewöhnliche Gruben (Leydig, Hicks, Hauser, Kraepelin). Kegel und einfache Gruben fand v. Rath bei Acridiiden, Locustiden und Grylliden (Fig. 80). Bei *Blatta* und *Periplaneta* fehlen die Chitingruben, und nur die Sinneskegel sind vorhanden (Kraepelin, v. Rath). An den Antennen von *Forficula* sind zahlreiche kurze blasse (Riech-[?]) Haare und viel längere, derbere Fühlhaare entwickelt. Außerdem

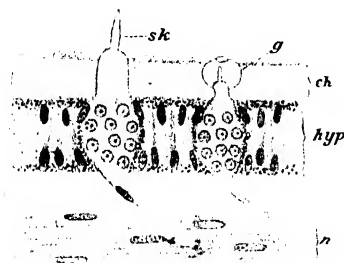


Fig. 80.

Stück eines Längsschnittes der Antenne von *Gomphocerus rufus* L. Vergr. 400 : 1. (vom Rath 1888.)

sk Sinneskegel. g einfache Chitingrube mit einem Sinneskegel. ch Chitin. hyp Epiderm. n Nerv.

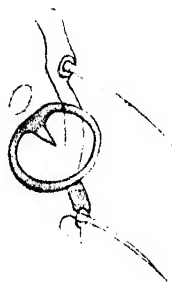


Fig. 82.

Grubenkegel des Fühlers von *Forficula auricularia* L. im optischen Schnitt; seitliche Öffnung der Grube nicht sichtbar. Vergr. 850. (Nagel 1894.)

stehen am distalen Ende jedes Fühlergliedes 1—3 scheinbar geschlossene Kapseln (Fig. 82), welche einen kleinen Kegel enthalten. Die Grube besitzt einen ziemlich weiten seitlichen Zugang.

Auf der Spitze der Labial- und Maxillartaster von *Forficula* fand v. Rath einen zylinderförmigen Aufsatz, dessen oberes Ende winzig kleine Kegel trägt. Die zugehörigen Sinneszellen liegen in einer Gruppe dicht unter dem Aufsatz. Außerdem trägt der Labialtaster eine Reihe kleiner Sinneskegel (Fig. 81). Auch die Labial- und Maxillartaster der springenden Orthopteren tragen Sinnesorgane (v. Rath), welche Dohrn und v. Rath auch an den Caudalanhängen der Grylliden, Packard an denen von *Periplaneta* fanden. Graber wies deren Empfindlichkeit gegen Riechstoffe bei *Periplaneta* nach.

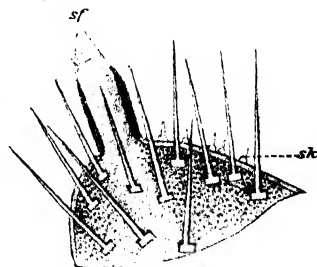


Fig. 81.

Spitze des Labialpalpus von *Forficula*. Vergröß. 250 : 1. (vom Rath 1888.)

sf Sinnesfeld. sk Sinneskegel.

Das innere Geschmacksorgan ist bei den Orthopteren wohlentwickelt. Bei *Locusta viridissima* L. stehen zahlreiche, gut ausgebildete Kegel in mehreren Gruppen. Bei *Oedipoda coerulea* L. ist die Oberlippe förmlich übersät mit Grubenkegeln; ähnlich verhält sich *Gryllo-talpa*. *Forficula* und *Periplaneta* scheinen nur Fühlborsten zu besitzen, der Kegel aber zu entbehren (Nagel) [vgl. übrigens das rinnenförmige Körperchen des Tympanums unter Gehörorgane der Acridiiden!].

Ephemerida. Den Ephemeriden (*Eph. vulgata* L.) glaubt Nagel den Geruchssinn gänzlich absprechen zu müssen. Da die Imagines keine Nahrung aufnehmen und ihr Hauptsinn das Auge ist (siehe dieses!), bedürfen sie der Riechfähigkeit nicht. Die kahlen, kurzen Antennen tragen kein Sinnesorgan.

Odonata. Bei den Odonaten finden sich an den Antennen Grubenkegel in geringer Anzahl. Die Geschmackskegel des Gaumenorgans sind hier gut ausgebildet und groß; besonders leicht sind die inneren Schmeckorgane an der Zunge nachzuweisen. — Auch bei den Larven ist das Gesicht der leitende Sinn. Die Antennen tragen weder Gruben noch Kegel. Geschmacksempfindung wies Nagel nach (Gaumenorgan), die Kegel sind indessen unscheinbar und von verschiedener Größe; äußere Geschmacksorgane fehlen ganz.

Rhynchota. Die Antennen der Hemipteren tragen nach Hauser (1880) nur zwei Arten von Tastborsten, während Lespès am 4. und letzten Fühlergliede Gruben fand. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. fand v. Rath Sinneskegel von verschiedener Größe an den Antennen, und an der Schnabelspitze sahen er und Kraepelin eine Gruppe kleiner Kegel. Nagel (1894) fand bei Wasserwanzen (*Notonecta*, *Naucoris*, *Nepa*, *Ranatra*) keine Riechorgane, wohl aber Sinnesorgane an der Schnabelspitze, welche denen von *Pyrrhocoris* homolog sind und auch bei Baumwanzen vorkommen (Grubenkegel). Am Mundhöhlendach der Hemipteren wies derselbe Autor innere Geschmacksorgane in Gestalt zahlreicher Grubenkegel nach (*Naucoris*); sie stehen, ähnlich wie bei *Dytiscus*, jederseits auf einer eckigen Platte, die etwas in die Mundhöhle hinein vorragt. — Die antennalen Sinnesorgane von *Aphis* beschreibt Flögel (1904--05), auf dessen Mitteilung hier verwiesen sei.

Neuroptera und Panorpata. Sinnesgruben fehlen nach Hauser (1880) und v. Rath (1888) bei *Sialis*, *Chrysopa*, *Hemerobius* und *Panorpa*, und es sind nur lange Tastaare und kleine blasse durchscheinende Zäpfchen an der Antenne nachweisbar. Kleine Kegel finden sich an den Tastern (*Sialis*, *Hemerobius*, *Panorpa*).

Trichoptera. Den Trichopteren (*Phryganea*) fehlen Gruben, doch sind außer den gewöhnlichen Haaren gerade und gebogene, lange, blasse Sinneshaare vorhanden. Auch die Taster tragen Sinneshaare (v. Rath).

Lepidoptera. Jedes Glied des Fühlerkolbens von *Vanessa io* L. trägt etwa 50 Gruben, welche keine Membran besitzen und den Fühlergruben der Dipteren ähnlich sind. Einfache Gruben herrschen vor. Sie haben annähernd die Gestalt eines umgekehrten Trichters; aus der Mitte ihres Bodens ragt das fast zylindrische, abgerundet endende Riechzäpfchen frei in die Höhle hinein, welches nur einer großkernigen Sinneszelle angehört, an die eine Nervenfasern herantritt (Hauser 1880). Diese Gruben wurden dann auch (Ruland 1888) bei Geometriden und Mikrolepidopteren und allgemein für die Lepidopteren durch v. Rath nachgewiesen, den Nagel bestätigt. Schenk rechnet hierher auch die Grubenhaare von *Psyche* und die Kegel von *Ino*, welche im Prinzip ebenso gebaut seien, wie die echten „Sensilla coeloconica“. Die Gruben sind derart in das Chitin eingeschlossen, daß der in ihnen gelegene Kegel nach der Antennen- oder Fiederspitze weist. Der von einer äußerst dünnen Chitinmembran gebildete Kegel (rezeptor. Forts.) sitzt einem kugligen Chitinbläschen (Kraepelin's „Klöppel“) auf und erscheint bald mehr haarförmig zugespitzt (*Psyche*), bald am Ende

abgerundet. Seine Spitze ist geschlossen (Nagel, Schenk), was für alle antennalen Sinnesorgane der Insekten zutrifft. Die Sensilla coeloconica können zum Schutz gegen mechanische Schädigung von einem Kranz solider, nach der Grubenöffnung konvergierender Borsten umgeben sein (*Fidonia*, *Orgyia*). — Von dem die Fiederchen durchziehenden Hauptnerven zweigt sich ein zarter Strang ab, der zu einem allem Anscheine nach zweizelligen Sinnesapparate führt, der übrigens auch (*Ino pruni* Schiff.) mehrzellig werden kann; dieser Nervenstrang ist bisweilen so kurz, daß die Sinneszellen dem Hauptnerven anzuliegen scheinen (*Fidonia*, Fig. 83). Bei *Ino pruni* Schiff. enthält der abgezweigte Stamm Nervenlemente für mehrere Sinnesorgane. — Die Kerne der Sinneszellen sind groß und chromatinreich; ihr Terminalstrang (Komplex der oberflächlich austretenden Neurofibrillen) tritt in den Sinneskegel und läßt sich bis zu dessen Mitte verfolgen (Schenk).

Die „Sensilla styloconica“ fand zuerst Leydig bei *Acherontia* und *Catocala*; Ruland und Nagel konstatierten ihr Vorkommen bei „allen“ Lepidopteren ♂ und ♀ (exklus. Rhopalocera). Demgegenüber behauptet Schenk, daß sie nicht so allgemein ver-

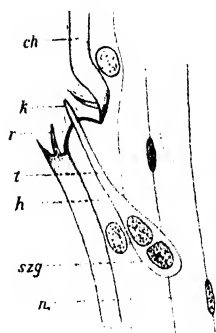


Fig. 83.

Längsschnitt durch ein Sensillum coeloconicum von *Fidonia pinivaria* L.; vergr. 1140:1. (Schenk 1902.)

ch Chitin. k Grubenkegel (Sens. coeloconicum). r Borstenkranz. t Terminalstrang. h Epiderm. szg Sinneszellengruppe. n Nerv.



Fig. 84.

Zwei Sensilla styloconica nebst ihrem Träger von *Fidonia pinivaria* L. Vergr. 440:1. (Schenk 1902.)

st Endzapfen (Sensillum styloconicum), sty dessen Träger.

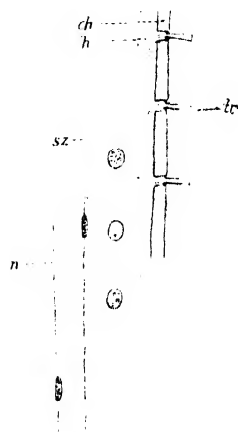


Fig. 85.

Längsschnitt durch mehrere Sensilla trichodea von *Fidonia pinivaria* L., halbschematisch; vergr. (Schenk 1902.)

ch Chitin. h Epiderm. sz Sinneszelle. n Nerv. tr Sinneshaar (Sensillum trichodeum).

breitet seien und z. B. bei *Ino*, *Psyche* und *Euprepia aulica* L. fehlen. Diese Organe (Fig. 84) sind sehr kleine Kegelchen, welche auf längeren Zapfen sitzen, deren Oberfläche genau ebenso gestaltet ist, wie die der übrigen Antenne, und die nichts weiter sind als hohle Auswüchse der Antennenglieder, auf welchen erst die Kegelchen als die eigentlichen rezipierenden Organe sitzen (Nagel).

Man kann die antennalen Hautsinnesorgane der Lepidopteren in zwei Gruppen zerlegen: bei den einen ist das zur Verwendung gelangte Chitin dickwandig und geeignet, mechanische Reize aufzunehmen, die durch Druck oder Zug auf die Nervenenden übertragen werden; bei den anderen besteht das Chitingebilde aus einer dünnen Membran, welche für chemische Reize durchlässig ist. Die einfachen Haare sind die ursprünglichsten Sinnesorgane, aus deren Umbildung und Funktionsveränderung die spezialisierten Organe hervorgehen.

a) Dickwandige Sinnesorgane. Die Sensilla chaetica (borstenartige Sinnesorgane) sind spitz ausgezogene borstenartige hohle Bildungen mit relativ dicker Cuticula, welche mit der Haut der Antenne beweglich artikulieren; ihre Sinneszellen sind nicht genau bekannt (Schenk).

Die Sensilla trichoidea sind hohle, etwas gebogene, dunkel pigmentierte, beweglich eingelenkte Haare von der Gestalt nahezu gleich weiter Chitinröhren. Im männlichen Geschlechte sind sie bis 0,12 mm lang, bei den Weibchen kürzer. Die zugehörige Sinneszelle ist langgestreckt und enthält einen großen Kern; sie tritt aus dem platten Epiderm heraus und besitzt oberflächlich einen Terminalstrang (v. Rath), basal den Effektor (Fig. 85).

Die Sensilla basiconica sind ebenständige, dicke, aus starkem Chitin bestehende, an der Spitze abgerundete, beweglich eingelenkte Sinneskegel. Ihr nervöser Endapparat ist nicht bekannt (Schenk).

b) Dünnwandige Sinnesorgane. Die Sensilla coeloconica und styloconica haben wir bereits kennen gelernt.

Die Verteilung dieser Sinnesorgane auf der Antenne ist für ihre Funktion nicht ohne Bedeutung. (Näheres siehe Schenk 1903.) Die S. coeloconica liegen so, daß sie wahrscheinlich während des Fluges dem Luftstrom entgegengerichtet sind. Der Luftwechsel ist für die Unterscheidung der Gerüche ja zweifellos von großem Werte (Schenk).

Sexuelle Unterschiede. Diese sind bei den Lepidopteren hauptsächlich quantitativ; es handelt sich in der Regel nur um eine verschiedene Anzahl antennaler Sinnesapparate bei beiden Geschlechtern (Schenk 1903). Nieden (1907) kommt nach dem Studium des Geschlechtsdimorphismus der Antennen bei zahlreichen Arten zu folgenden, mit Schenk übereinstimmenden Schlüssen:

Die S. coeloconica (Grubenkegel) dienen dem Männchen dazu, den Duft des Weibchens wahrzunehmen und dieses zum Zwecke der Kopulation aufzuspüren; sie sind also Geruchsorgane (Hauser, Kraepelin, Ruland, v. Rath, Nagel, Schenk). Die S. trichoidea gestatten dem Männchen während seines schnellen Fluges eine Orientierung über den Luftwiderstand, seine Lage im Raum und über seine Annäherung an Hindernisse. Die wenig oder gar nicht fliegenden Weibchen bedürfen dieser Sinnesorgane nicht und besitzen sie darum nur in sehr schwacher Entwicklung. — In beiden Geschlechtern in gleicher Ausbildung und Anzahl sind die S. chaetica und styloconica vorhanden. Die S. chaetica dürften außer zur Vermittlung von Tastempfindungen (Schenk) bei der Bewegung des Tieres auf festen Körpern dazu dienen, die S. styloconica und trichoidea vor Verletzungen durch Aufstoßen zu schützen. Die S. styloconica sind zweifelhafter Funktion; vielleicht dienen sie zum Aufspüren der Nahrung (Schenk) und der Futterstoffe für die Raupen in unmittelbarer Nähe. Die Sensilla basiconica (*Fidonia* ♀) können nach Schenk nur mechanische Reize perzipieren.

Versuche haben gelehrt, daß die Tagfaltermännchen bei dem Suchen nach dem anderen Geschlechte vorzugsweise durch den Gesichtssinn geleitet werden, die Nachtfalter dagegen durch ihren oft sehr feinen Geruch. Damit, daß das Geruchsvermögen bei sehr vielen Nachtfaltern besser entwickelt ist als bei Tagfaltern, steht auch die oft mächtige Vergrößerung der Antennenoberfläche namentlich bei deren Männchen in Übereinstimmung. Daß die schwächere Ausbildung der Antennen vornehmlich bei den Spinnerweibchen recht auffallend in Erscheinung

tritt, erklärt sich daraus, daß diese großenteils des Geruches auch nicht mehr zum Auffinden der Nahrung bedürfen. Bei den Noctuiden aber steht der Geruchssinn nicht nur im Dienste der geschlechtlichen Funktion (♂), sondern führt auch das Tier (♂ und ♀) zur Nahrungsquelle, daher hier beide Geschlechter mit gleichen oder doch viel weniger verschiedenen Antennen ausgestattet sind.

Die Taster der Lepidopteren sind deshalb von besonderem Interesse, weil in ihrem letzten Gliede (wohl allgemein) eine große, meist flaschenförmige Grube existiert, deren unterer Teil eine große Anzahl von Sinneskegeln trägt (Fig. 86). Die Grubenöffnung pflegt an der Spitze des Palpus zu liegen und ist von dicht stehenden Schuppen umgeben (v. Rath 1888).

Als Geschmacksorgane finden sich nach Kirbach (1883) zwei rundliche Papillenfelder an der Unterfläche des Schlundkopfes und (vielleicht) zwei größere Papillen nahe am Hinterende des Schlundkopfes.

Die Rüssel der Rhopaloceren, Noctuiden, Geometriden und Bombyciden pr. p. tragen an ihrer Spitze mehr oder minder zahlreiche zapfenförmige Anhänge von sehr verschiedener Länge und Gestalt bei den verschiedenen Arten, rund oder kantig, am Ende mit deutlichem kegelförmigen Spitzchen besetzt. Bei Sphingiden und Zygaeniden sind die Zäpfchen auf den ganzen Rüssel verteilt; bei den

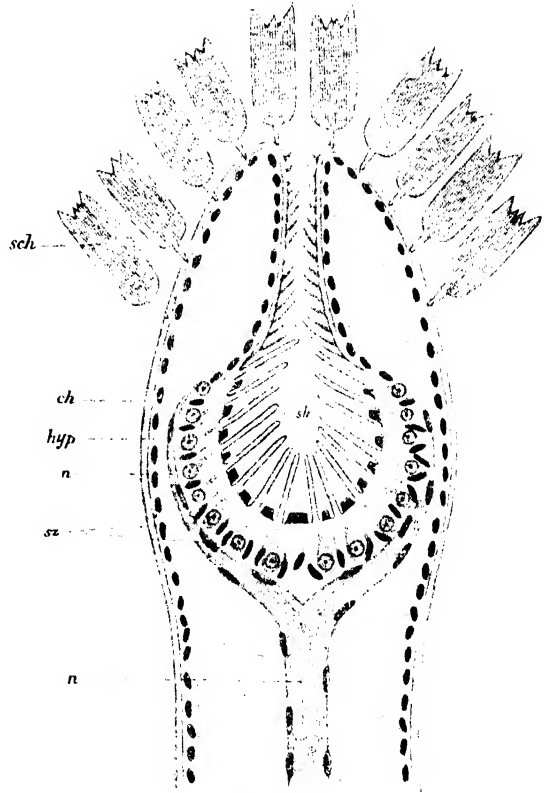


Fig. 86.

Längsschnitt durch die Spitze des Palpus labialis von *Pieris brassicae* L. Vergr. 690:1. (v. Rath 1888.)
sch Schuppe. ch Chitin. hyp Epiderm. n Nerv. sz Sinneszellen.

Bombyciden mit ihren oft rudimentären Rüsseln wechseln beide Arten der Verteilung, und an stark rückgebildeten Rüsseln sind die Zäpfchen wenig oder garnicht entwickelt. Der Bau der Zapfen bleibt bei nahe verwandten Arten trotz verschiedener Größe stets gleich; die Spezies von *Argynnis* besitzen z. B. alle glatte Zapfen, von *Pieris* kurze Zapfen mit seitlichen Leisten und relativ langem Kegel, von *Vanessa* einen Zackenkranz. Bei manchen Sphingiden (*Deilephila euphorbiae* L., *Macroglossa stellatarum* L.) sind die Zapfen in Gruben eingesenkt, aus welchen nur noch die Kegelspitze hervorragt. Auf Grund ihrer Innervierung vom Rüsselnerven erscheint die Natur dieser Apparate als Sinnesorgane erwiesen. Nagel (1894) hält sie für vollkommene Tastapparate, denen

aber Schmeck-(und Riech-?)Vermögen schwerlich fehlen dürfte. Daß sie zum Aufreißen der Blütenzellen und Nektarien dienen, glaubt er nicht. Breitenbach (1882) betrachtet sie ebenso wie die chitinösen Widerhaken, die er an manchen Rüsseln fand, als Organe zum Aufreißen der Nektarien; wie Nagel gezeigt hat, mit Unrecht.

Raupen. Nur das äußerste Ende der Antennen trägt Sinnesorgane, deren Bau bei den verschiedenen Arten sehr übereinstimmt (Fig. 87). Es handelt sich um Tastborsten, Gruben ohne Kegel, die bei Larven sehr verbreitet sind, und Kegel, die wohl als Riechorgane gedeutet werden dürfen. — Das Labium ist weder mit Riech-, noch mit Schmeckorganen ausgestattet, und der Tastsinn ist auf den Palpus labialis (abgesehen von den Antennen) beschränkt. Der Nerv des Maxillartasters versorgt eine Anzahl blasser stumpfer Kegel des Endgliedes (auch Gruben ohne Kegel?). An der Maxille selbst stehen zwischen Sinnesborsten zwei eigentümlich gebaute Zapfen (näheres bei Nagel 1894); diese maxillaren Sinnesorgane dienen jedenfalls dem Geschmacksvermögen, vielleicht zum Teil auch der Geruchsempfindung (Nagel).

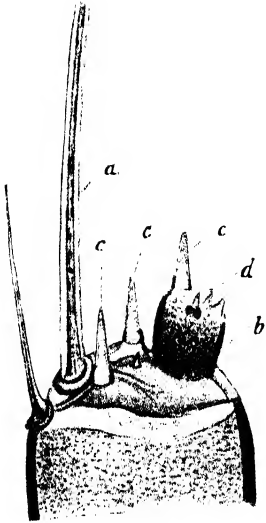


Fig. 87.

Fühlerspitze der Raupe von *Mamestra pisi* L. mit langer Borste (a) (abgebrochen gezeichnet), dem Aufsatz (b) und den großen (c) und kleinen (d) Geruchskegeln. Vergr. 160:1. (Nagel 1894.)

Coleoptera. Bei den Carabiden, Cerambyciden, Curculioniden, Chrysomeliden und Canthariden fand Hauser nur Tastborsten (gegen Lespès); dagegen besitzen die Gattungen *Silpha*, *Necrophorus*, *Staphylinus*, *Philonthus* und *Tenebrio* Fühlergruben, *Philonthus aeneus* Rossi sogar auf jeder Seite des Endgliedes zusammengesetzte Gruben von derselben Art, wie sie bei den Dipteren verbreitet sind.

An den nach außen gerichteten Flächen des ersten und siebenten (♂) oder sechsten (♀) Antennenblattes und an den Rändern der übrigen Blätter von *Melolontha* und anderen Lamellicornia stehen zerstreute Borsten; die inneren Flächen der 1. und 7. Lamelle dagegen und die beiden Flächen des 2. und 6. Blattes sind mit dicht aneinander gereihten, ziemlich seichten Vertiefungen von unregelmäßiger Gestalt besetzt (kreisrund bis hexagonal), deren Boden in der Mitte eine von einer wallartigen Erhöhung ringförmig umgebene Öffnung trägt. Diese ist von einer äußerst zarten Membran in Gestalt eines nach der Grubenhöhle hin konvexen Bläschens überdeckt, welche dem Wall aufsitzt. Der Hohlraum der Blase setzt sich epidermwärts in einen Kanal fort, in welchen der lange Fortsatz der Sinneszelle hineinragt. Solcher Apparate sind bei dem Männchen etwa 39 000, bei dem Weibchen 35 000 an jeder Antenne entwickelt (Hauser).

Deutliche Fühlergruben finden sich bei *Dytiscus* (je 60—80 auf den sieben letzten Gliedern an den beiden oberen Dritteln ihrer Innenseite); außerdem stehen zerstreut auf den sieben letzten Gliedern (an deren Enddrittel) in becherförmigen Gruben kegelförmige Zapfen, welche oberhalb ihrer Mitte eine starke Einschnürung aufweisen. Sie sind den ähn-

lichen Bildungen der Bienen und Wespen morphologisch und physiologisch gleichzusetzen und kommen auch an den Maxillar- und Labialtastern dieses Käfers (sowie anderer Arten, z. B. *Carabus*) vor.

An den Tastern der Coleopteren fand vom Rath (1888) schon vor ihm von Leydig beschriebene Sinnesorgane in Gestalt eines mit wenigen großen Kegeln besetzten Sinnesfeldes an der Spitze des Endgliedes. Die Anzahl der Kegel ist bei *Carabus* außerordentlich groß. Am mittleren Teile des Labiums finden sich (*Tenebrio*), wie auch bei vielen anderen Insekten, „Geschmacksorgane“ als kleine Kegel in beschränkter Anzahl. Auch Tasthaare sind an den Mundextremitäten nachgewiesen (vom Rath 1888).

Die Grubenkegel und Haare an Antennen, Tastern und Mund von *Dytiscus* (u. a. Käfern) faßt Nagel (1894) als Tastorgane auf. Als wichtigsten Tastapparat der Dytisciden betrachtet er die Zäpfchen der Tasterspitze; ob sie auch dem Geschmackssinn dienen, ließen die Versuche mit lebenden Tieren unentschieden; im Dienste dieses Sinnes stehen nach Nagel eher die hohlen Grubenkegel der Taster. Geschmacksorgane sind außerhalb des Mundes sicher vorhanden, wie die Versuche zeigten, liegen aber auch in Gestalt der Gaumenplatte innerhalb der Mundhöhle. Das innere Geschmacksorgan (Gaumenorgan) stellt Fig. 88 dar. Die Anzahl der Schmeckorgane beträgt auf jeder Gaumenhälfte etwa 95 (*Dytiscus marginalis* L.), 65 (*Acilius sulcatus* L.) oder 25 (*Colymbetes* und *Ilybius*). Sie wurden von Nagel bei zahlreichen Coleopteren aus verschiedenen Familien und auch bei einer Larve nachgewiesen.

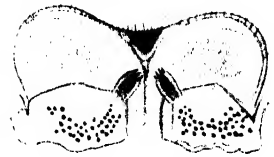


Fig. 88.

Geschmacksorgane
am Gaumen von *Acilius
sulcatus* L. Vergr. 25 : 1.
(Nagel 1894.)

(Die Geschmacksgrubenkegel sind durch schwarze Punkte markiert und dadurch mehr hervorgehoben, als es in Wirklichkeit der Fall ist.)

Die kelchförmigen Organe an Fühlern und Tastern von *Dytiscus* können dem Riechvermögen für die Zeit des Aufenthaltes in der Luft, möglicherweise aber auch zur Regulierung des Schwimmens dienen; die letztere Auffassung hat nach Nagel's Beobachtungen und Versuchen mehr für sich.

„Die Hautsinnesorgane der *Dytiscus*-Larve stehen mit denjenigen des fertigen Käfers in gar keinem Zusammenhange, haben dagegen viel Ähnlichkeit mit den bei anderen Larven vorkommenden Formen“ (Nagel 1894). Die Larve ist ärmer an Sinnesorganen als der Käfer; Tastkegel, Haare und Gruben ohne Kegel sind beiden gemeinsam. Die charakteristischen larvalen Sinnesorgane (an der Spitze von Antennen und Tastern) und die glatten Haare am Kopfrande fehlen der Imago. Ein äußeres Schmeckorgan an Fühlern und Tastern scheint in Gestalt der zarten Kegel bei der Larve sicher vorhanden zu sein (Nagel).

Strepsiptera. Bei *Stylops* ♂ fand vom Rath kleine einfache Gruben in großer Anzahl an den Antennen.

Diptera. Die Sinnesgruben der Fliegenantennen beschrieb zuerst Leydig (1860). Graber deutete sie irrthümlich als Gehörorgan (*Helomyza* u. a.), Mayer (1878-79) wies sie in verschiedener Anzahl und Ausbildung bei einer Reihe von Dipteren nach. Auch Hauser (1880) konstatierte an mehr als 60 Arten die außerordentlich verschiedene Anzahl dieser Organe, die er als Geruchsapparate auffaßt; sie gehören

bei den Brachyceren wohl ausschließlich dem dritten Antennengliede an. *Helophilus florens* L. hat nur eine Grube auf jeder Antennenscheibe, *Echinomyia grossa* L. dagegen mehr als 200. In manchen Familien kommen nur zusammengesetzte Gruben vor, deren Lumen 10—100 Riechhaare

enthält, während die Tabaniden, Asiliden, Bombyliden, Leptiden, Dolichopodiden, Stratiomyiden und Tipuliden einfache Geruchsgruben mit je nur einem Riechstäbchen besitzen. Die Gruben sind stets nach außen offene, sackförmige Einstülpungen der Antennenhaut von mannigfaltiger Gestalt. In ihrer Struktur weichen sie nur wenig voneinander ab.

Bei *Cyrtoneura stabulans* F. (Fig. 89) sind die Riechgruben im allgemeinen trichterförmig; sie beginnen mit kleiner runder Öffnung, welche ein Borstenkranz schützt. Der ziemlich stark gewölbte Grubenboden sowie ein Teil der übrigen Grubenwand ist mit kleinen zarten blassen borstenförmigen Cuticularerhebungen ausgekleidet, zwischen welchen auf dem Boden je nach der Größe der Grube 30—100 kleine dünnwandige bläschenförmige Erhabenheiten stehen, durch deren mittlere Öffnung die Riechstäbchen in die Grubenhöhle hineinragen,

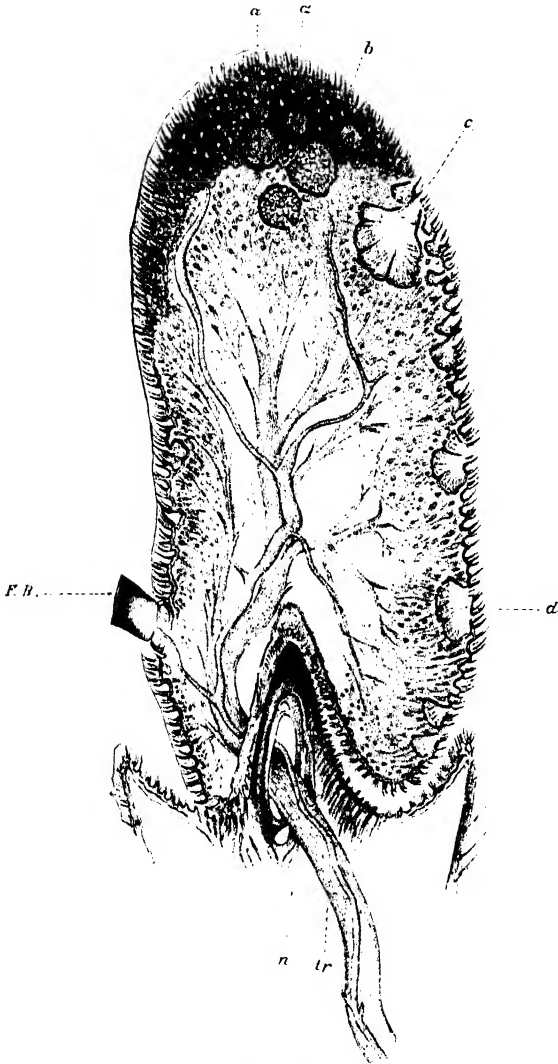


Fig. 89.

Vertikaler Längsschnitt durch das dritte Antennenglied von *Cyrtoneura stabulans* F., die Spitze nur angeschnitten. Vergr. 150:1. (Hauser 1880.)

n Antennennerv. *tr* Trachee. *a*, *a* durch die Fühlerdecke hindurchscheinende Geruchsgruben. *b* horizontal durchschnittenen Geruchsgruben. *c*, *d* senkrecht durchschnittenen Geruchsgruben.

deren Form Fig. 90 zeigt. Sie stehen in direkter Verbindung mit den großen Sinneszellen und sind chitinös. Der große Antennennerv entsendet zu jeder Grube einen ziemlich starken Ast, der sich an seinem Ende der Anzahl der Riechzellen entsprechend auffasert (Hauser 1880).

Die zusammengesetzte Grube an dem Fühlerkolben von *Volucella bombylans* L. läßt in der Nachbarschaft der Eingangsöffnung zunächst Schutzhaare erkennen, welche das Eindringen von Fremdkörpern verhindern. In dem nun folgenden erweiterten Taschenabschnitt stehen einfache Gruben in radiärer Anordnung und größerer Anzahl; die Tasche geht dann durch einen verengten Abschnitt ihres Bodens, der wiederum mit Schutzborsten ausgestattet ist, in die innere größere Tasche über, deren Boden auf halbkugligen Erhebungen Sinneshaare trägt. Die Sinneszellen der zusammengesetzten Grube hält Röhler ebenso wie die

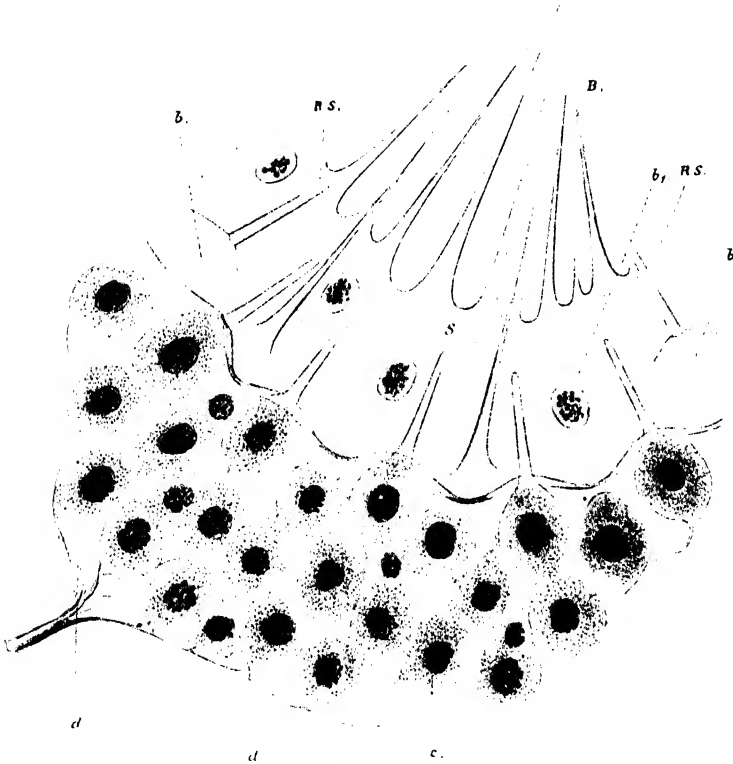


Fig. 90.

Kleiner Abschnitt des Grubenbodens von *Cynomyia mortuorum* L. Vergr. 1500:1. (Hauser 1880.)

B Chitinborsten, mit welchen die Geruchsgrube ausgekleidet ist. *b* bläschenförmige Erhebungen des Bodens, welche den Riechstäbchen zum Durchtritt dienen. *b₁* dieselben von oben gesehen und angeschnitten. *c* Riechzellen. *RS* Riechstäbchen. *d* Nervenfasern. *s* Sinnesgrubenboden.

blassen Haare auf dem kolbigen Antennengliede für Geruchsorgane (Röhler 1906).

Bei den Pupiparen geht mit einer stärkeren Ausbildung der Tastfähigkeit die Rückbildung der Augen Hand in Hand, wie bei den kavernikolen Insekten. An der Basis jedes der zahlreichen Sinneshaare findet man eine gangliöse Anschwellung, die aus mehreren Zellen besteht, an welche ein Nerv herantritt (Massonat 1909).

An dem Rüssel der Dipteren unterscheiden Künckel und Gazonnaire (*Volucella*) Tasthaare mit „mehrzelligem Ganglion“, Drüsenborsten und Kegel (Geschmacksorgane). Vom Rath wies Sinneszellen an der Basis der Tasthaare nach. Die „Drüsenborsten“ sind vermut-

lich ebenfalls Sinnesorgane, wenn auch die zugehörige Zelle einer Drüsenzelle ähnlich sieht. — Die an der Oberlippe und am Pharynx befindlichen blassen Haare mit je einer Sinneszelle wurden als Geschmacksorgane gedeutet (Meinert, Künckel, Gazagnaire); Kraepelin hält sie für Tastorgane.

Larven. Raschke (1887) beschreibt die Tasthaare der *Culex*-Larve als Chitinbildungen von äußerst wechselnder Gestalt, welche von den verschiedensten Teilen des Körpers weit in das umgebende Medium hineinragen. Die großen Tasthaare des Thorax und Abdomens schwellen an ihrer Basis kugelförmig an und sind geknickt; die innere Fläche des Kniewinkels ist viel zarter chitinisiert. An der Antenne finden sich „Riechkolben“ (Zapfen).

Lauterborn (1905) beschreibt die schon von Meinert, Miall und Hammond gefundenen Sinnesorgane der Antenne von *Chironomus*-Larven, welche dem auf das Basalglied folgenden Antennenglied angehören, als birnenförmige kelchartige Bildungen, deren Wand durch zahlreiche gekrümmte Borsten versteift ist, die sich wie die Stäbe eines Käfigs über dem zentral gelegenen Sinneskegel zusammenschließen. In anderen Fällen sind die Sinneskegel kerzenförmig und tragen eine sehr feine Sinnesborste; die freien Enden der den Kegel umstellenden Borsten erscheinen schwänchenartig zusammengedreht. Ferner kommen sehr kleine, am Ende eines langen, bogenförmig gekrümmten, farblosen Stieles sitzende Sinnesorgane vor von wesentlich demselben Bau, wie die erstbeschriebenen; der den kurz zuckerhutförmigen Sinneskegel umstehende Stäbchenkelch ist oval und am freien Ende etwas konkav ausgehöhlt. Hinsichtlich der Funktion dürfte nach Lauterborn die Annahme die meiste Wahrscheinlichkeit haben, daß die Organe, welche, soweit bekannt, röhrenbewohnenden Larven zuzukommen scheinen, dazu dienen, dem Tier Aufschluß zu geben über einen Wechsel in der chemischen oder physikalischen Beschaffenheit des Wassers außerhalb der Röhre, ohne daß die Larve sich mit ihrem Körper aus ihrem schützenden Gehäuse zu entfernen braucht.

Geschmacksorgane scheinen den Dipterenlarven (*Culex*, *Stratiomys*) ganz zu fehlen.

Hymenoptera. Bei den Hymenopteren (Fig. 91) sind Geruchskegel und Geruchsgruben vorhanden, erstere jedoch in beschränkterer Anzahl. Bei den Ichneumoniden sind Porenplatten und häufig hakenförmige Kegel nachgewiesen (Nagel 1894), *Formica* dagegen scheint mehr Kegel als Gruben zu besitzen, und die Tenthriniden verfügen nur über Kegel (Hauser). Die Cynipiden, Braconiden, Evaneiden haben zahlreiche Porenplatten, die Kegel fehlen ganz (Nagel). Die sexuellen Unterschiede im Bau der Hymenopternantennen sind teils nur quantitativer, teils (Apiden) aber auch qualitativer Art. An verschiedenen Sinnesorganen trägt die Antenne:

1. Sensilla placodea (Porenplatten Kraepelin's, Membrankanäle vom Rath's). Sie finden sich in beiden Geschlechtern bei Apiden und Vespiden, bei den letzteren und solitären Apiden im männlichen Geschlechte nur wenig zahlreicher. (Bei *Apis mellifica* L. ♂ ca. 31 000, ♀ nur ca. 4000, doch größer als bei dem ♂.) Es sind mehr oder minder dicke Platten, die durch eine dünne ringförmige Membran allseitig mit der Fühlerdecke fest verbunden sind. Bei den Vespiden sind sie in einen Chitinring eingespannt, der sich aus einer Grube erhebt, gleichen also im ganzen einem niedrigen im gleichen Niveau mit der Antennen-

oberfläche abschließenden, an der Spitze abgeplatteten Grubenkegel, dessen in die Längsrichtung der Antenne fallender Durchmesser sich um das Mehrfache verlängert hat. Die zugehörigen Sinneszellengruppen liegen dicht gedrängt; jede entsendet einen Terminalstrang zur Porenplatte (mit der er in Verbindung tritt) und ist im Porenkanal von Hypodermiszellen umgeben, deren eine, durch ihre Lage und Form ausgezeichnet, als membranbildende in Frage kommt (Hauser), indem sie eine die Spaltöffnung schließende Platte erzeugt (Fig. 92): Schenk.

Den *S. placoidea* wird von manchen Autoren Riechfunktion zugeschrieben (H. Müller, Kraepelin, vom Rath), andere halten sie für Gehörorgane (Ruland). Nagel schreibt ihnen die Perzeption chemischer und mechanischer Reize zu. Schenk sagt hierüber: „Ist

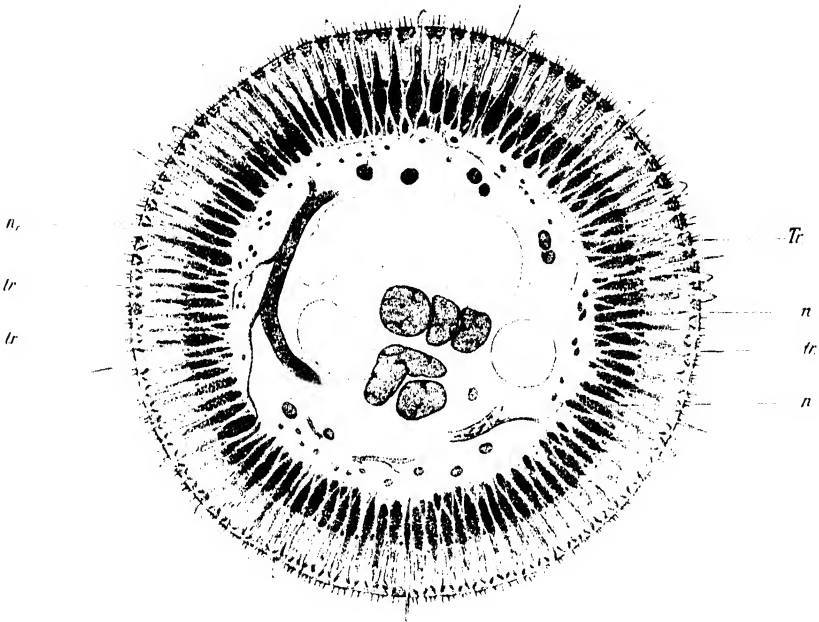


Fig. 91.

Querschnitt durch ein Glied der Fühlergeißel von *Vespa crabro* L. Vergr. 126:1. (Hauser 1880.)

n Zweige des Antennennervens. *m* starker Ast des Antennennervens. *Tr* aufgetriebene Stelle einer Trachee. *tr* Tracheenzweige.

z. B. eine Biene oder eine Wespe in einem Zimmer eingeschlossen und fliegt sie, einen Ausgang suchend, an den verschlossenen Fenstern umher, so stößt sie nie mit ihrem Körper an die Scheiben, wie man es z. B. bei den Fliegen beobachten kann. Es ist nun sehr wohl denkbar, daß die *S. placoidea* die Tiere von der Anwesenheit der Fensterscheibe in Kenntnis setzen, indem die Luft, die das Tier verdrängen muß, an den Scheiben komprimiert wird und so auf die Porenplatten einwirkt. Daß eine solche Einrichtung für die in dunklen Höhlen lebenden Tiere von hoher Bedeutung ist, leuchtet ohne weiteres ein“.

2. *Sensilla trichoidea* (varia) sind bei solitären Apiden und Vespiden außerordentlich zahlreich in beiden Geschlechtern, fehlen bei *Apis mellifica* L. ♂ fast ganz, sind aber bei den ♀♀ gut ausgebildet. Es handelt sich um hohle haarartige Sinnesorgane von verschiedener

Gestalt mit wechselnder Dicke ihres Chitins, die an ihrer Basis mit einem Terminalstrang in Verbindung stehen. Sie sind durchweg Tastorgane (Schenk).

3. Sensilla basiconica (Kegel, Kolben) fehlen den Apiden ♂♂, sie scheinen aber den ♀♀ immer zuzukommen, wenn sie auch bei manchen Arten wenig entwickelt sind. Sie stehen in der Regel an den distalen Enden der Glieder auf der Dorsalseite. Bei den Vespiden treten sie in beiden Geschlechtern auf, sind aber bei den Weibchen bedeutend zahlreicher. Sie werden mit großer Übereinstimmung der Autoren als Geruchsorgane aufgefaßt und gleichen in ihrem Bau ganz den *S. coeloconica* der Lepidopteren, nur mit dem Unterschiede, daß sie flächenständig sind. Eine Öffnung an der Spitze der

Kegel existiert auch hier nicht (Forel, Nagel, Schenk).

4. Sens. coeloconica (Grubenkegel, Champagnerpfropforgane) sind in beiden Geschlechtern in gleicher Anzahl vorhanden, vielleicht

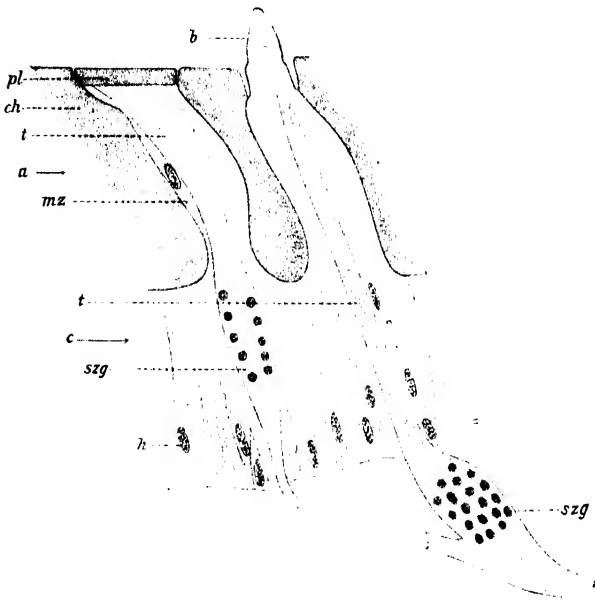


Fig. 92.

Ein Sensillum placoidum und ein Sensillum basiconicum der Arbeiterin von *Vespa crabro* L. im Längsschnitt. Vergr. 610:1. (Schenk 1902.)

b Kolben oder Kegel (Sens. basiconicum). *pl* Porenplatte (Sens. placoidum). *ch* Chitin. *t* Terminalstrang. *mz* Membranbildende Zelle. *szg* Sinneszellengruppe. *h* Epiderm.



Fig. 93.

Längsschnitt durch ein Sensillum coeloconicum von *Apis mellifica* L. Vergr. 750:1. (Schenk 1902.)

ch Chitin. *k* Sensillum coeloconicum. *h* Epiderm. *t* Terminalstrang.

bei den Männchen etwas zahlreicher. Von Hicks (1859) zuerst bei *Myrmica rufa* L. gefunden und von Forel bei Formiciden und Apiden als Champagnerpfropforgane bezeichnet, wurden sie von Kraepelin, Ruland, vom Rath, Nagel und Schenk nachgewiesen (Fig. 93). Aus dem Grubengrunde erhebt sich ein spitzer Kegel mit spitzenwärts dünner werdender Chitinwand. — Sie sind wahrscheinlich Geruchsorgane.

5. Sens. ampullacea (Forel's Flaschen) verteilen sich auf die Geschlechter wie die *S. coeloconica*. Bei den Männchen sind sie zu Bündeln vereinigt. Sie sind kürzer als die Grubenkegel, und ihr Chitin erscheint gleichmäßig dick. Die Sinneszellen entsenden einen Terminalstrang und erweisen dadurch ihre sensible Natur (Schenk u. a. gegen Kraepelin, der sie für Drüsenzellen hält). Lubbock, Nagel und

Schenk halten es für möglich, daß es sich in ihnen um Hörorgane handle. Buttell-Reepen (1900) hat sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Bienen Hörvermögen und Tonempfindung besitzen.

Die von Berthoumieu (1894) als „Tyloides“ (τύλος und εἶδος) bezeichneten und von R. du Buysson bei den Ichnumoniden beobachteten Sinnesorgane finden sich auch bei *Trigonalys* ♂ auf fünf hintereinander gelegenen Gliedern der Antennen und nehmen dort etwa zwei Drittel des Außenrandes ein. Das Chitin über den Sinneszellen ist frei von Borsten und verdickt; es zeigt eine feine Streifung senkrecht zur Oberfläche (Fig. 94), welche durch feine Kanälchen hervorgerufen wird. Das übrige Chitin trägt Tastborsten. Diese Organe dienen wahrscheinlich der Geruchswahrnehmung (Bugnion 1910).

An den Tastern der Ichnemoniden, Wespen, Ameisen finden sich außer den gewöhnlichen Haaren blasse längere Sinneshaare mit je einer deutlichen Sinneszellengruppe (v. Rath). Der Mundhöhle angehörige, warzenförmige Sinnesorgane fand Wolf (1876) bei allen Hymenopteren und deutet sie als Geruchsorgane (? D.). Meinert (1882), Forel und Will (1885) beschreiben Sinnesorgane an der Spitze und Basis der Zunge und der Unterseite der Maxillen (Geschmacksorgane). An der Spitze (dem „Löffelchen“) des Labiums von *Bombus* sah Krapelin außer Tastborsten noch keulenförmig endende Borsten (Kegel), die er als Geschmacks- und Geruchsorgane anspricht (vgl. auch Demoll 1901).

Das Gaumenorgan der Hymenopteren trägt nach Lubbock bei den Chalcidiiden oft nur eine oder zwei Gruben, bei den Evaneiden 7, den Proctotrupiden 15, Tenthrediniden 12 bis 24, *Vespa vulgaris* L. 20, tropische Wespen pr. p. 40. Bei *Apis mellifica* L. besitzt die Drohne 50, die Königin gegen 100, die Arbeiterin etwa 110. Die Braconiden besitzen nur wenige Schmeckgruben (Nagel).

Die Laden der Maxillen der Tenthrediniden tragen an ihrem Innenrande mehrere Reihen kleiner Sinneskegel, welche sich auch oben und vorn an der Glossa und an den Paraglossen finden (Demoll 1901).

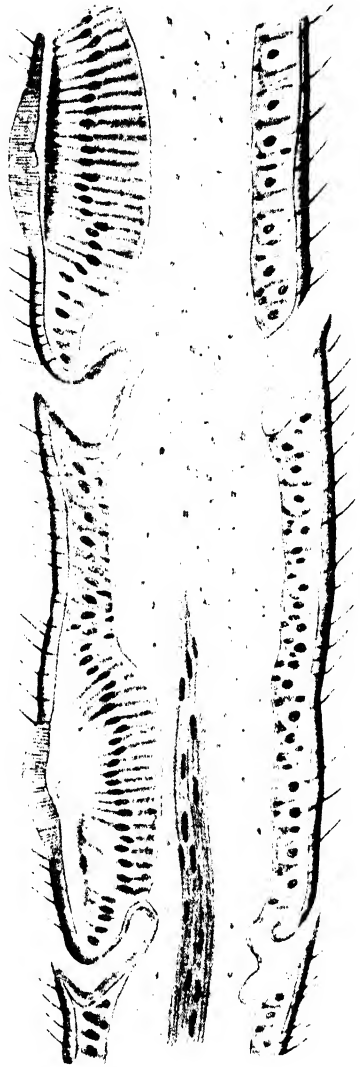


Fig. 94.

Längsschnitt durch die Antenne des Männchens von *Trigonalys Hahnii* Spin. mit zwei „Tyloiden“. Vergr. ca. 220:1. (Bugnion 1910.)

Am Endgliede des Labialtasters von *Sirex* befindet sich eine napfförmige Vertiefung mit enger Öffnung nach außen. In diesem Becher stehen radiär zum Mittelpunkt hinzeigende Sinnesborsten. Diese, etwa 40—50 an der Zahl, sind ungefähr $75\ \mu$ lange, sich obeliskartig allmählich verjüngende, von einem Längskanal durchzogene Chitinborsten, welche am Ende blind geschlossen sind. Der Kanal enthält einen Nerv, der von einem kappenförmig über dem ganzen Becher gelegenen Ganglion ausgeht, welches seine Neurofibrillen durch den glockenförmig erweiterten Basalteil des Kanales in die Riechborste entsendet. Von hinten tritt ein starker Nervenstamm an das Ganglion heran, nachdem er zuvor einen oder mehrere Seitenzweige an die Peripherie des Tastergliedes abgegeben hat. Von dem Ganglion selbst zieht eine obere Partie peripheriewärts zu den Tastborsten, die besonders an der Spitze zwischen den Pinselhaaren zerstreut stehen. An der lateralen Seite der Tasterspitze liegt ein kleines, etwas eingesenktes Feld, dem einige kleine (etwa $7\ \mu$ hohe) zuckerhutförmige Kegel aufsitzen. — Demoll sieht dies Sinnesorgan als Geruchsorgan (Stiborezeptor, vielleicht auch Hygrorezeptor?) an. (Günstige Bedingungen für diese hypothetische Funktion liegen insofern vor, als die Rezeptoren während des Fluges einem beständigen Luftwechsel ausgesetzt sind, wie er für das Riechen von großer Bedeutung erscheint (Demoll 1909).

Am Ende der hinteren Segmenthälfte der Bienen fand Dreyling (1905) längere gegliederte Haare, deren jedes einer flaschenförmigen Chitinbildung aufsitzt. Die Flaschen der Königin sind kleiner und schlanker, als die der Arbeitsbiene, aber zahlreicher und mehr verzweigt; bei den Drohnen sind sie am größten und gleichen in der Form denen der Königin. Von einer gemeinsamen Basis entspringen mehrere größere und kleine Flaschen, welche an ihrem Ende je eine ringförmige Verdickung zeigen. Jede Flasche durchsetzt ein Kanal, den eine dünne elastische Membran nach außen schließt, die etwas in den Kanal eingesenkt erscheint; die Einsenkung nimmt die Haarbasis auf. — Dreyling hält sie für Tastorgane.

Sinnesorgane der Flügel.

Der Flügelnerf der Lepidopteren kommt aus dem Meso-Metathorakalganglion als Hauptstamm, welcher sich vor dem Eintritt sowohl in den Vorder- als auch in den Hinterflügel in drei Äste gabelt, die durch besondere ringartige Chitinverdickungen in die Flugorgane eindringen. Hier verzweigt sich der Nerv weiter und gibt Äste an die Flügeladern ab, von welchen auch Schuppen des Flügelfeldes versorgt werden (Näheres über ihren Verlauf siehe bei Vogel 1910)¹⁾. Jeder Nervenzweig endet in einer langgestreckten spindelförmigen Sinneszelle, die einen langen Terminalstrang zur Wurzel des Sinnesschuppenstieles entsendet. Distal findet sich eine (?) den Terminalstrang umgebende Hüllzelle. Die Form der Sinnesschuppen zeigt Fig. 95; sie sitzen fest in kleinen Alveolen (Freiling 1909).

Außer den innervierten Schuppen kommen noch zweierlei Sinnesorgane auf den Flügeln vor (Günther 1901), die wir als Sinneskuppeln (Günther) und Randsinneshärrchen (Vogel) bezeichnen wollen. Die

¹⁾ Nach Abschluß des Manuskripts erschien eine weitere Abhandlung von Vogel (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 98, H. 1, 1911), die nicht mehr berücksichtigt werden konnte.

Sinneskuppeln hat Freiling (1909) beschrieben; es sind dünnwandige flache Kuppeln, die sich von einem Chitinwall erheben und an deren Mitte von innen her der Nervenendapparat in Form eines feinen, stark lichtbrechenden Spitzchens stößt (Günther). Die Sinneszellen sind deutlich bipolar, ihr Terminalstrang läßt einen Achsenfaden erkennen, der mit einem pfeilspitzenartigen Stiftchen an der Sinneskuppelmembran endet (Freiling). Als Hilfszellen sind zwei den Terminalstrang umgebende Begleitzellen vorhanden (Vogel). Die Verbreitung dieser Sinnesorgane auf den Flügeln gibt Fig. 96 wieder.

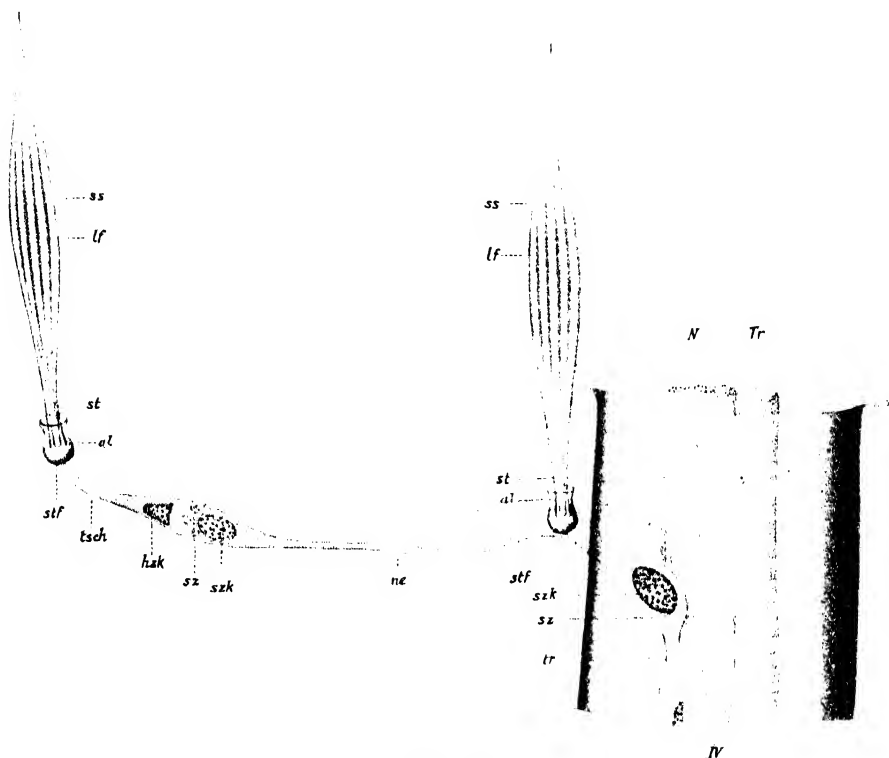


Fig. 95.

Teil der Flügelader IV mit Trachee und Nervenstamm; von letzterem geht ein Ast zur Innervierung zweier Sinnesschuppen in das Flügelab; von *Nothris verbascella* Hb. Vergr. ca. 750:1. (Freiling 1909.)

ss Sinnesschuppe. lf Längsfalte. st Schuppenstiel. al Alvoole. stf Endstiftchen des Terminalschlauches. tsch Terminalschlauch. hak Hüllzellkorn. sz Sinneszelle. szk Sinneszellkorn. ne Nervonendästchen. tr Nebentrachee. Tr Tracheenstamm. N Nerv.

Die Randadersinneshärechen sind oft mehr oder weniger gekrümmt und zeigen sehr oft an ihrer Spitze oder dicht unterhalb derselben scheinbar eine feine Öffnung, wahrscheinlich aber ein fast vollständiges Schwinden ihrer sehr starken Chitinwand; in dieser Partie dürfte der Nervenendapparat des in das Haar eindringenden Terminalstranges liegen. Die zugehörige basale Sinneszellengruppe enthält vier Kerne (ob eine Zelle mit vier Kernen oder vier Zellen vorliegen, ist nicht sicher; Vogel vermutet, daß beides vorkomme) und wird von (meist 3) großen Hüllzellen („Begleitzellen“, v. Rath) umgeben, die vielleicht eine isolierende Substanz um den Terminalstrang absondern (Vogel).

Günther glaubt in den Sinnesschuppen Organe vor sich zu haben, welche den Tastorganen der Fledermausflughaut in ihrer Leistung zu vergleichen seien und das Tier über die Windrichtung orientieren (Lufttastorgane). Mit ihrer Hilfe vermögen die Nachtfalter im schnellen Fluge Hindernissen (Zweigen usw.) auszuweichen (Freiling). Die Randadersinneshärchen faßt Freiling als Tastorgane auf, welche direkt Berührungsreize fester Körper perzipieren. In den Sinnesschuppen möchte Günther (1901) Gehörorgane erblicken; indem er diese Deutung ablehnt, vergleicht sie Freiling mit einem Aneroidbarometer: „Ob nun der Schmetterling mit Hilfe seiner Sinnesschuppen instande ist, sich lediglich über die barometrischen Verhältnisse der Luft oder mehr über das Maß der zu dem jedesmaligen Flügelschlage angewendeten Kraft zu orientieren, ist sehr schwer zu entscheiden.“

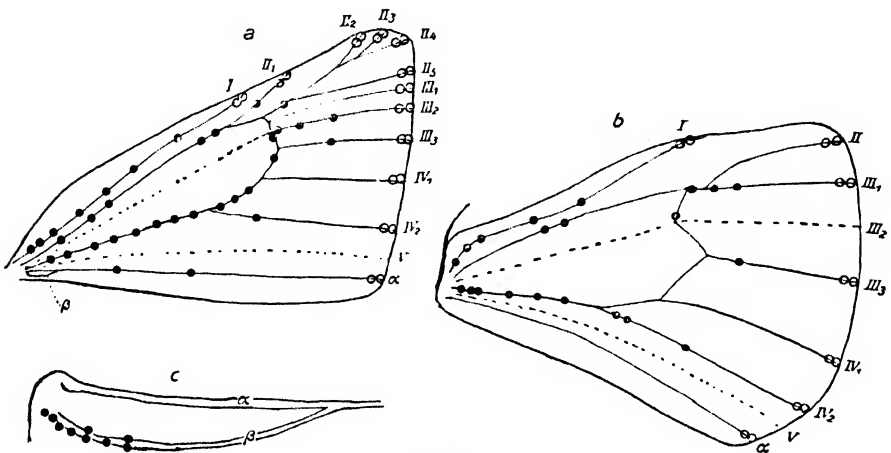


Fig. 96.

a Vorder-, b Hinterflügel von *Scoria lineata* Sc. (Geometride). •• Sinnesschuppen der Ober-, ∞ solche der Unterseite des Flügels. c Wurzelschlinge von α und β stärker vergrößert als in a. Die Sinnesschuppen sind übertrieben groß dargestellt. Vergr. ca. 3:1. (Vogel 1910.)

Freiling (1909) fand auch an anderen Körperstellen (gelegentlich der Untersuchung weiblicher Duftorgane) Sinnesapparate der Haut (s. Duftorgane). Noë (1905) beschreibt Hautsinnesorgane auch von den Flügeln der Dipteren.

2. Gehörorgane.

A. Tympanalorgane.

Die tympanalen Sinnesorgane, welche bei den springenden Orthopteren in beiden Geschlechtern auftreten, sind für viele Forscher Gegenstand des Studiums gewesen, unter welchen in erster Linie Gruber zu nennen ist. Neuerdings erschien eine sorgfältige und eingehende Bearbeitung dieser komplizierten Apparate von Schwabe (1906), an welche sich die nachstehende Darstellung hauptsächlich hält. — Ferner wurden bei Hemipteren (*Corixa*) tympanale Organe nachgewiesen.

1. Acridiidae. Bei den Acridiiden liegen die Tympanalorgane jederseits am ersten Abdominalsegment. Sie bestehen äußerlich aus

dem Trommelfell (Tympanum) und dessen Einfassung und befinden sich unmittelbar oberhalb des Hüftgelenkes in der Mitte der Seitenansicht als scharf umschriebene Vertiefungen. Diese sind je von einem chitinösen Ringe eingefast, welcher bei den verschiedenen Gattungen und Arten das Trommelfell von oben her mehr oder weniger überwölbt (v. Siebold 1844). Bei *Rhomalea centurio* (einer mexikanischen Heuschrecke) sind die Trommelfelle völlig offen, bei *Acridium tartaricum* Cyr. und *Mecostethus grossus* L. sinken sie tiefer in die Körperwand ein (Graber 1875) und bei *Stenobothrus viridulus* L., *Gomphocerus antennatus* Fieb. und

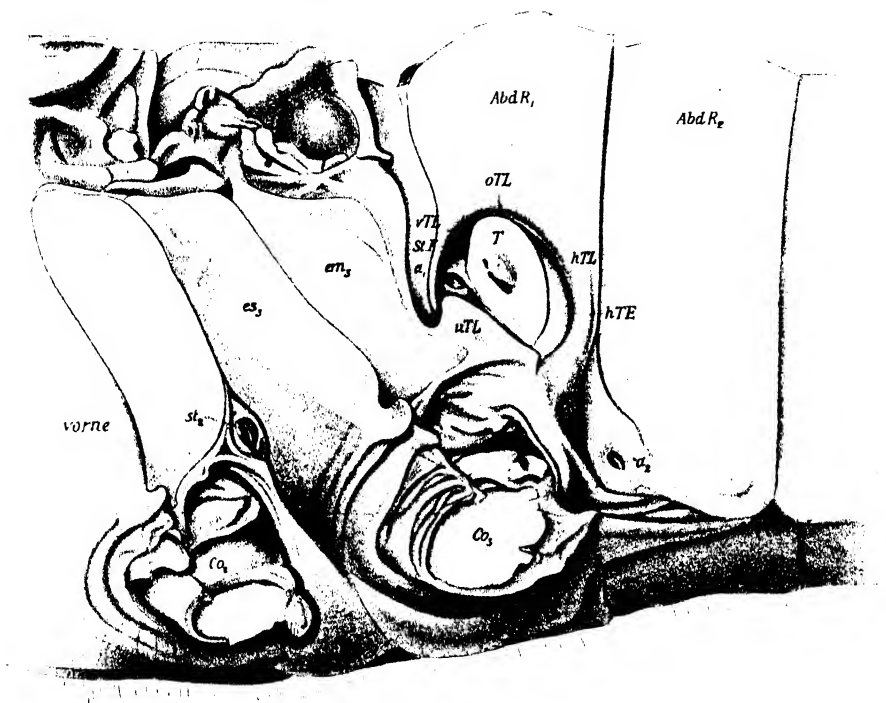


Fig. 97.

Situsbild der Tympanalregion von *Mecostethus grossus* L. ♀, linke Körperseite. Flügel entfernt, zweites und drittes Bein in der Coxa abgeschnitten. Vergr. ca. 12:1. (Schwabe 1906.)

Co₂, Co₃ Coxa des zweiten und dritten Beinpaars. a₁ Tympanalstigma. a₂ zweites Abdominalstigma. st₂ zweites Thoracalstigma. es₂ Episternum des Metathorax. am₂ Epimerum des Metathorax. Abd R₁ erstes Abdominalsegment. Abd R₂ zweites Abdominalsegment. oTL obere Tympanalleiste. hTL hintere Tympanalleiste. hTE hintere Trommelfelleinfassung. uTL untere Tympanalleiste. StF Stigmenfeld. vTL vordere Tympanalleiste. T Trommelfell.

rufus L. steht die fast geschlossene Trommelfelltasche nur noch durch einen schmalen Spalt mit der Außenwelt in Verbindung (Schwabe 1906). Bei *Mecostethus grossus* L. ist der Ausschnitt des ersten Abdominalsegmentes hufeisenförmig und vorn und unten durch den beilförmigen Fortsatz der Pleura des Metathorax zu einer von vorn und oben nach hinten und unten gerichteten elliptischen Öffnung geschlossen, welche in die Trommelfelltasche führt. Die vordere Tympanalleiste beginnt als niedriger Wulst neben dem vorderen Ende des beilförmigen Fortsatzes, dessen erhöhte Kante die untere Tympanalleiste bildet, hebt sich darauf nach oben zu allmählich heraus und geht gleichmäßig in die

weit überhängende obere Tympanalleiste über (Fig. 97). Diese setzt sich dann in derselben Weise in die allmählich abfallende hintere Tympanalleiste fort, welche neben dem hinteren Ende des beilförmigen Fortsatzes endet. Das Trommelfell nimmt nicht den ganzen Boden der Tasche ein, sondern zwischen ihm und der vorderen und unteren Trommelfelleiste bleibt ein annähernd dreieckiger Raum, in welchem das erste Abdominalstigma liegt (Graber's tympanales Stigmenfeld). Der Übergang der Trommelfelleinfassung in das Trommelfell bildet den Trommelfellrahmen; er umfaßt das ganze Trommelfell bis auf die faltige Integumentpartie, welche den Einfassungsring unterbricht. — Das Trommelfell ist äußerst elastisch, fast gummiartig dehnbar und zähe, und seine Form ist auch bei Individuen derselben Art nicht konstant. Bei *Mecostethus grossus* L. hat es gewöhnlich die Gestalt einer ovalen Fläche, welche sich von vorn nach hinten in einem Winkel von 45 Grad in den Körper einsenkt. In seiner Mitte verläuft annähernd parallel zum Längsdurchmesser eine starre prominente Falte, an deren oberem Ende das Tympanum ein Loch aufweist, welches in einen blind geschlossenen, nach innen gerichteten Chitinkörper führt. Gleich oberhalb des Loches liegt eine dunkler gefärbte Partie mit undeutlichen Grenzen und in einiger Entfernung davon, mehr nach hinten und oben zu, eine kleine gelbbraune Erhebung. Diese Bildungen (Trommelfellkörperchen; siehe unten!) teilen das Trommelfell in ein vorderes, aus einer dicken, mit Längsreihen kleiner Stacheln versehenen Cuticula bestehendes und in ein hinteres Tympanalfeld ein, dessen nach dem oberen und hinteren Rande zu sehr dünn werdende Cuticula ebenfalls teilweise mit kleineren Dörnchen ausgestattet ist. An gewissen Stellen des Trommelfelles findet man zahlreiche kleine Sinneshaare (Schwabe); seine Matrix besteht aus einer einschichtigen Epidermzellenlage, die einer zarten inneren Basalschicht aufliegt, welche von Graber als Basalmembran angesprochen wurde und nach Schwabe wie die Cuticula aus Chitin besteht. Zwischen ihr und der Matrix finden sich wandernde Fettzellen und ein fein verzweigtes Nervenetz.

Die schon kurz erwähnten Trommelfellkörperchen sind typisch gebaute, jedoch bei den einzelnen Spezies mehr oder minder variable Trommelfellgebilde in Gestalt teils starrer Faltungen und Ausbuchtungen, teils einfacher, charakteristisch geformter Verdickungen der Cuticula, welche immer in der gleichen Anzahl und in konstantem Lagenverhältnis gefunden werden. Man kann folgende Trommelfellkörperchen unterscheiden:

1. Das rinnenförmige Körperchen, eine steife, nach außen vorspringende faltenartige Ausstülpung des Trommelfells mit gleichmäßig dicker Wandung; es geht oben schmal und mit scharfer Kante aus dem vorderen Rande des über ihm liegenden Loches (der Öffnung des zapfenförmigen Körperchens) hervor; sein Querschnitt ist gewöhnlich unregelmäßig halbkreisförmig. Bei manchen Formen (*Psophus stridulus* L.) ist das rinnen- oder kahnförmige Körperchen sehr flach und trägt bei *Acridium aegypticum* L. sogar eine längsgerichtete, nach außen konkave, furchenartige Vertiefung. Unmittelbar auf das rinnenförmige Körperchen folgt eine nach innen gerichtete Trommelfellfalte. Ihre äußere konkave Seite bildet die Fortsetzung des Zapfenlumens und geht innen in die untere Wand des zapfenförmigen Körpers über (vgl. Fig. 98, Querschnitt durch das obere Ende des rinnenförmigen Körperchens und Längsschnitt durch den Zapfen). Das rinnenförmige Körperchen dient

als einziges von allen Trommelfellkörperchen dem tympanalen Nervenendorgan weder zur Anheftung, noch wird es von diesem berührt. Es ist Behälter für ein spezifisches Hautsinnesorgan, dessen Chitinporen größtenteils am Grunde der hinteren Falte verborgen liegen. Das rinnenförmige Körperchen ist ein kräftiges, mit Hautsinnesorganen ausgestattetes Schild zum Schutze des nach innen von ihm gelegenen, nervösen Tympanalorgans. — Schwabe glaubt dieses Sinnesorgan als Geruchsorgan auffassen zu dürfen und sagt darüber: „Eine äußerst sympathische Hypothese Nagel's besagt, daß die Grubenkegel der

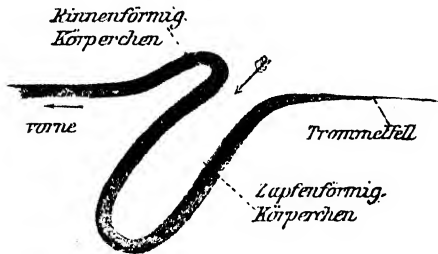


Fig. 98.

Querschnitt durch das obere Ende des rinnenförmigen Körperchens und Längsschnitt durch den Zapfen des Tympanalorgans der Acridiiden. (Schwabe 1906.)

Riechwerkzeuge (vgl. antennale Sinnesorgane) nur dann in Tätigkeit treten können, wenn bewegte Luft in die Gruben eindringt, und daß demnach die Insekten, um gut riechen zu können, ihre Riechorgane gegen die Luft bewegen müssen, sei es durch Bewegen der Antennen oder während des Fluges. Die tympanalen Geruchsgruben der Acridiiden werden nun auch beim sonst vollständig ruhigen Tiere durch die Atmung in einer ständigen rhythmischen Bewegung gehalten, so daß, ähnlich wie bei der Regio olfactoria der Säugetiernase, fortwährend bewegte Luft über sie hinwegstreicht."

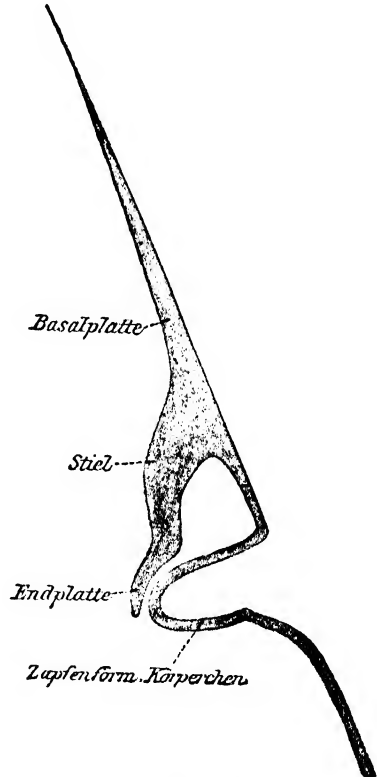


Fig. 99.

Transversalschnitt durch das Trommelfell (Acridiidae); schematisch, vergr. (Schwabe 1906.)

2. Das zapfenförmige Körperchen beschreibt Schwabe als eine fast drehrunde Einstülpung des Trommelfells, die frei ins Körperinnere hineinragt. Die Zapfenöffnung liegt auf der Außenseite des Tympanums unmittelbar hinter und über dem oberen Ende des rinnenförmigen Körperchens und ihre Form variiert sogar bei Individuen derselben Art. Der Zapfen ist starr und unbiegsam, seine Innenfläche ziemlich uneben, jedoch nicht mit Schüppchen ausgekleidet (gegen Graber); Fig. 99.

3. Das stiel förmige Körperchen ist ein solider Chitinauswuchs, der an der Innenseite des Trommelfells oberhalb des Zapfens und etwas

der Tympanalgegend hervor. Eine Strecke weit oberhalb der Beinöffnung teilt er sich in zwei ziemlich gleich starke Äste, den Tympanalnerv und Herznerv (Schwabe) oder Stigmenverschlußnerv (Graber). Der Tympanalnerv, dessen Verlauf Schwabe genauer darstellt, geht in das untere Ende des nervösen Endorganes über, ohne dem Tympanum anzuliegen. Das in dem rinnenförmigen Körperchen gelegene „Organ der Rinne“ (Schwabe) wird von einem besonderen Nerven versorgt.

Das tympanale Nervenendorgan (Müllersches Endorgan). Die Längsachse dieses Organs liegt ungefähr in der Verlängerung des Tympanalnerven, der in seinem Endabschnitt fast senkrecht nach oben steigt. Es ist an den Trommelfellkörperchen so befestigt, daß es mit dem eigentlichen Trommelfell nicht in Berührung kommt (Fig. 100). Seine Anheftungsfläche wird durch eine Längsfurche, die vorn ganz schmal und seicht beginnt, nach hinten aber allmählich tiefer und breiter wird, in einen inneren und äußeren Abschnitt zerlegt. Die so zustande kommende Spaltung des oberen Organbezirktes in zwei nach hinten divergierende Teile gestattet die übrigens für die Beurteilung des inneren Baues ziemlich belanglose Unterscheidung eines Stielabschnittes und eines Zapfenabschnittes. Vorn im Bereiche der Zapfenspitze gehen die beiden Abschnitte ganz gleichmäßig in einander über. Das Organ springt hier vom stielförmigen auf das zapfenförmige Körperchen über, ohne daß äußerlich eine trennende Furche bemerkbar ist. Der Zapfenabschnitt heftet sich größtenteils nur an die

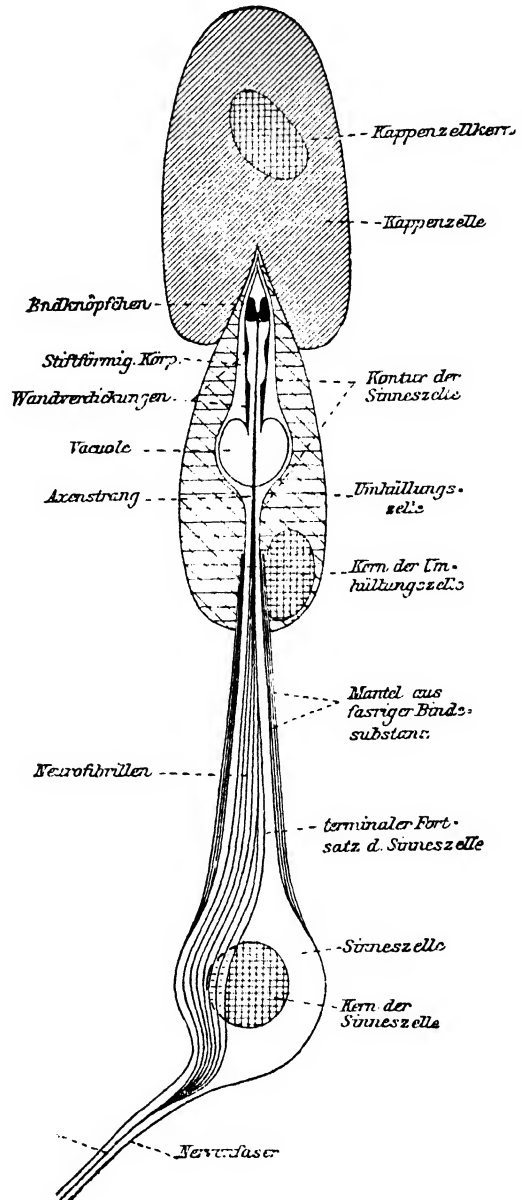


Fig. 101.

Sinneszelle und Endapparat aus den Endschläuchen des Tympanalorgans der Acridiiden; schematisch, vergl. (Schwabe 1906.)

äußere Seite des Körperchens an, der Stielabschnitt befestigt sich an dem zackigen Rande der Stielplatte. Am oberen Ende des Stielabschnittes in der Höhe des Zapfens geht von der Hinterseite des Organs der spindelförmige Fortsatz aus; aus der Anschwellung dieses Fortsatzes geht nach dem

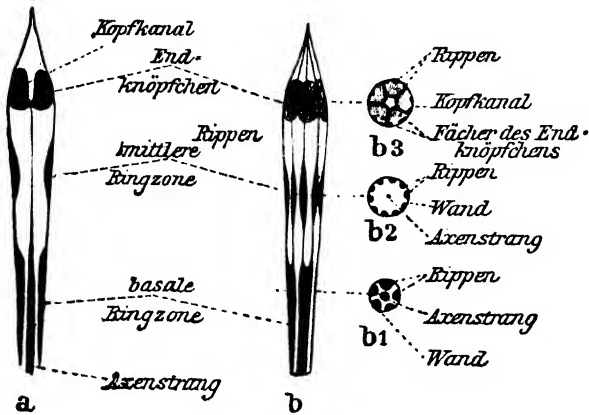


Fig. 102.

a Optischer Längsschnitt, *b* Seitenansicht, *b*₁, *b*₂ Querschnitte durch die basale und mittlere Ringzone, *b*₃ durch den Stiefkopf des stiftförmigen Körperchens aus dem tympanalen Endorgan der Acridiiden. Vergr. 2000:1. (Schwabe 1906.)

birnförmigen Körperchen ein dünner Strang hervor, der sich an die Matrix der Spitze des Trommelfellkörperchens anheftet. — Die viel eingehendere Darstellung Schwabe's konnte hier nur stark gekürzt wiedergegeben werden.

Die Auffassung der Nerven innerhalb des Organs findet in der Weise statt, daß jede Sinnes-

zelle von einer Nervenfasern versorgt wird. Die Sinneszellen sind lang ausgezogen und am distalen Ende von zwei Hüllzellen umkleidet; ihre Basis empfängt eine Nervenfasern des Tympanalnerven, während ihre Oberfläche sich an die Trommelfellkörperchen ansetzt. Die

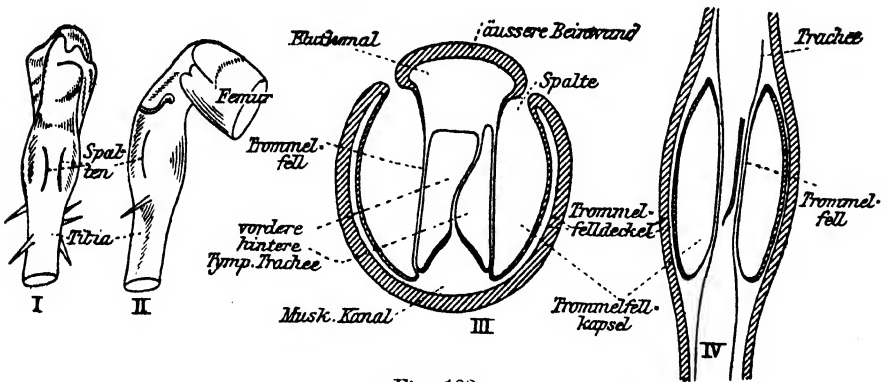


Fig. 103.

Tympanalorgan der Locustiden. *I* Außenansicht; *II* Seitenansicht der Tibia. *III* Horizontaler Querschnitt durch die Mitte der Tympanalregion. *IV* Transversaler Längsschnitt durch die Tibia. (Schwabe 1906.)

Sinneszelle schließt ein charakteristisches stiftförmiges Körperchen ein. Zwischen den Sinneszellen und ihren Hüllzellen (die zusammen die sogenannten Sinnesschläuche bilden) breitet sich eine mächtig entwickelte, faserige Stütz- oder Hüllsubstanz aus, welche in einem

großen Bindezellenhaufen an der Basis des Organs wurzelt. Die Isolierung der Endschläuche geschieht in der oberen durchsichtigen Partie durch eine hyaline Zwischensubstanz. Im Gegensatze zu der unregelmäßigen Lage ihrer proximalen Partie haben die distalen Enden der Schläuche in der hellen Endzone das Bestreben, in möglichst gerader Richtung ihren Insertionspunkt zu erreichen. Sämtliche Sinnesschläuche führen in toto, ähnlich den Drähten eines Kabels, eine $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Windung um die Längsachse des Organs aus. Den feineren Bau des einzelnen Sinnesschlauches (der Sinnesnervenzelle und ihrer Hilfszellen) veranschaulicht Fig. 101 und 102. —

2. Locustidae. Bei den Locustiden liegen die Tympanalorgane in den Tibien der Vorderbeine. Schwabe gibt von ihnen folgende (hier natürlich gekürzte) Beschreibung:

An der Außenseite der Vordertibia näher dem Tibiofemoralgelenk befinden sich zwei schmale, symmetrisch gelagerte und in der Mitte schwach einwärts gebogene Spalten, deren jede in einen linsenartig gestalteten Hohlraum (Trommelfelltasche) führt, dessen innere Wand größtenteils vom Trommelfell, die äußere von einer Hautduplikatur (Trommelfelldeckel) gebildet wird (Fig. 103). In der äußeren Längshälfte des Tympanums befindet sich ein in der Aufsicht ovaler, undurchsichtiger Fleck, welchen eine durchsichtige, sehr dünne, innere Zone halbmondförmig umgibt. Unabhängig von diesen Zonen trägt das Trommelfell (nur bei Imagines) an der medianen Fläche mehr dem äußeren Rande zu eine schmale Chitinleiste, welche nach innen konvex der inneren Beinseite annähernd parallel läuft (Trommelfelleiste). Im oberen Ende der Tibia werden durch die seitlichen Verwachsungen der zentral liegenden Trachee mit der Beinwandung zwei in der Längsrichtung des Beines verlaufende Kanäle abgegrenzt, die vom Knie bis zum distalen Ende der Tympanalregion nirgends in direkter Verbindung stehen und im Bereiche der Trommelfelle ganz streng von einander geschieden sind: den Blut, Fett und feine Tracheen führenden „Blutkanal“ zwischen Trachee und Außenwand des Beines und den „Muskelkanal“ an der Beugeseite der Tibia, welcher Muskeln, Sehnen und Nerven enthält.

Das hervorstechendste Merkmal im Aufbau der tibialen Sinnesorgane der Locustiden besteht in ihrer flächenhaften Ausbreitung, im Gegensatz zu den Acridiiden, bei welchen sich die Endschläuche strickartig zusammengedreht haben. Schwabe teilt mit Adelung das Organ nach der Gruppierung der Sinneszellen und ihrer Endschläuche in drei Abschnitte: das Subgenualorgan, das Zwischenorgan und die Hörleiste oder *Crista acustica* (Fig. 104).

Das Subgenualorgan liegt unmittelbar über der Tympanalbildung als ein kappenartig in den Blutkanal hineinragendes Gebilde. Seine Sinneszellen liegen in einem hufeisenförmigen Bogen, dessen Schenkel nach innen und unten gerichtet sind, fast unmittelbar am Integument. Die Endschläuche durchqueren als vollkommen geschlossenes System, nebeneinander in gerader Richtung verlaufend, das Beinlumen und heften sich neben und unter dem Ende der Sinneszellenreihe an eine umschriebene Stelle der hinteren Tibienwand an. Mit der Trachee steht das Organ nicht in direkter Verbindung (Schwabe).

Das Zwischenorgan entsteht aus zwei zusammenhängenden Sinneszellengruppen, die sich an der vorderen Beinseite zwischen Integument und dem Ende des subgenualen Sinneszellenbogens eingeschoben haben.

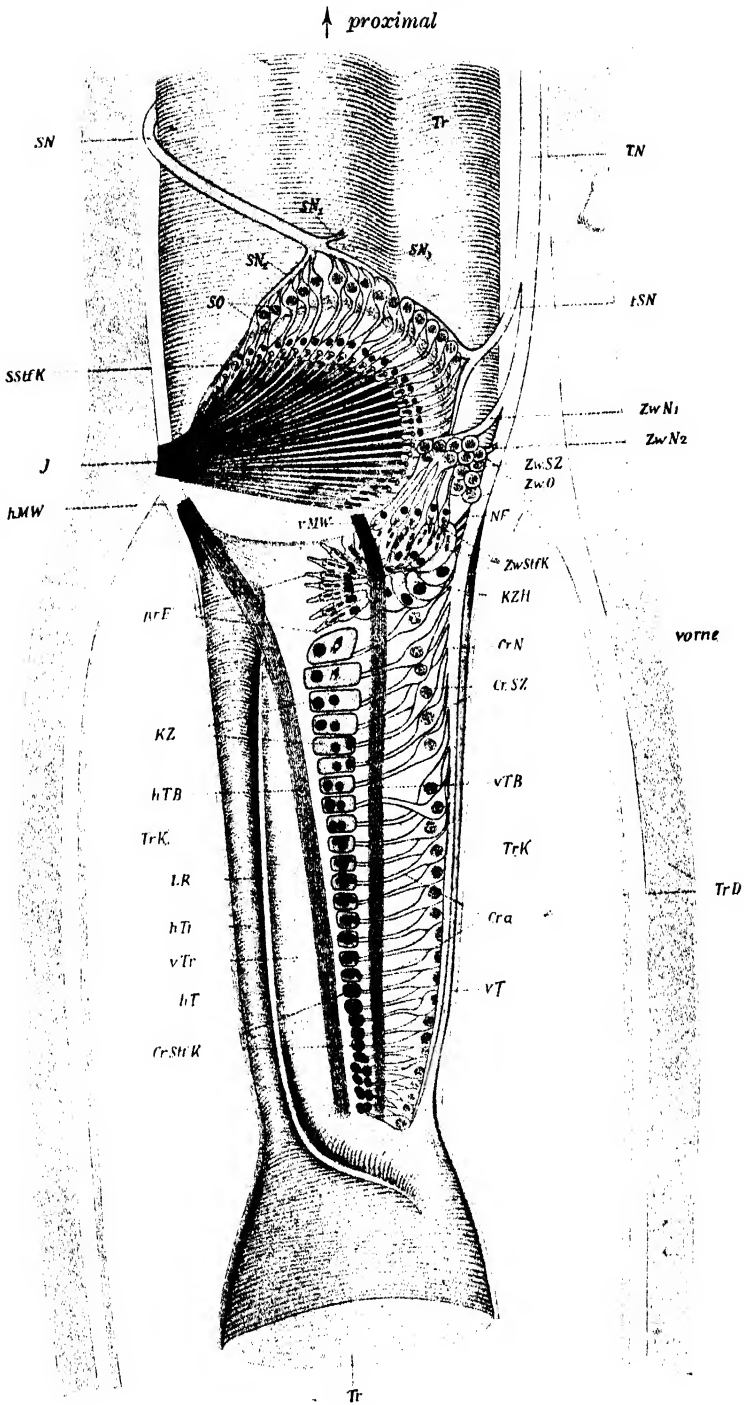


Fig. 104.

Gesamtbild der tibialen Sinnesapparate von *Decticus verrucivorus* L. in ihrer natürlichen Anordnung und in Verbindung mit der Trachee nach Entfernung der Fortsetzung siehe Seite 169.

Die Endschläuche sind flächenhaft geordnet und verlaufen alle in distaler Richtung, um sich der Reihe der Cristaendschläuche anzuschließen (Schwabe).

Die *Crista acustica* (Hörleiste, Sieboldsches Organ) geht direkte Beziehungen mit der Tympanaltrachee ein. Ihre Sinneszellen schließen sich denen des Zwischenorgans an und liegen wie diese immer an der vorderen Beinseite. Sie ziehen in einreihiger oder alternierender Anordnung an der äußeren Tracheenkante entlang. Die Endschläuche liegen in parallelen Reihen auf der Trachee, die ersten schon über den Trommelfellen, aber innerhalb der Tympanalbildung, die untersten über der Wiedervereinigung der sich spaltenden, tympanalen Tracheenäste wenig unter der Mitte der Tympana.

Nervon: In die Tibien treten aus dem Prothorakalganglion zwei Nervenstämme ein, der Beinnerv und der Tympanalnerv. Der stärkere Beinnerv spaltet sich im Kniegelenk in zwei gleich dicke (Tibial- und

Fortsetzung der Erklärung zu Fig. 104 auf S. 168.

äußeren Beinwand von außen gesehen. Schematisierung nach Möglichkeit vermieden, war aber bei Wiedergabe des Subgenualorgans (*SO*) und Zwischenorgans (*ZwO*) nicht ganz zu entbehren; in der *Crista acustica* (*Cra*) ist dagegen jeder Endschlauch (mit Ausnahme der untersten) mit dem Prisma gezeichnet. — Im Subgenualorgan (*SO*) sind nur die obersten Sinneszellen zu sehen, die distalen (vorderen und hinteren) werden von den Endschläuchen verdeckt. Die subgenualen Endschläuche laufen zuerst alle eine kurze Strecke am Integument nach unten, durch faseriges Bindegewebe fixiert und zusammengehalten, und wenden sich dann in gerader Richtung nach ihrer an der Hinterwand liegenden Insertionsstelle (*I*). Die stiftförmigen Körperchen (*StfK*) liegen ebenso wie die Sinneszellen in einer kontinuierlichen Bogenreihe. Wir sehen die distale Organfläche, die auf der proximalen Seite liegenden accessorischen Zellen sind daher nicht mitgezeichnet. — Das Zwischenorgan schiebt sich zwischen vordere Beinwand und Subgenualorgan ein. Das Sinneszellenband (*ZwSZ*) des oberen Nerven des Zwischenorgans (*ZwN₁*) liegt horizontal an der vorderen und äußeren Beinwand, das des kleineren unteren Nerven (*ZwN₂*) mehr innen und vertikal. Aus der Sinneszellengruppe des oberen Nerven entstehen die äußeren Endschläuche, von denen fünf gezeichnet sind. Von den inneren Endschläuchen sind nur die stiftförmigen Körperchen (*StfK*) eingetragen, um die Richtung der Schläuche und ihren Anschluß an die Crista anzudeuten. Die Kappenzellen des Zwischenorgans bilden zusammen mit denen der sieben proximalen Endschläuche der Crista einen kompakten Zellhaufen (*KZH*), welcher, von außen gesehen, den trachealen Abschnitt der oberen Cristaendschläuche verdeckt. — Die *Crista acustica* zerfällt in die proximalen Endschläuche (*pr.E*) und in die eigentliche *Crista* (*Cra*). Die Nervenfasern (*NF*) des obersten Endschlauches entspringt unmittelbar unter der untersten Sinneszelle des Zwischenorgans. *GrSZ* Sinneszellen der Crista. Der der Trachee anliegende Abschnitt der eigentlichen Cristaendschläuche ist bis auf den von den Kappenzellen (*KZ*) überdeckten Teil ganz übersichtlich. Den in der Medianebene stehenden Abschnitt sieht man in der Vertikalprojektion, in der Mitte der großen Kappenzellen die stiftförmigen Körperchen (*GrStfK*) als dunkle kreisrunde Figürchen. — Von der Deckmembran der Crista sind nur die beiden bandartigen Verdickungen gezeichnet, die zu beiden Seiten der Kappenzellen neben dem medianen Endschlauchabschnitt entlang laufen: Tragebänder der Crista (*vTB* u. *hTB*); das vordere Band läuft bis zur Spitze des Kappenzellhaufens (*KZH*) und tritt von hier, als vorderes Aufhängeband (*vMW*) bezeichnet, an die äußere Beinwand. Das hintere Trageband vereinigt sich ungefähr in der Höhe des vorderen Aufhängebandes mit einem Suspensorium der Trachee zur hinteren Membranwurzel (*hMW*). Die Längsfurche (*LR*), welche in der Nähe des hinteren Trommelfells nach unten verläuft und sich unterhalb der Crista in S-förmigem Bogen nach vorn wendet, deutet die Zerteilung des Tracheenstammes (*Tr*) in eine vordere und hintere Tympanaltrachee (*vTr*, *hTr*) an. *TrK* Trommelfellkapsel; *hT*, *vT* hinteres, vorderes Trommelfell; *SN* Subgenualnerv; *TN* Tympanalnerv; *tSN* Subgenualast des Tympanalnerven; *CrN* Cristanerv; *TrD* Trommelfelldeckel. — Vergr. ca. 130 : 1. (Schwabe 1906.)

Tarsalnerv) und einen schwächeren Ast, den Subgenualnerven. Kurz bevor dieser an die Sinneszellenreihe des Subgenualorgans tritt, teilt er sich (bei *Decticus verrucivorus* L.) in drei Äste, deren einer sich direkt nach außen an das Epiderm wendet, um hier die Sinneshaare zu versorgen, während die beiden anderen gabelartig auseinandergehen und sich der Innenseite des Sinneszellenbogens dicht anlegen, indem der eine an dessen vorderem, der andere am hinteren Schenkel entlang läuft. Der vordere Ast versorgt jedoch nur einen Teil der vorderen Endschläuche, die übrigen stehen mit einem Ast des Tympanalnerven in Verbindung. — Der Tympanalnerv ist rein sensorischer Natur und von seinem Ursprunge an von den anderen Beinnerven vollkommen getrennt. Er innerviert einen Teil des Subgenualorgans, das Zwischenorgan und die Hörleiste.

Die subgenualen Endschläuche weisen nicht nur dieselben Zellen und Zellbestandteile auf, wie die Acridiiden-Schläuche, sondern die konstituierenden Elemente haben auch die gleichen Lagebeziehungen. Hinsichtlich der Unterschiede namentlich im Bau der Stifte muß auf Schwabe's Arbeit verwiesen werden. — Auch der Bau der Endschläuche des Zwischenorgans stimmt mit den gleichen Bildungen der Acridiiden sehr überein. Eine eingehende Schilderung der Crista acustica und der in ihrer Form bei den Locustiden recht verschiedenen stiftchenförmigen Körperchen müssen wir uns mit Rücksicht auf den verfügbaren Raum leider versagen und auf die ausgezeichnete Darstellung von Schwabe verweisen.

3. Gryllidae. Die Tympanalorgane der Grylliden liegen an derselben Stelle wie die der Locustiden und haben auch die gleiche Zusammensetzung. An die Trommelfelle, welche eine umgewandelte verdünnte Partie der Tibiencuticula darstellen, legt sich innen als Cavum tympani die Trachee an, auf welcher sich im Blutkanal die nervösen Endorgane in einer ganz ähnlichen Lagerung ausbreiten wie bei den Locustiden; wir sehen daher von eingehender Darstellung ab und verweisen auf Schwabe. —

Funktion der Tympanalorgane der Orthopteren.

Sowohl der feinere Bau der tympanalen Organe, als auch die Tatsache, daß die Acridiiden, Locustiden und Grylliden lauterzeugende Apparate (siehe diese!) besitzen, sprechen sehr für die allgemein verbreitete Überzeugung, daß wir es in den vorbeschriebenen Bildungen mit Gehörorganen zu tun haben. Diese Auffassung hat sich durch unzweideutige Experimente bisher nicht bestätigen lassen, und nach Graber (1882) sollen die Locustiden auch nach Entfernung ihrer Tympanalorgane noch zu hören vermögen. Übrigens sei bemerkt, daß ein Subgenualorgan nicht nur bei den mit Tympanalorganen ausgestatteten, sondern auch bei anderen Insekten entwickelt ist, bei welchen sie schon Graber nachwies.

Radl (1905) kommt hinsichtlich des Gehörs der Insekten (unter Berücksichtigung der gleich noch zu besprechenden Chordotonalorgane) zu folgender Auffassung: „Es fallen alle Versuche negativ aus, durch welche man beweisen wollte, daß die Insekten (die zirpenden nicht ausgenommen) auf reine und einfache Töne reagieren, es ist aber mehr oder weniger leicht, bei den Insekten Reaktionen auf solche Geräusche hervorzurufen, welche wir fühlen können. Namentlich die Töne, welche

dem Zirpen der Heuschrecken ähnlich sind und durch das Reiben einer Feile an einem Grashalm oder an einem Eisen- oder Glasstäbchen hervorgerufen werden, sind wirkungsvoll. Die Reaktionen an dem Tier sind kein Tasten, denn die Reaktionen auf die Berührung fallen anders aus. — Es läßt sich kein Anhalt dafür finden, daß die Töne oder Geräusche auf die Insekten irgendwie orientierend wirken. Das Zirpen scheint mehr der Ausdruck der inneren Zustände des Tieres zu sein (wie das Singen der Vögel), als ein Anlocken der Weibchen durch die Männchen.“ — Alle bekannten „Tatsachen weisen darauf hin, daß der Gehörsinn bei den Insekten vorhanden ist, wohl aber viel einfacher entwickelt als bei den höheren Wirbeltieren. Seine anatomischen wie physiologischen Grundlagen sind jedoch nicht in den Tastorganen und Berührungsreizen zu suchen, sondern anatomisch in den Sinnesorganen, welche die Maskeltätigkeit registrieren, und physiologisch in den Gemeingefühlen. Das Gehör der Insekten ist ein verfeinertes Muskelgefühl“.

4. Das Tympanalorgan bei Hemipteren. Das Tympanalorgan von *Macrocorixa geoffroyi* (Leach): Wenn man

den Deckflügel vorsichtig emporhebt, sieht man vom Rücken her in einen Hohlraum hinein (Fig. 105, H), aus welchem ein gelbrotes gefärbter, kolbenförmiger Körper hervorragt. Am Grunde des Hohlraumes liegt das zweite Spiraculum (Fig. 106, Sti), dorsalwärts von ihm eine ellipsoide helle Fläche, die großenteils von der Basis des kolbenförmigen Körpers bedeckt wird und dunkel umrahmt ist. Die in den Rahmen eingespannte Membran (M) ist peripherisch glatt, mehr zentralwärts radiär gestreift, wahrschein-

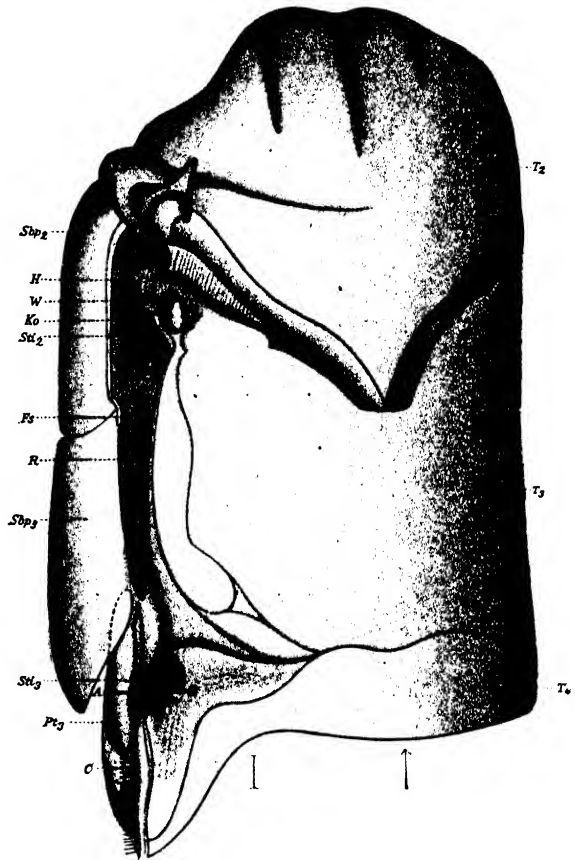


Fig. 105.

Schrägansicht des Meso-Metathorax und ersten Abdominalsegmentes von *Corixa* (Imago) nach Entfernung der Flügel. Richtung des Pfeiles = dorsale Mittellinie. Vergr. ca. 20:1. (Hagemann 1910.)

Sbp u. *Sbp* Subcoxalplatte des Meso- (s) und Metathorax (s). *H* Hohlraum. *W* Wulst. *Ko* Kolben. *Sti* Stigma. *Fs* Fortsatz zur Stütze des Deckflügels. *R* Luftrinne. *Ph* metathorakales Paratergit. *C* Coxa des dritten Beinpaars. *T* Mesonotum. *T* Metanotum. *T* Tergit des 1. Abdominalsegmentes. — Die Linie A—B bezieht sich auf einen hier nicht wiedergegebenen Schnitt.

lich infolge einer Faltenbildung der Membran selbst, welche dazu bestimmt zu sein scheint, dieser eine größere Elastizität zu geben. Am Rande einer elliptischen Ausbuchtung der radiär gestreiften Membran erhebt sich der Sinneskörper mit seinem umfangreichen Basalteil (B) und dem kolbenförmigen Körper; am Übergang dieser beiden Teile des Sinneskörpers ineinander steht ein Höcker, der sich in seinem distalen Teile

in zwei Chitinkuppen spaltet. Zu dem Sinnesapparat gehört ferner ein

flaschenförmiges Gebilde (FL), das sich auf der hinteren Seite in das umgebende dickere Chitin fortsetzt, und ein wulstförmiges, dorsalwärts vom Sinnesorgan gelegenes, annähernd rechteckiges Chitinstück von tief dunkler Farbe (Fig. 106, W). Die zugehörige Trachee tritt mit starker Erweiterung an Wulst, Sinnesorgan und Spiraculum heran. Die Anlehnung der äußeren Wand der Tracheenerweiterung sowohl an die glatte, als auch an die radiär gestreifte Membran, ist so innig, daß sie an Totalpräparaten nicht gelöst werden kann. Die dem Wulst und Sinnesorgan anlie-

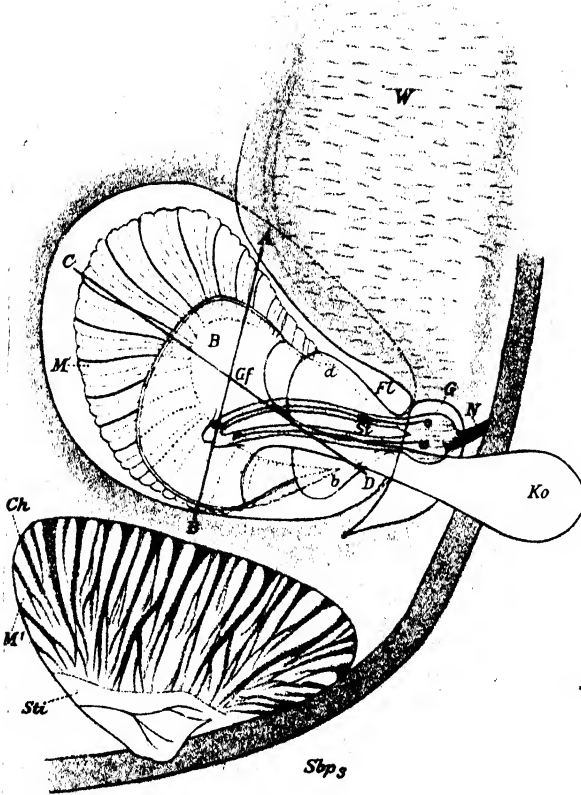


Fig. 106.

Totalbild von Wulst, Sinnesorgan und Spiraculum 2 der Imago von *Corixa*. Vergr. 135:1. (Hagemann 1910.)

W Wulst. M radiär gestreifte Membran. B Basis. Gf Ganglienfortsatz. St Stift. FL Flaschenförmiger Teil des Sinnesorgans. G Ganglion. N Nerv. Ko Kolben. Ch Chitinbäumchen der Stigmenmembran. Mi Stigmenmembran. Sti Stigma. Sbp Subcoxalplatte des Metathorax. a, b Enden der radiär gestreiften Membran (M).

[A-B, C-D bezeichnen die Lage hier nicht wiedergegebener Schnitte.]

gende Tracheenwand entbehrt der Spiralfalte. — Der Sinneskörper hat keine eigene Muskulatur. Die Lage des eintretenden Nerven zeigt Fig. 106 (W). Er schwillt zu einem Doppelganglion an, von welchem zwei gleich starke Stränge ausgehen (St), die, am Grunde des Flaschenkörpers verlaufend, schließlich in den beschriebenen Höcker eintreten; der eine Strang endet nach bauchiger Verdickung in einer der Kuppen, der andere löst sich mehr pinselartig auf und endet größten-

teils in der anderen Kuppe. In jeden Strang ist nahe dem Ganglion ein stiftchenförmiger Körper eingelagert, es handelt sich also um scolopofere Nervenendigungen. Die Stiftchen haben ungefähr die Gestalt einer schlanken Birne, die auch ihrem Stiel gegenüber spitz ausläuft (Fig. 107) und sich in einen Faden auszieht, der bis in den Höcker verfolgt werden kann. Der Faden ist straff gespannt und liegt annähernd in der Mitte des vom Ganglion ausgehenden Stranges. In ihrem Bau stimmen die Stifte mit denen der Acridiiden sehr überein und enthalten einen Achsenfaden, der einerseits im Endknöpfchen endet, andererseits zum Ganglion zieht, in welchem sich die zum Stiftchen gehörige Sinneszelle vorfindet.

Vergleicht man dies Organ mit dem Tympanalorgan der Acridiiden, so entspricht dem Trommelfell die glatte und radiär gestreifte Membran, der Tympanalblase die Tracheenerweiterung, den Trommelfellkörperchen der Sinneskörper. Ein auffallender Unterschied liegt in der geringen Anzahl der Stifte (2) bei *Corixa*. In den Übereinstimmungen kann es sich natürlich nur um Konvergenzen handeln. Hagemann (1910), dem wir die Untersuchung des beschriebenen Sinnesorgans verdanken, sieht wohl mit Recht in ihm ein Tympanalorgan; dafür spricht nicht nur sein Bau, sondern auch die Tatsache, daß die Corixen lauterzeugende Organe (vgl. diese!) besitzen, wie die springenden Orthopteren. Vorgenommene Experimente scheinen jedoch zu beweisen, daß die Tiere noch andere schallempfindliche Organe besitzen.

Hagemann hat das tympanale Organ außer bei *Macrocorixa geoffroyi* (Leach) auch bei verschiedenen Arten der Gattung *Corixa*, bei *Callicorixa praeusta* (Fieb.) und *Cymatia coleoptrata* F. nachgewiesen. Auch bei *Sigara* (Leach) ist es vorhanden, einer Form, welche als Tonproduzentin sicher bekannt ist. Den Gattungen *Nepa*, *Notonecta*, *Naucoris* und *Ploea* fehlt dies Organ (Hagemann 1910).¹⁾

B. Chordotonalorgane.

Diese von Leydig gefundenen und zuerst eingehend von Graber (1882) beschriebenen, später bei einer großen Anzahl von Insekten nachgewiesenen Sinnesorgane sprach Graber als Gehörorgane an und stützte sich hierbei auf folgende Punkte: die Chordotonalorgane enthalten „Gehörstifte“ von ähnlicher Form wie die Sinneszellen der Tympanalorgane der Orthopteren und sind in der Regel saitenartig im Körperinnern zwischen zwei solchen Punkten der Haut ausgespannt, welche gegeneinander kaum beweglich sind und die gleiche Entfernung voneinander beibehalten. Ferner kam Graber durch Experimente zu der Auffassung, daß die Insekten wirklich hören und ihr Gehör kein Tasten sei. Radl (1905) hat sich durch anatomische Untersuchung und Versuche davon überzeugt, „daß diese Organe wirklich höchst wahrscheinlich dem Gehör dienen, nebst dem jedoch, und zwar auf den niedrigen

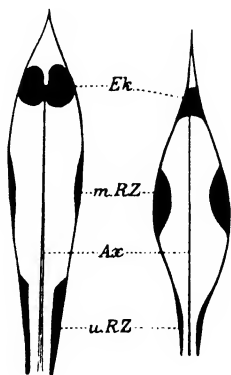


Fig. 107.

Links: optischer Längsschnitt eines Acridiidenstiftes (nach Schwabe). Rechts: optischer Längsschnitt durch einen *Corixa*-Stift. (Hagemann 1910.)

Ek Endknöpfchen im Stift. m.RZ mittlere Ringzone. Ar Achsenfaden. u.RZ untere Ringzone.

¹⁾ Vergl. d. Anmerkung 2, S. 221.

Entwicklungsstufen ausschließlich oder vorwiegend, Organe des Muskelsinnes sind, analog denjenigen, welche in den Sehnen der Wirbeltiere vorkommen." Für diese seine Annahme führt Radl folgende Gründe ins Feld: gegen Graber's Behauptung, daß die Chordotonalorgane zwischen unbeweglichen Punkten befestigt sind, fand er, daß die in den Antennen, im Kopf, in den Rumpfsegmenten, den Füßen und Analanhängen vorkommenden chordot. Organe immer mit einem (dem proximalen) Ende an einen indifferenten Punkt der Körperoberfläche, mit dem anderen (distalen) Ende jedoch in der nächsten Umgebung der Insertion eines oder mehrerer Muskeln angesetzt sind. Sie können nicht als gespannte, auf einen bestimmten Ton gestimmte Saiten funktionieren, da sie verschieden stark gespannt sind, je nach der jedesmaligen Lage des Körperteils; an der durchsichtigen *Corethra*-Larve kann man direkt sehen und messen, daß sie bald verlängert, bald wieder verkürzt werden. Sie sind mit ihren beiden Enden am Chitingerüst befestigt, und ihr Nerv dringt von der Seite in sie ein. Es gibt (gegen Graber) keine Chordotonalorgane, welche statt der proximalen Befestigung nur ihren Nerv hätten. Sie „haben einige Ähnlichkeit mit denjenigen Muskeln, welche besonders in den Gliedmaßen der Arthropoden vorkommen und welche an ihrem distalen Ende in eine lange Sehne auslaufen; einige Tatsachen scheinen dafür zu sprechen, daß es direkte Übergänge zwischen solchen Muskeln (und ihren Sehnen) und den Chordotonalorganen gibt". Radl weist ferner darauf hin, daß sich diese Organe auch bei solchen Insekten vorfinden, für welche das Hörvermögen ohne Bedeutung sein müsse; unter den Raupen, bei welchen sie gut entwickelt sind, kommen sie beispielsweise auch den Tortricidenraupen zu, welche in Früchten eingeschlossen leben, sowie gewissen, in anderen Insekten parasitären Larven.

Die scolopoferen (stiftenführenden) Organe sah zuerst Leydig (1864) bei der *Corethra*-Larve im 4. bis 10. Segmente jederseits in Gestalt eines blassen Fadens, der sich (Weismann 1866) in schräger Richtung vom Vorderrande des Segmentes zu einer dem hinteren Rande nahe gelegenen Hautstelle straff wie eine Saite ausspannt. In ihn tritt von innen her, seinem vorderen Ende näher, von dem ersten Nervenstamme jedes Ganglions ein Zweig, der sich unter Verbreiterung zu einem mehrzelligen kleinen Ganglion an den Faden ansetzt (Fig. 108). Die sehr schlanken Scolopophoren liegen meist sehr nahe beieinander zu einem einzigen kabelartigen Bündel vereinigt (*Corethra*, *Ptychoptera*, *Nematus*, *Tortrix*, *Syrphus*, *Chironomus*), Fig. 109. Den höchsten Grad der Konzentration haben die Scolopophoren an den abdominalen Organen von *Dytiscus*, indem die vier Endschläuche nur eine gemeinsame dünne Endfaser besitzen (Fig. 110). Bei *Chironomus* und *Syrphus* kommen gegliederte Systeme vor, indem aus einem gemeinsamen Ganglion ein konzentriertes, triscopisches System und ein von diesem vollkommen isoliertes, uniscopisches Organ entspringt (Graber 1882). Den Abschnitt des Chordotonalorgans, welcher den scolopoferen Strang jenseits seiner Innervation mit dem Integument verbindet, nennt Graber das Chordotonalligament. Derselbe Autor unterscheidet topographisch die dem Rumpf eigenen Chordotonalorgane als truncale von den membralen, in den Extremitäten gelegenen. Lee (1884) konstatierte bei den Dipterenlarven eine dizygische Anordnung der truncalen Organe derart, daß in der Regel ein polyscopisches System mit einem monoscopischen in jedem Segmente (mit Ausnahme des ersten und letzten) vorkommt. Abweichend verhalten sich z. B. die *Culex*-Larven, deren vorletztes Seg-

ment im truncalen Teile keine, in dessen Anhang (dem Atemrohr) dagegen drei Paare dieser Organe besitzt. Sie sind immer paarig-symmetrisch gelagert.

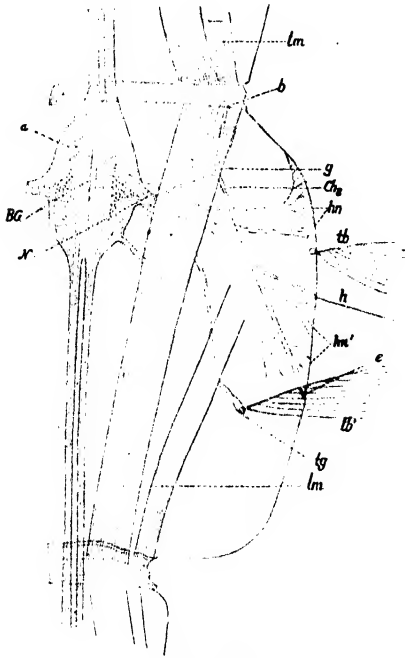


Fig. 108.

Rechte Hälfte des 8. Rumpffsegmentes einer älteren Larve von *Corethra plumicornis* Fabr. (Graber 1882.) Die mit dem Chordotonalorgan nicht zusammenhängenden Gewebe größtenteils fortgelassen. Vergr. BG Ganglion des Bauchmarks. N Nervenstamm. a zum Chordotonalorgan (Chg) gehender Nervenstamm. g Chordotonalganglion. b Chordotonalligament. c Insertionspunkt der Endfaser. hn Hautnervenendigungen. tb Tastborsten. lm Längsseitenmuskel.

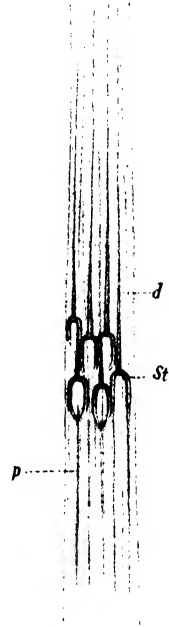


Fig. 109.

Abschnitt eines hexascolopischen Chordotonalorgans einer *Syrphus*-Larve; vergr. (Graber 1882.)

St Stift, d dessen distale, p dessen proximale Chorda.

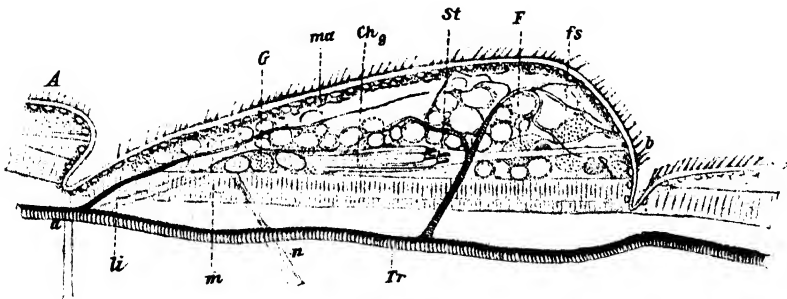


Fig. 110.

Rechte Hälfte des vorletzten Abdominalsegmentes einer jungen Dytisciden- (?) Larve; vergr. (Graber 1882.)

Tr Tracheenlängsstamm. m Längsmuskeln. F Fettkörper. ma Epiderm. Chg tetrascolopisches Chordotonalorgan. St Stifte. fs Endfaser, b deren Endpunkt. G Ganglion. h Chordotonalligament, a dessen Insertionspunkt (?). n Chordotonalnerv (?).

Die chordotonalen Nervenendkörperchen wurden nach Graber's Vorgang als stiftförmige Gebilde aufgefaßt, die nach ihrer proximalen

Seite hin zugespitzt seien, während ihr anderes Ende in der Regel (einem Nagelkopf vergleichbar) verdickt erscheine. Die Spitze gehe in eine zentripetal verlaufende „Chorda“, einen der Ganglienzelle entspringenden Achsenfaden über; die Lichtung des Stiftkörpers enthalte eine Achsenfaser, welche von der Spitze bis zur Basis des kegelförmigen Körper-

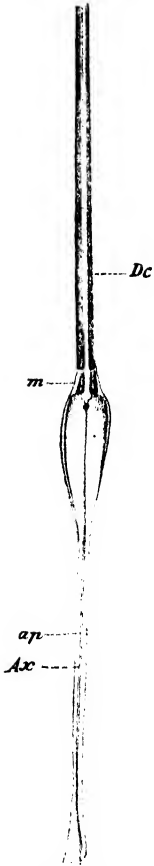


Fig. 111.

Stiftchen eines polyscolopischen Organs von einer *Simulium*-Larve. Vergr. 2000:1. (Lee 1884.)

ap Apikalschlauch. Dc Distalchorda. Ac Achsenfaden. m Membran.

lumens gehe und eine Fortsetzung der Chorda sei; das Stiftkörperchen wurde als Anschwellung der Chorda aufgefaßt. Demgegenüber kommt Lee (1884) zu folgender Deutung: Der Stiftkörper besitzt überhaupt keine Spitze, die Chorda ist keine einfache Fortsetzung einer Ganglienzelle, die Achsenfaser stammt nicht von der Chorda und das ganze Stiftkörperchen ist nicht als terminale Anschwellung eines nervösen Filamentes anzusehen, sondern als dessen kapselartiger Umhüllungsapparat. Lee gibt folgende Beschreibung: An dem Punkte, welchen die geometrische Spitze des Konus des Stiftkörpers einnehmen würde, biegen sich die Wandungen des Körpers mehr oder weniger ein, als wollten sie zu einer Spitze zusammenfließen; bevor dies jedoch wirklich geschehen ist, „werden sie plötzlich sehr dünn, verlieren an Lichtbrechungsvermögen, nehmen entweder eine parallele Richtung an (Fig. 111) oder weichen auseinander, um als dünner, die Achsenfaser einhüllender Schlauch (Apikalschlauch) ihren Weg nach dem Ganglion fortzusetzen“. — Bis zum Ganglion konnte der Apikalschlauch nicht verfolgt werden. — Die Chorda Graber's besteht also aus dem Apikalschlauch und der Achsenfaser; diese konnte gleichfalls nicht bis zum Ganglion verfolgt werden. Die distale Endigung wurde bei der Larve von *Simulium* deutlich erkannt; sie setzt sich am „Fundus des Stiftlumens“ hart unter dem Kopf mittels einer Terminalknospe“ an (Fig. 111). Die Knospe scheint hohl zu sein, ist entweder einfach halbkuglig oder etwas länglich und in der Mitte eingeschnürt (Fig. 111). „In letzterem Falle ist der distale größere Teil halbkuglig hohl, der proximale aber kuglig solid. Die Höhlung der Knospe scheint in die Lichtung des Kopffkanals überzugehen.“ Der Stiftkopf ist zweigliedrig; sein Proximalglied ist ein abgestutzter Kegel und an der Basis des Stiftkörpers pfropfenartig inseriert. Seine nach innen gewendete Basis ragt meistens tuberkelartig in das Stiftkörperlumen hinein. Das Distalglied ist konisch, nicht ab-

gestutzt (außer bei den monoscolopischen Organen, bei welchen häufig beide Glieder nur noch knoten- oder ringförmige Verdickungen des Kopfteiles sind). — Das distale Befestigungsband der Chordotonalorgane ist ein sehr dünnwandiger Schlauch mit äußerst feiner Längsstreifung. Bei *Simulium* ist der Schlauch doppelt. Er enthält entweder nur klare Flüssigkeit oder außerdem eine stärker lichtbrechende Substanz in wechselnder Menge, die sich meist gegen den Stiftkopf zu ansammelt. Alle „scolopoferen Röhren“ sind in eine gemeinsame, genetisch dem

Nerven zugehörige Neurilemmhülle eingeschlossen; das ganze bildet distalwärts die Endfaser (Lee).

Im ganzen kommt Lee zu folgender Auffassung der fraglichen Organe: „An einem typischen scolopalen Element, wie z. B. dem von *Simulium* (Fig. 111), ist das ganze wesentlich ein aus der Ganglienzellenkapsel (wahrscheinlich!) hervorgehender, eine Achsenfaser einhüllender Schlauch (Apikalschlauch), der zum Stiftkörper anschwillt, zum Stift-

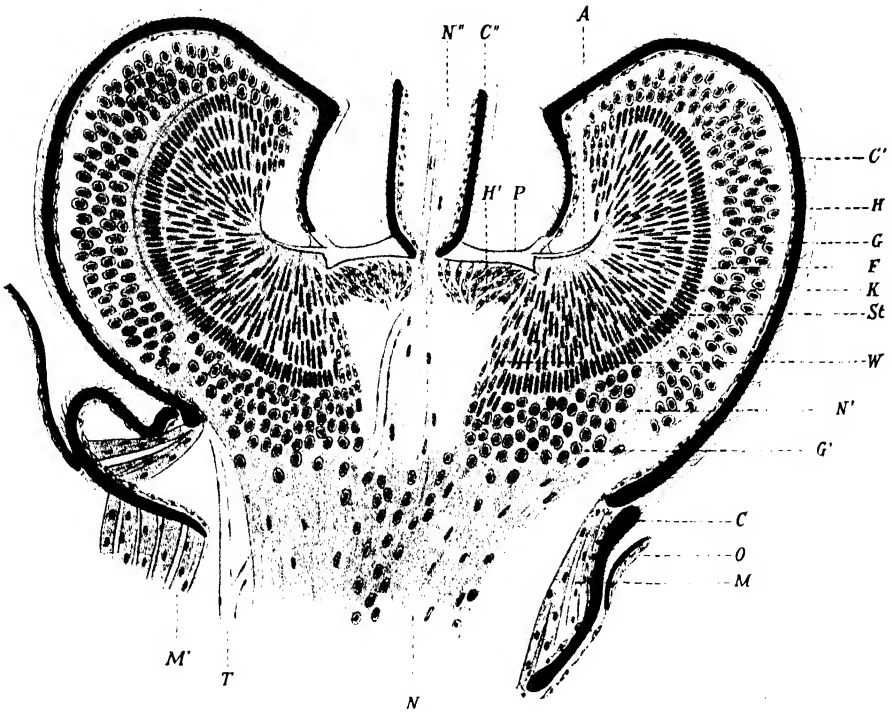


Fig. 112.

Erstes und zweites Antennenglied des erwachsenen Männchens von *Mochlonyx culiciformis* Deg. im Längsschnitt. Vergr. 400:1. (Child 1894.)

N Hauptantennennerv. M Antennenmuskeln des ersten Gliedes. O vordere Kopfhaut. C Chitinhülle des ersten Gliedes. G' hinterer Teil der Ganglienzellenschicht. N' die Ganglienzellenschicht durchsetzender Nervenstrang. W Übergangsstadien zwischen Stäbchen und Epidermzellen. St Stäbchenschicht. K Basalkerne der Stäbchen. F Faserschicht. G Ganglienzellenschicht. H einschichtiges Epiderm. C' Chitinhülle des zweiten Antennengliedes. A Chitinfortsatz der Platte. P Platte. H' Epidermmasse hinter (basalwärts von) der Platte. C'' Chitinhülle des dritten Antennengliedes. N'' Nervenstränge des Antennenschaftes. M' Kopfmuskeln. T Trachee.

kopf sich verdickt und wieder verdünnt als Distalchorda an dem Integument endigt. Der Kopf scheint eine ringförmige Verdickung zur Anheftung der Nerven terminalknospe zu sein. Daß manchmal der Kopf frei in der Distalchorda zu liegen scheint, kann daher kommen, daß er sich nach seiner Ablagerung von der Hülle abgespalten hat. Fließen seine Wandungen zusammen, so kommt es zur Obliterierung des Achsenkanals. Eine weitere Fortsetzung desselben Prozesses wird aus dem ganzen Endschlauch einen soliden Strang machen, den von Graber beschrieben, in die Länge ausgezogenen Kopf von der *Corethra*-Larve."

C. Das Johnstonsche Organ.

Zahlreiche ältere Autoren haben ihre Meinung dahin ausgesprochen, daß die Insektenantenne der Sitz des Hörvermögens sei. Als spezifische schallperzipierende Sinnesapparate faßten sie die antennalen Sinnesorgane auf, die wir ihrer Form, Lage und wahrscheinlichen Funktion nach schon kennen gelernt haben. Wenn auch jetzt die Antennen vorwiegend als Geruchsorgane angesehen werden, so enthalten sie doch ein merkwürdiges Organ, das Johnstonsche, welches als Hörapparat gedeutet wird und sich bei vielen Insektenordnungen (mit Ausnahme der Orthopteren) im zweiten basalen Antennengliede vorfindet. Es besitzt bei den verschiedenen Culiciden wesentlich den gleichen Bau (Fig. 112), der sich im männlichen Geschlechte komplizierter gestaltet als bei dem Weibchen.

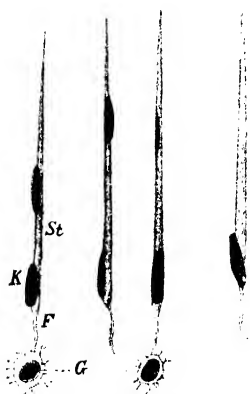


Fig. 113.

Stäbchen aus dem Johnstonschen Organ von *Mochlonyx culiciformis* Deg. ♂, stark vergr. (Child 1894.)
G Ganglienzelle des Stäbchens.
F Faser.
K Basalkorn.
St Stäbchenkörper.

Der Schaft der Antenne sitzt in der Mitte einer mit radiären Verdickungen der Cuticula gestreiften Platte (P) auf, die den Boden der becherförmigen Einsenkung der distalen Fläche des Gliedes bildet und durch deren zentrale Öffnung Tracheen und Nerv in den Antennenschaft eintreten. Von der Peripherie der Platte, welche der Gelenkhaut entspricht, entspringen in ihrem ganzen Umkreise feine, allmählich nach vorn gebogene Chitinfortsätze (A), deren Wurzel tief in die Platte eindringt. Von der Chitinhülle des Gliedes durch einen engen Spaltraum getrennt, liegt im Lumen zunächst nach innen eine mächtige Ganglienzellschicht (G), auf welche nach innen eine Faserschicht (F) folgt, deren Fasern einander kreuzen; die einen verbinden die Ganglienzellen mit den Endorganen, die anderen gehören dem großen Antennennerv an und treten von vorn nach hinten verlaufend in die Ganglienzellen ein (N). Den innersten Raum nehmen die Endorgane ein (St), welche aus einer großen Anzahl

kleiner dünner stäbchenartiger Gebilde bestehen; jedes Stäbchen hat die Form eines sehr schlanken, spitzen Kegels, an dem sich seitlich gewöhnlich zwei ovale lange chromatinreiche Kerne befinden (Fig. 113) und dessen Basis in einen die Faserschicht durchsetzenden, den Ganglienzellen zustrebenden, nervösen Fortsatz ausläuft, während seine Spitze den Chitinfortsätzen (A) der Platte (P) ansitzt. Diese Endorgane sind radiär angeordnete und zu Gruppen vereinigte, umgebildete Epidermzellen. — Bei den weiblichen Tieren ist mit dem einfacheren Bau der Antenne auch das Sinnesorgan viel kleiner und weniger kompliziert als bei dem Männchen (Child 1894).

Der Raum gestattet es nicht, auf die Abweichungen näher einzugehen, welche der Bau dieses Organs bei anderen Insekten zeigt. Child (1894) untersuchte es bei den Rhynchota, Neuroptera (*Sialis*), Panorpatia, Trichoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera und Diptera, welche es sämtlich in mehr oder minder modifizierter Form besitzen.

Funktion. Johnston (1855), der die Natur des fraglichen Organs als Sinnesorgan zuerst erkannte, deutete es als Gehörorgan, eine Hypo-

these, die Mayer (1874) durch Experimente am lebenden *Culex*-Männchen bestätigte. Es zeigte sich, daß gewisse Haare der Antennen in starke schwingende Bewegung geraten, wenn man in der Nähe des Tieres eine Stimmgabel mit demselben Tone, welchen das Weibchen erzeugt, erklingen läßt, und daß andere Haare durch andere Töne in Schwingungen versetzt werden. Mayer glaubt, daß das ♂ die Richtung erkennen könne, aus welcher die Schallwellen kommen, und so in der Dunkelheit das ♀ aufzufinden vermöge. Hurst (1890) schließt sich der Meinung dieser beiden Autoren an. Child (1894) ist überzeugt, daß es sich in diesem Organ bei den Culiciden und Chironomiden um ein Gehörorgan handle, bezweifelt aber, daß es dem Tiere die Fähigkeit verleihe, Tonhöhe, Intensität und Richtung der Schallquelle zu erkennen. Der ganze Antennenschaft mit seinen langen Haaren erscheine bei dem ♂ als ein gegen Luftschwingungen sehr empfindlicher Apparat; seine Verbindung mit der Platte („Tympaum“) des zweiten Gliedes lasse die Übertragung der Schwingungen auf diese denkbar erscheinen, deren Chitinfortsätze natürlich mitschwingen und auf die ihnen ansitzenden Stäbchen wirken. Das so vermittelte „Hören“ kann jedoch von unseren Gehörs Wahrnehmungen durchaus verschieden sein und ist es wahrscheinlich auch (modifizierte Tastempfindung). Das Benehmen der zu Schwärmen vereinigten Mücken zeigt, daß sie auf Geräusche leicht und stark reagieren. Die mächtige Entwicklung des männlichen Gehörorgans und die Stimmgabelversuche lassen es auch Child annehmbar erscheinen, daß es bei dem Auffinden des anderen Geschlechtes eine Rolle spiele. Ursprünglich sei jedoch das Johnstonsche Organ ein Tastapparat und habe diese Funktion bei den meisten Insekten noch jetzt.

3. Lichtsinnesorgane.

Die lichtperzipierenden Organe der Insekten sind in außerordentlich mannigfaltiger Weise entwickelt und fehlen nur da, wo es sich um Tiere handelt, die der Einwirkung des Lichtes entzogen leben oder der Sehorgane zu ihrer Orientierung nicht bedürfen. Man hat zwei verschiedene Typen von Augen zu unterscheiden: die zusammengesetzten oder Komplexaugen und die einfachen oder Punktaugen; namentlich die letzteren sind durch mannigfache Ausbildung ihrer dioptrischen und perzipierenden Apparate ausgezeichnet und erscheinen unter sich viel verschiedener gebaut als die Komplexaugen. Beide Augenformen als ganz heterogene Typen anzusehen, ist man heute weniger geneigt als früher, weil gewisse Übergänge darauf hindeuten, daß die zusammengesetzten aus einfachen seitlichen Augen phylogenetisch hervorgegangen sind, und beide als Zweige aus gleicher Wurzel erscheinen. Trotzdem bleibt es natürlich möglich und ist in gewissen Fällen sehr wahrscheinlich, daß die den Larven holometaboler Insekten ausschließlich eigenen Augenformen z. T. auch als larvale Neuerwerbungen aufgefaßt werden müssen. — Wir betrachten hier zunächst die Ocellen oder einfachen Augen.

A. Ocellen.

Man faßt als Ocellen (Stemmata, Punktaugen, Stirn- und Seitenaugen) eine Reihe nicht unerheblich voneinander abweichender Sehorgane zusammen, welche in einem gewissen Gegensatz zu den Komplexaugen stehen und

einfacher gebaut sind als diese. Kristallkegel kommen in ihnen niemals zur Entwicklung und Pigmentzellen nur ausnahmsweise (Cicaden, Cicadelliden). In ihrem Bau stärker voneinander abweichend als die Komplexaugen, stehen sie hinter diesen wohl durchweg in ihren Leistungen erheblich zurück. Als ihre wesentlichen Bestandteile treten der dioptrische Apparat und der rezipierende Abschnitt sowie Einrichtungen auf, welche im Dienste der optischen Isolierung des Auges stehen. Die über dem Auge gelegene Partie der Chitincuticula wird durchsichtig und zur Cornea, welche bei weiterer Differenzierung zu einer plankonvexen oder bikonvexen Cornealinse weitergebildet werden kann. In der Umgebung der Cornea pflegt die Cuticula pigmentiert zu sein, daher bleibt nur eine runde oder ovale, lichtdurchlässige Fläche übrig. Physiologisch dürfte die Linse als lichtsammelnder, aber wohl nur selten bilderzeugender Apparat von verhältnismäßig geringem Werte sein; denn die von der Linse entworfenen Bilder würden oft mehr oder minder weit hinter den rezipierenden Abschnitt fallen.

Die Cornea wird durch die sogenannten Corneagen-(Lentigen-) Zellen erzeugt, welche in manchen Fällen in den dioptrischen Apparat mit einbezogen werden (Ephemeriden) und ihrer Natur nach spezialisierte Epidermzellen sind. Die übrigen Epidermzellen in der Peripherie des Ocellus führen häufig zum Zweck der optischen Isolierung Pigment (Irispigment). Der lichtperzipierende Teil des Auges besteht überall aus Retina- (oder Seh-) Zellen, welche mit typischen Rhabdomen ausgestattet sind (Redikorzew, Hesse, Link u. a.). Zur Bildung eines Rhabdoms treten 2—4, selten 5—8 (*Psophus stridulus* L.) Sehzellen zu einer Gruppe zusammen; jeder Zelle gehört ein Teil des Rhabdoms (das sog. Rhabdomer) an, welcher durch die Verschmelzung von Stiftchensäumen entsteht (Hesse). Die Sehzellen sind primäre Sinnesnervenzellen, deren jede sich basal in einen nervösen Fortsatz auszieht, dessen Fibrillen mit den Stiftchensäumen in Verbindung treten, die ihre modifizierten Enden repräsentieren. Nach innen kann das Auge durch einen Pigmentbecher und ein Tapetum optisch isoliert werden, oder die Sehzellen enthalten selbst Pigment, und dann wird die optische Isolierung am vollständigsten (Link, Hesse).

Die Ocellen können entweder während der ganzen Lebensdauer ausschließlich vorhanden sein (Pediculiden) oder nur im Larvenzustande auftreten (Coleopteren, Lepidopteren) oder sie gehören nur den Imaginalformen an (Diptera, Siphonaptera, Hymenoptera exklus. Tenthredinidae). Es kann jedoch auch die Larve und die Imago desselben Individuums Ocellen besitzen (Microlepidoptera pr. p., Neuroptera, Tenthredinidae). Nach der Lage der Ocellen kann man zwei Gruppen unterscheiden: Scheitelocellen und Seitenocellen. Letztere finden sich bei solchen Larven und Imagines, denen fazettierte Augen fehlen (Aphaniptera, Pediculidae, Larven holometaboler Insekten); Redikorzew (1900). Die Scheitelocellen sind gewöhnlich in der Dreizahl, seltener (Blattiden, *Gryllotalpa*, Hemiptera, Homoptera pr. p. und Lepidoptera) in der Zweizahl vorhanden. Die Zweizahl entsteht durch Reduktion und Fortfall des mittleren Ocellus (Link). Ausnahmen bilden nach Kolbe (1893) manche Cocciden mit vier, die Dermestiden und *Lerema* (Rhopalocera) mit nur einem Ocellus.

Link kommt zu der Überzeugung, daß die Stirn- und Seitenaugen eine funktionelle Bedeutung bei der schnellen Bewegung der Tiere haben (Flug, Sprung). Lichtstärker als die Komplexaugen würden die nach drei

Seiten hin gerichteten Ocellen während des Fluges oder Sprunges für das Erkennen von Hindernissen oder vielleicht noch mehr für den Anflug an feste Gegenstände geeigneter sein. Für die höheren Insekten kann auch das Sehen im Dämmerlicht oder eine andere Nebenfunktion der Ocellen von Wert sein. Häufig scheinen sie auch da entbehrlich zu werden, wo die Komplexaugen durch den Besitz eines Kristallkegels an Lichtstärke gewonnen haben (Tagfalter, Käfer pr. p.), und andererseits spielen sie allein eine Rolle, wo ein scharfes Erkennen von Gegenständen nicht nötig ist und deshalb die Fazettenaugen fehlen (Parasiten, z. B. Flöhe). Übrigens betont Link selbst, daß hiermit unsere Erkenntnis der Ocellenfunktion keineswegs als abgeschlossen gelten kann.

Bau der Ocellen bei verschiedenen Ordnungen. Apterogogenea. Poduriden: Die eigenartig gebauten Stirnauge von *Orchesella rufescens* Tulb. beschreibt Hesse (1901): Auf der Stirn, genau zwischen dem Ursprung der Antennen, liegt ein kleiner, unregelmäßig begrenzter Pigmentfleck, der auch bei anderen Poduriden vorkommt (*Sminthurus aquaticus* Bourlet,

Podura aquatica L., *Orchesella cincta* L.) und aus einer Anzahl Epidermzellen besteht (Fig. 114), die sich viel weiter in das unterliegende Bindegewebe erstrecken als die übrigen Epidermzellen und ganz mit schwarzem Pigment erfüllt sind. Rostralwärts von diesen Pigmentzellen liegt eine Anzahl großer Zellen, von welchen zwei so orientiert sind, daß sie dorsal vom Pigment ganz bedeckt werden und daß auch kaudalwärts ein Pigmentvorhang über sie herabzieht; ebenso sind sie seitlich vom Pigment umgeben. Zwei andere Zellen liegen weiter rostralwärts, von denen nur eine noch teilweise durch das Pigment bedeckt ist. Jede dieser Zellen besitzt einen basalen Nervenfortsatz und einen dunkler gefärbten Saum, der bei den beiden kaudalen Zellen an der Berührungsfläche der Zellen deren ganze Breite einnimmt, bei den rostralen aber auf der dorsal- und rostralwärts gekehrten Zelloberfläche liegt. Dieser Saum ist nicht homogen, sondern leicht quergestreift, und an seinen Innenrand schließt sich eine helle, von zahlreichen feinsten Fibrillen durchsetzte Schaltzone an. — Die beiden kaudalen Zellen erinnern sehr an die Sehzellen der Stirnauge von Wespen und Bienen, welche zu zweien gepaart stehen und an ihrer Berührungsfläche je einen Stiftchensaum tragen. „Wir haben eine typische Rhabdombildung vor uns, ein Rhabdom, das aus zwei Rhabdomeren zusammengesetzt ist.“

Über die Funktion dieses Auges sagt Hesse: „Zu den einfallenden Lichtstrahlen zeigen die einzelnen Sehzellen ein recht verschiedenes Verhalten. Die rostralste der Zellen ist dem Licht von fast allen Seiten

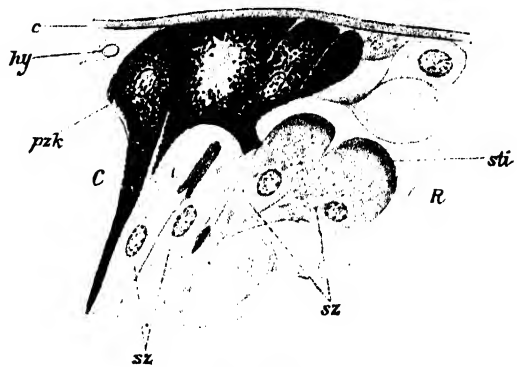


Fig. 114.

Medianschnitt durch das Stirnauge von *Orchesella rufescens* Tulb. var. *pallida*. Vergr. 750 : 1. (Hesse 1901.)

c Cuticula. hy Epiderm. pzk Kern einer Pigmentzelle. sz Sehzellen. C caudal. R rostral. sti Stiftchensaum.

zugänglich; nur ein kleiner Teil der von der Kaudalseite einfallenden Strahlen wird vom Pigmentfleck abgeblendet werden. Weniger exponiert ist schon die zweite der Zellen. Die beiden kaudalen gepaarten Zellen dagegen liegen so von Pigment umgeben, daß nur Lichtstrahlen zu ihnen gelangen können, die von vorn und etwas von unten kommen; nach oben, seitlich und hinten sind diese Zellen oder ist wenigstens ihr Rhabdom gegen Licht geschützt. Wir haben also in diesem Stirnauge ein vollkommenes Richtungsauge, durch welches ein verschieden starker Reiz aufgenommen wird je nach der Richtung, aus der die Lichtstrahlen kommen, indem entweder nur eine oder zwei oder alle vier Sehzellen von denselben getroffen werden. Eine Bildwahrnehmung vermittels dieses Auges ist als ausgeschlossen zu betrachten."

Thysanura. Bei *Machilis* fand Oudemans (1887) zwei asymmetrisch biskuitförmige Augen, deren je eines unter jedem Komplexauge steht, und ein drittes ovales, an der unteren Spitze des Vorderkopfes median gelegenes Auge (Fig. 115). Nach Hesse's Angaben ist die Cuticula

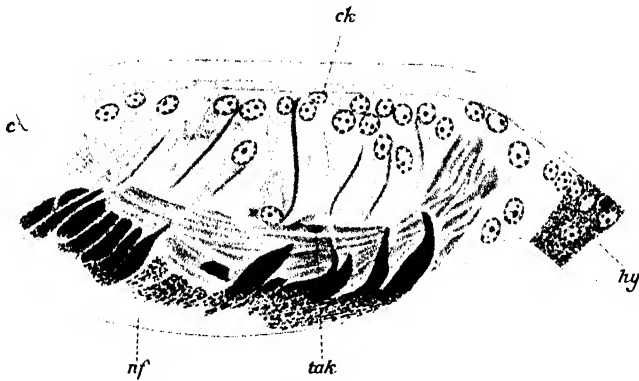


Fig. 115.

Äußere Ecke eines paarigen Stirnauges von *Machilis*, senkrecht zur Cuticula geschnitten. Vergr. 500:1. (Hesse 1901.)

c Cuticula. nf Nervenfaser. tak Kern einer Tapetumzelle. hy Epiderin. ck Kern einer corneagenen Zelle.

über den paarigen Augen nur wenig, bei dem unpaaren um das Doppelte ihrer gewöhnlichen Stärke verdickt. Die Corneagenzellenlage ist vorhanden. Die großen schlanken Sehzellen, deren Kern meist in der Nähe der Cuticula liegt, stehen zu vieren zusammen und berühren einander mit ihren Wänden. Ihre Grenzen gegeneinander treten als breite, dunkel färbare Streifen hervor. In jeder Zelle verlaufen in großer Anzahl feinste Fibrillen senkrecht zu dem dunklen Saum, an den sie sich ansetzen, um von ihm aus proximalwärts umzubiegen. Die Zusammensetzung der Säume aus Stiften konnte zwar nicht beobachtet werden, ist aber anzunehmen. Durch die Verschmelzung der Säume entstehen vierteilige Rhabdome mit x-förmigem Querschnitt. Die Lage des Tapetums, eines Zuges dichtliegender faseriger Elemente, die einen bei durchfallendem Lichte graugrünlchen, körnigen Farbstoff enthalten, der bei auffallendem Lichte hell leuchtet, zeigt Fig. 115. Die Sehzellen verschmälern sich bei ihrem Durchtritt durch das Tapetum, verbreitern sich jedoch basal wieder und sind hier mit Pigment gefüllt, welches distal vom Tapetum völlig fehlt. An der Basalmembran, die das epitheliale Auge von den übrigen Geweben trennt, laufen die Sehzellen in

Nervenfasern aus. — Der Mangel einer Cornealinse und das Fehlen einer optischen Isolierung der Sehzellengruppen durch Pigment machen es höchst unwahrscheinlich, daß dieses Auge zur Bildperzeption geeignet sei (Hesse).

Orthoptera. Während den Forficuliden Stirnagen fehlen, sind die Orthopteren fast allgemein mit solchen ausgestattet; sie treten zu meist in der Dreizahl auf. Ihre Entwicklung wurde von v. Reitzenstein (1904-05) bei *Periplaneta* studiert, und dieser Autor kam zu dem sehr auffallenden Ergebnis, daß die Schichten des Ocellus durch eine Invagination des Epidermis entstanden seien. Von seiner und Haller's (1906-07) Darstellung weicht Link (1908-09) in wesentlichen Punkten ab und konstatiert vor allem, daß die Mehrschichtigkeit des Punktauges nicht auf einem Invaginations-, sondern einem Delaminationsprozeß beruhe.

Die Stirnagen der Orthopteren bilden mit Rücksicht auf die Höhe ihrer Ausbildungsstufe eine aufsteigende Reihe: die der Blattiden und Locustiden stehen am tiefsten, die der Acridiiden am höchsten. Der lichtsammelnde Apparat ist bei den ersteren nur in Anfängen vorhanden, und vielfach wird die Cuticula über dem Auge nicht verdickt; wo eine schwache Verdickung eintritt, dient sie noch nicht zur Herstellung eines Bildes, sondern macht das Auge nur lichtstärker. Bei den Grillen hat der mittlere Ocellus schon eine wirkliche Linse; bei *Gryllotalpa* zeigen sich jedoch abweichende Verhältnisse in Anpassung an das unterirdische und nächtliche Leben der Tiere, und bei den unterirdisch lebenden Arten der Gattung *Myrmecophila* fehlen die Ocellen ganz (Schinmer 1909). Die Ocellen der Mantiden stehen unter den nach dem gewöhnlichen Typus gebauten Orthopterenocellen insofern am höchsten, als sie wenigstens im männlichen Geschlechte eine wohlentwickelte Linse besitzen und die Corneazellen verlängert sind, wohl um die Sehzellen in die richtige Entfernung von der Linse zu bringen. Die lichtempfindlichen Elemente sind nahezu in der Richtung der einfallenden Strahlen angeordnet; demnach erscheint auch hier noch die Fähigkeit einer Bildwahrnehmung fraglich. — Die am höchsten entwickelten Augen der Acridiiden weichen ziemlich erheblich von dem Orthopterenotypus der Ocellen ab. Cornea und Corneazellen zusammen bilden den dioptrischen Apparat und stellen eine plankonvexe Linse her, deren Konvexität außen liegt. Es handelt sich hier um Richtungsäugen, welche jedoch zu einer undeutlichen Bildwahrnehmung schon geeignet erscheinen.

Nach innen werden die Orthopterenocellen fast nur durch das Tapetum (Blattiden, Locustiden) oder teilweise unter Mitwirkung von Pigment (Mantiden, Acridiiden) abgeschlossen. Das, wie es scheint, stets entwickelte Tapetum besteht aus einzelnen Zellen, in welche eine Substanz von besonderem optischen Verhalten eingelagert ist, deren Reflexwirkung hier nach Link mit dem Pigment zur Isolierung dienen dürfte.

Der Raum gestattet uns nur, an einem Beispiel den Bau des Orthopterenauges eingehender zu betrachten, und wir wählen das in neuerer Zeit mehrfach umstrittene Sehorgan von *Periplaneta* (*Stylopyga*), welches Link (1908-09) folgendermaßen beschreibt:

Die Stirnagen von *Periplaneta orientalis* L. liegen wenig dorsal und medianwärts von der Antenneninsertion und erscheinen hier als weiße, schwach elliptische Flecke. Die Linse (Fig. 116) ist eine mäßig starke

Verdickung des Chitins, deren Umgebung dunkel pigmentiert ist. Sie wird von den ihr unmittelbar anliegenden Corneagenzellen abgetrennt (ez), die sich basalwärts vielfach in spitze Zipfel ausziehen, welche sich zwischen die Sehzellen einschieben. Seitlich gehen sie in die gewöhnlichen Epidermzellen über. Sehr merkwürdig verhalten sich die in 5—8 Schichten unregelmäßig übereinander liegenden Sehzellen, welche zu Gruppen von 2—4 vereinigt sind, und deren rezipierende Elemente die Gestalt typischer Rhabdome haben; diese sind auffallenderweise nicht dem einfallenden Lichte zugewendet, sondern liegen richtungslos durcheinander. Proximal von den Sehzellen liegt das Tapetum, dessen Zellen größer als die Sehzellen erscheinen und eine faserige plasmatische Grundlage haben. Bei dem vollständigen Pigmentmangel übernimmt hier das Tapetum allein den Abschluß des Auges nach

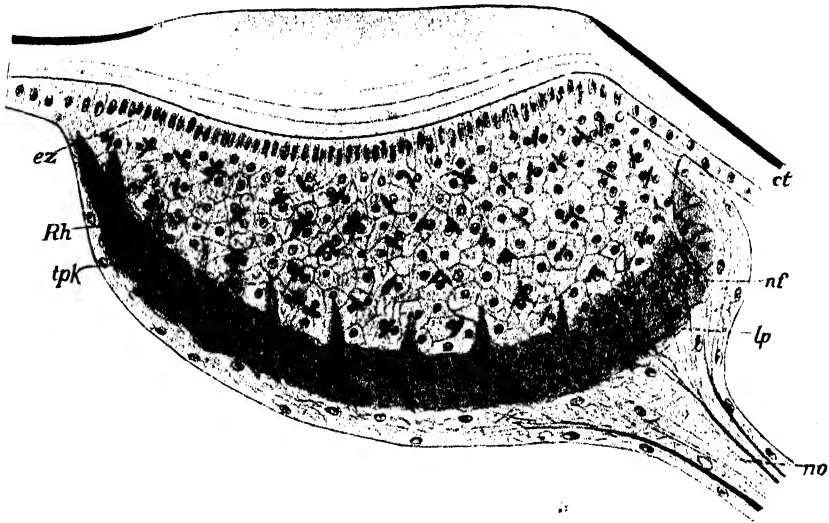


Fig. 116.

Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Periplaneta orientalis* L.

Vergr. 135:1. (Link 1908.)

ez Corneagenzelle. Rh Rhabdom. tpk Kern einer Tapetumzelle. no Sehnerv. lp Tapetum. nf Nerven-faser. ct Cuticula.

innen. Der dünne Sehnerv umfaßt den Ocellus von unten her mit breiter Basis und tritt an dessen innerer Seite aus. — Diese Darstellung, die mir den Tatsachen am besten zu entsprechen scheint, steht in teilweisem Widerspruch zu den wenig älteren Angaben v. Reitzenstein's und Haller's.

Odonata. Die Odonaten besitzen durchweg drei Stirn- und drei Seitenaugen, welche bei den Agrioniden in einem Dreieck, bei den Aeschniden fast in einer geraden Linie stehen. Bei *Anax* ist das mittlere Auge sehr auffallend vergrößert. Die Ocellen der Odonaten stimmen, von einigen Abweichungen abgesehen, in den Hauptpunkten miteinander überein. Die Cornealinse der seitlichen Augen ist asymmetrisch; nur ihre Innenfläche wird von der Retina begrenzt, die Seitenflächen des einspringenden Linsenzapfens liegen dagegen hochzelligem, pigmentiertem Epiderm auf. Die ganz pigmentfreie Retina ist rings von einer epithelartigen Zellenmasse umgeben, welche als Fortsetzung des Epiderms erscheint

und vollkommen pigmentiert ist; sie setzt sich in der Umgebung des Sehnerven noch eine Strecke weit fort. — Die Sehzellen sind auf zwei Niveaus verteilt und erscheinen einmal als distale Sehzellen, die der Linse anliegen, nur durch die Corneazellen von ihr gesondert, die Link als zarte Zellschicht nachgewiesen hat; sie erweisen sich durch ihre basalen Nervenfasern, den Besitz seitlicher Stiftchensäume und durch ihre Gruppierung als Sehzellen. Andererseits sind proximale Sehzellen vorhanden, die nicht an die Linse heranreichen und, von unwesentlichen Einzelheiten abgesehen, nach demselben Prinzip gebaut sind wie die distalen. Diese letzteren stehen in Gruppen von je drei

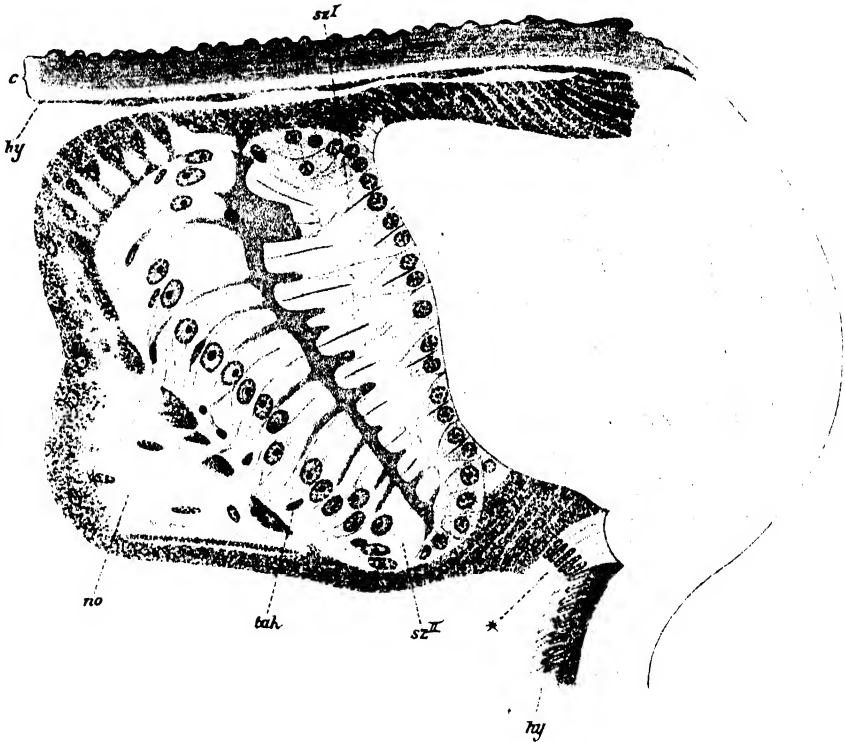


Fig. 117.

Medianschnitt durch ein seitliches Stirnauge von *Agrion*. Vergr. 530:1.
(Hesse 1901.)

c Cuticula. *hy* Epidermis. *sz I*, *sz II* distale und proximale Sehzelle. *tak* Kern einer Tapetumzelle.
no Sehnerv.

Zellen, die sich dicht aneinander legen und einen Kegel formieren, dessen Basis der inneren Linsenwand aufliegt, dessen Spitze, zu einer dünnen Faser ausgezogen, zum Augengrunde verläuft. Die Stiftchensäume bilden ein Rhabdom von y-förmigem Querschnitt, das sich nicht ganz bis an die Linse erstreckt und auch die Kegelspitze basalwärts nicht erreicht. — Die proximalen Sehzellen sind stärker in die Länge gezogen und lassen die basalen Nervenfortsätze der distalen Zellen zwischen sich hindurchtreten. Ihr Rhabdom zeigt den gleichen Bau wie das der distalen Zellen.

Ein Tapetum ist vorhanden und enthält (in durchfallendem Lichte) graugrünliche kleine Kristalle; es baut sich aus Zellen auf. Das mittlere

Stirnauge hat den gleichen Bau wie die seitlichen, ist jedoch symmetrisch, „Während bei anderen Insekten die Duplizität dieses Auges nur durch den doppelten Sehnerven angedeutet ist, zeigt sich bei *Agrion* eine Zweiteiligkeit auch dadurch, daß sich von der Rostralseite her ein Keil indifferenten Zellen ein Stück weit zwischen die Sehzellen einschiebt“; (Hesse) Fig. 117.

Hesse weist auf die physiologische Bedeutung dieses Augenbaus mit folgenden Worten hin: „Die distalen Sehzellen werden durch von fernen Objekten ausgehende Strahlen erregt, auf die proximalen Zellen vereinigen sich die Strahlen naher Objekte: wir haben hier gleichsam ein gleichzeitiges Fern- und Nahsehen im selben Auge, ein Sehen mit zwei übereinander liegenden Retinac. Ich kenne nirgends eine ähnliche Einrichtung. Es ist bezeichnend, daß sich so verhältnismäßig hoch ausgebildete Augen bei räuberischen und sehr beweglichen Tieren finden, wie die Libellen es sind.“

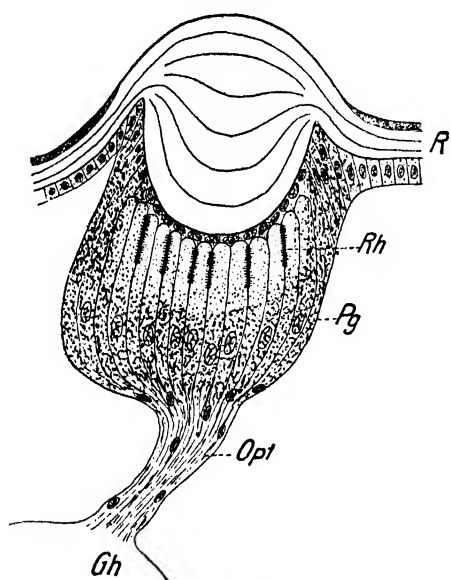


Fig. 118.

Sagittalschnitt durch den Medianocellus von *Perlida abdominalis* Burm. Vergr. 180:1. (Link 1908.)

R rostral. Rh Rhabdom. Pg Pigment. Opt Sehnerv. Gh Gehirn.

Perliden. Auch bei den Perliden sind drei Stirnaugen vorhanden, die in ziemlich weiten Abständen von einander liegen. Bei *Perlida abdominalis* Burm. ist die Linse des mittleren Ocellus mächtig entwickelt. Die corneogene Schicht besteht fast nur noch aus den zahlreichen Kernen der Zellen, die der Linse dicht anliegen, ist aber bei der Larve in der Regel noch ziemlich hoch (Redikorzew, Link). Die großen prismatischen Sehzellen stehen stets in Gruppen zu je zwei zusammen (Fig. 118) und bilden ein Rhabdom. Das Pigment liegt in den Randteilen der Sehzellen in deren proximalem (basalem) Querschnitt. Ein Tapetum fehlt. — Die seitlichen

Ocellen sind asymmetrisch, sonst jedoch wesentlich ebenso gebaut.

Ephemeriden. Die interessanten Ocellen der Ephemeriden sind wiederholt Gegenstand der Untersuchung gewesen (Carrière, Hesse, v. Reitzenstein, Seiler, Link). Sie stimmen in ihrem Bau bei den einzelnen Arten weitgehend überein (Seiler 1905), nur löst sich die zellige Linse nicht überall völlig von dem Epidermis los, sondern ist oft nur die einfache Verlängerung der Epidermsschicht.

Die Augen der *Heptagenia venosa* Etn. sind nach Link (1908-09) in der Dreizahl vorhanden und das mittlere ist etwas kleiner als die seitlichen, sonst aber von demselben Bau (Fig. 119). Die über dem Ocellus stark vorgewölbte Cornea ist nirgends linsenartig verdickt und geht ohne scharfe Abgrenzung in die Cuticula des Kopfes über, welche durch ihre dunkle Pigmentierung die seitlich einfallenden Lichtstrahlen abhält. Die Zellen der corneagenen Schicht sind stark verlängert, glasartig

durchsichtig und durch deutliche Grenzen geschieden. Seitlich werden sie niedriger und gehen in das Epiderm über. Sie bilden die plankonvexe Linse, an welche sich nach innen die Retina anschließt. Diese besteht aus zahlreichen Sehzellen, welche in ihrem distalen Teile eng aneinander gelagert sind und prismatische Form haben; etwa in ihrer Mitte verjüngen sie sich rasch und lassen regelmäßige Zwischenräume zwischen ihren basalen Hälften frei. Die sehr kurzen, wenig oberhalb des verschmälerten Abschnittes der Zelle gelegenen Rhabdome umgeben den

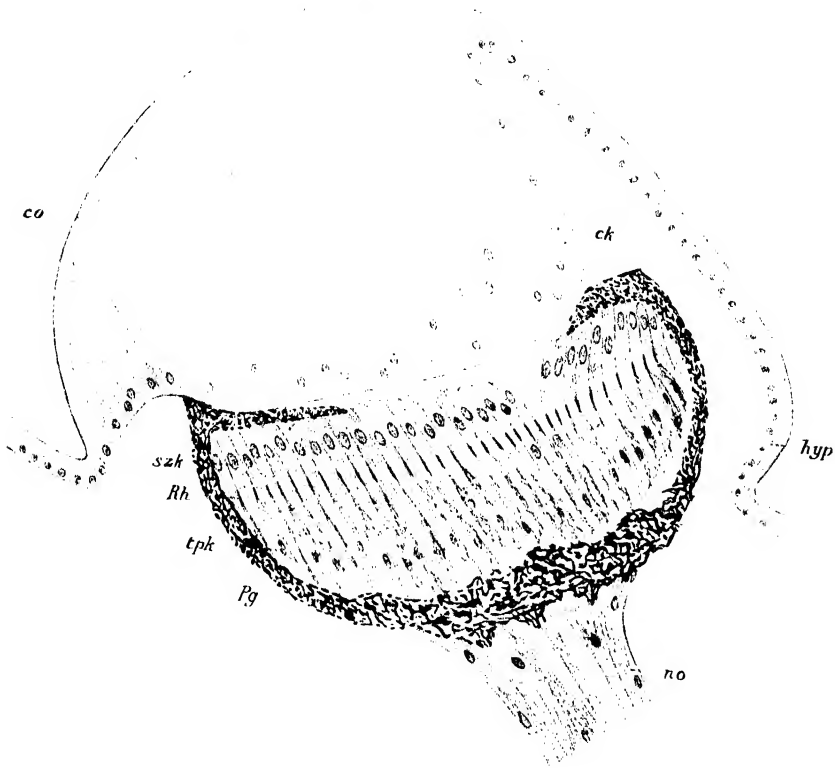


Fig. 119.

Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Heptagenia venosa* Etn. Vergr. 180 : 1.
(Link 1908.)

co Cornea. szk Kern einer Sehzelle. Rh Rhabdom. tpk Kern einer Tapetumzelle. Pg Pigment. no Sehnerv. hyp Epiderm. ck Kern einer Corneazelle.

Zellkörper ringförmig und stellen daher auf dem Querschnitt ein zusammenhängendes Netzwerk mit polygonalen Maschen her. — Die zwischen den verschmälerten Basen der Sehzellen gelegenen, langen, spindelförmigen Zellen bilden ein Tapetum; denn sie sind mit einer feinkörnigen, bei auffallendem Lichte glänzenden Substanz angefüllt. — In der Mitte der Retina entsteht durch Divergenz der distalen Sehzellenabschnitte ein Spalt. — Die optische Isolierung des Ocellus übernimmt der Pigmentbecher; er entsendet zwischen Linse und Retina von der Peripherie her Fortsätze, die den Spalt in der Retina nicht erreichen. An den Seiten ist er dicht, an der Basis hat er ein lockeres Gefüge und

läßt die Nervenfasern hindurchtreten; er besteht aus einer einschichtigen Zellenlage mit spärlichen Kernen (Link).

Rhynchota. Die Rhynchoten besitzen in ihrer Mehrzahl zwei Stirn-
augen, einige nur verfügen über drei, andere über gar keine Stirn-
augen.

a) Heteroptera. Die Wanzen sind mit zwei Ocellen ausgestattet, wenn solche überhaupt vorhanden sind. Sie fehlen bei *Pyrrhocoris*, den Nepiden und Notonectiden. — Man kann zwei Formen der Punkt-
augen unterscheiden: bei den Pentatomiden und Reduviiden liegen die die Linse bildenden Zellen nicht zusammen über der Retina, sondern stecken teilweise noch zwischen den Sehzellen; bei den Coreiden und Lygaeiden liegen dagegen die Corneazellen distal von den Sehzellen

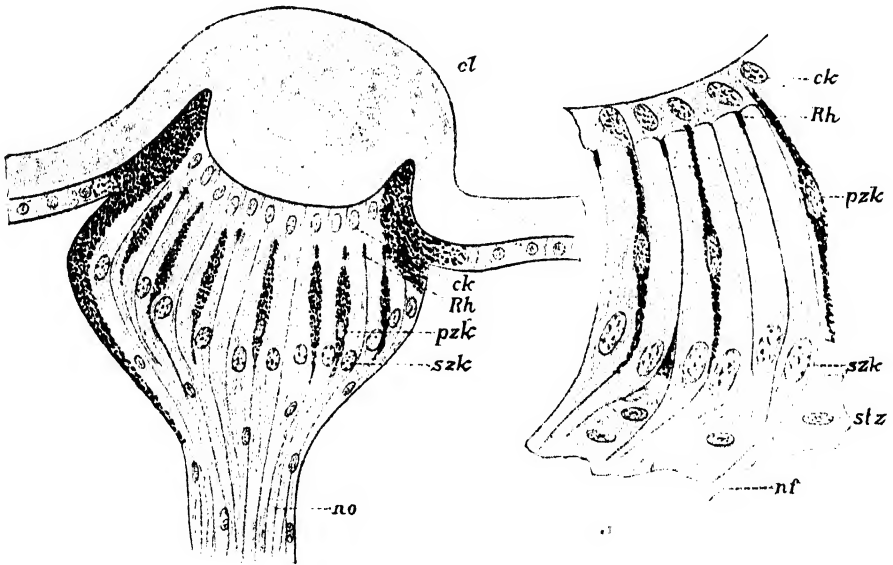


Fig. 120.

Rechts: Teil der Retina aus einem Frontalschnitt eines Lateralocellus von *Cicada concinna* L. Vergr. 420:1. — Links: Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Aphrophora spumaria* L. Vergr. 335:1. (Link 1908.)

cl Cornealinse. ck Kern einer Corneazelle. Rh Rhabdom. pzk Kern einer Pigmentzelle. szk Kern einer Sehzelle. szz Stützzelle. no Sehnerv. nf Nervenfasern.

und treten, wenngleich nicht scharf abgegrenzt, als besondere Schicht gegenüber der Retina hervor. Eine große, bikonvexe, stark nach innen vorspringende Cornealinse ist vorhanden. Die Sehzellen sind groß, langgestreckt, von prismatischer Form; ihre kurzen Rhabdome liegen distal an der Berührungsfläche je zweier Zellen, welche in Gruppen zu je drei Zellen stehen.

b) Homoptera. Die Homopteren besitzen in der Regel zwei Ocellen, nur die Gattung *Cicada* hat deren drei. Ihre Retina unterscheidet sich von der der Wanzen durch das Vorhandensein von Pigmentzellen zwischen den Sehzellen (Fig. 120); sie stammen aus der corneagenen Schicht und sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit Pigment gefüllt. Dies scheint bisher der einzige sicher bekannte Fall zu sein, daß in den Ocellen besondere Pigmentzellen vorkommen (Link).

c) *Phytophthires*. Die drei untereinander gleich gebauten Ocellen entbehren besonderer Pigmentzellen.

Mallophagen. Bei den *Mallophagen* sind nur Stemmata entwickelt, welche, hinter den Antennen am Rande der unteren Kopf- fläche gelegen, in einem (*Philopteriden*) oder in zwei Paaren (*Liotheiden*) vorkommen. Die beiden Augen jeder Seite liegen neben (*Menopon*, *Trinotum*, *Colpocephalum*) oder schräg über einander (*Tetrophthalmus*, *Laemobothrium*). Eine Linse ist überall vorhanden. Jedes Stemma wird für sich vom oberen Schlundganglion aus innerviert. In ihrem Bau zeigen sie Ähnlichkeit mit den Ocellen von *Phryganea* (Grosse 1885).

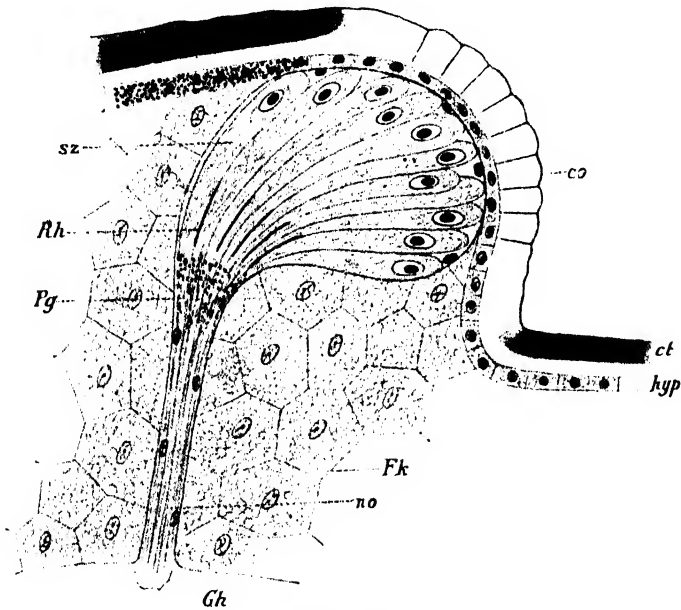


Fig. 121.

Frontalschnitt durch einen Lateralocellus von *Osmylus chrysops* L. Vergr. 335 : 1. (Link 1908.)

co Cornea. ct Cuticula. hyp Epiderm. Fk Fettkörperzellen. no Sehnerv. Gh Gehirn. Pg Pigment. Rh Rhabdom. sz Sehzelle.

Neuroptera. Die Imagines der Neuropteren besitzen drei (*Osmylus*, *Rhaphidia*, *Bittacus*) oder (*Myrmeleon*, *Ascalaphus*, *Chrysopa*, *Sialis*, *Inocellia*, *Boreus*) keine Ocellen. Die Cornea zeigt nur eine geringe oder gar keine Verdickung, ist aber stets nach außen mächtig vorgewölbt. Diese Krümmung ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil die Lichtstrahlen, von der Luft in das Chitin (vom dünneren ins dichtere Medium) übergehend, stark gebrochen werden, wodurch die Lichtstärke des Ocellus eine beträchtliche Steigerung erfährt. Die Sehzellen divergieren nach außen; im Bereiche der Retina kommt nur spärliches Pigment vor. Bei *Osmylus* (Fig. 121) ist die Cornea deutlich fazettiert. Eine bestimmte Anordnung der Corneagen- oder Sehzellen in Beziehung zu den einzelnen Fazetten scheint nicht vorzuliegen (Link 1908-09).

Larven der Neuropteren. Die Ocellen des Ameisenlöwen (*Myrmeleon*) stehen jederseits am Kopfe auf zwei kleinen Höckern zu

je sieben vereint dicht beieinander. Sechs sind von der Dorsalseite, das siebente ist nur von der Ventralseite aus sichtbar. Die Linsen erscheinen bikonvex und geschichtet. Die Achsen der Augen sind verschieden gerichtet und divergieren nach außen, die Ocellen haben also verschiedene Sehfelder. Die Lage, Pigmentverteilung und verschiedene Form der Corneazellen gibt Fig. 122 wieder. Unter dem vom Pigment frei gelassenen „Sehloch“ liegt ein Kristallkörper, welcher das Produkt von drei Zellen zu sein scheint. Die Retina besteht aus langgestreckten Sehzellen mit hohen distalen Stiftchensäumen.

In dem Auge der *Sialis*-Larve liegt unter der bikonvexen, ziemlich flachen Cornealinse ein aus acht Segmenten bestehender Kristallkörper. Die Retina setzt sich aus einem größeren mehr distalen und einem kleineren

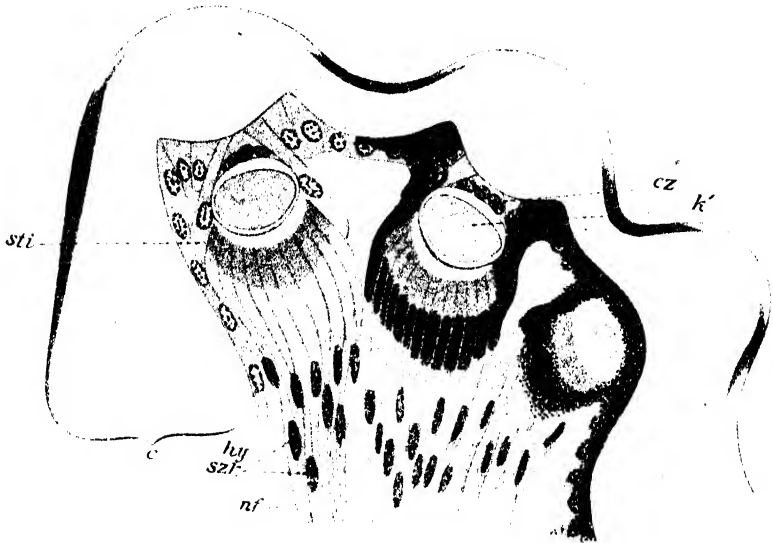


Fig. 122.

Medianschnitt durch den Augenhöcker der *Myrmeleon*-Larve mit drei Augen, das rechte nur seitlich getroffen; linke Hälfte ohne Pigment gezeichnet; kombiniert. Vergr. 510:1. (Hesse 1901.)

sti Stiftchensaum. *hy* Epiderm. *szk* Sehzellenkern. *nf* Nervenfasern. *k* Kristallkörper. *cz* corneogene Zelle.

mehr proximalen Zellenkranze zusammen. Die pyramidenförmigen Sehzellen sind radiär angeordnet und berühren einander in der Mitte; sie tragen an ihrem der Achse zugekehrten Ende einen Stiftchensaum (Grenacher, Hesse). — Die *Sialis*-Larve hat jederseits nur sechs Augen. „Die Augen . . . zeigen eine ausgesprochene axonische Anordnung der Sehzellen um die Augenachse, sie müssen daher als monaxonische bezeichnet werden. Wenn man das durch die nahe Berührung der Stiftchensäume eines Zellkranzes entstehende Gebilde als Rhabdom bezeichnet — und dem steht grundsätzlich nichts im Wege, wenn auch die vielstrahlige Gestalt eines solchen Rhabdoms etwas vom Gewöhnlichen abweicht — so haben wir hier zwei Rhabdome, ein distaleres und ein proximaleres, die jedoch die gleiche Axe haben“ (Hesse 1901).

Panorpata. Die Panorpata sind im Besitze von drei Ocellen von nahezu gleicher Größe. Ihre Cornea ist außen konvex und springt nach innen zapfenartig vor. Die corneagenen Zellen sind fast kubisch.

„Irispigment“ des Epidermis ist vorhanden; auf der Rostralseite sind die pigmentführenden Epidermzellen eine Strecke weit ansehnlich verlängert und bilden einen gegen die Retina umbiegenden Wulst. Zwischen den Corneazellen und der Retina bleibt eine Lücke, in welcher eine bindegewebige Zwischenschicht liegt; sie stellt eine anscheinend einheitliche Membran dar, die sich aus nur wenigen Zellen zusammensetzt. — Die Rhabdome werden stets von zwei Sehzellen gebildet, welche selbst randständiges Pigment enthalten, das jedoch in der Region der Rhabdome fehlt (Link).

Trichoptera. Die Stirnauge der Trichopteren-Imagines nehmen eine Sonderstellung ein (Fig. 123). Das ganze Sehorgan ist von einer Chitinkapsel umschlossen, welche ungefähr die Form eines gegen seine

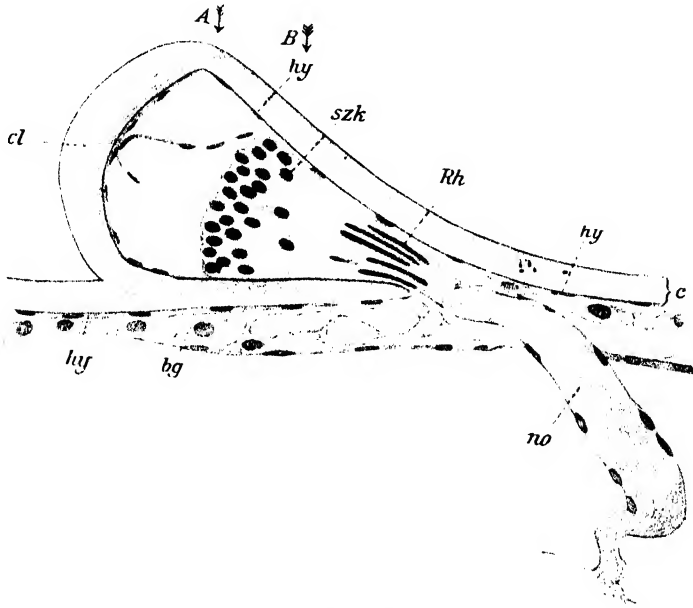


Fig. 123.

Medianschnitt durch das Stirnauge von *Anabolia*, etwas kombiniert. Vergr. 315:1. (Hesse 1901.)

A u. B beziehen sich auf hier nicht wiedergegebene Querschnitte. — *cl* Cornealinse. *hy* Epiderm. *bg* Bindegewebe. *no* Schnerv. *c* Cuticula. *Rh* Rhabdom. *szk* Korn einer Sehzelle.

Basis hin mehr und mehr plattgedrückten Zylinders hat, welcher der Stirn derart aufliegt, daß seine Achse nahezu senkrecht auf der Medianebene steht. Die gewölbte, nur wenig verdickte, konvex-konkave Cornealinse bildet den Deckel der Augenkapsel, ihr gegenüber liegt die basale Öffnung zum Durchtritt des Sehnerven. Die Kapsel ist von einer niedrigen Zellschicht ausgekleidet (Matrix der Cuticula), auf welche nach innen eine noch plattere Zellschicht folgt. Die Sehzellen lassen das äußere Drittel des Augenraumes frei, und hier hebt sich die innere Zellschicht zur Bildung einer kuppelförmigen Wölbung vom Epiderm ab. Der übrige Raum ist im Leben mit Flüssigkeit gefüllt. Zwischen die langgestreckten Retinazellen sind indifferente Zellen nicht eingeschaltet. Die rezipierenden Differenzierungen liegen als langgestreckte schmale Gebilde basal zwischen den Sehzellen und stellen

Rhabdome dar, welche jedesmal vier Zellen angehören. Die Lage der Rhabdome erklärt sich daraus, daß ihre optische Isolierung im Grunde der Augenkapsel viel vollständiger ist als nahe der Linse. Pigment fehlt ganz; die optische Isolierung geschieht allein durch die dunkel gefärbte Augenkapsel. — Dies Auge dürfte wohl kaum zur Bildperzeption geeignet sein und ist vermutlich hauptsächlich ein Richtungsauge (Hesse 1901).

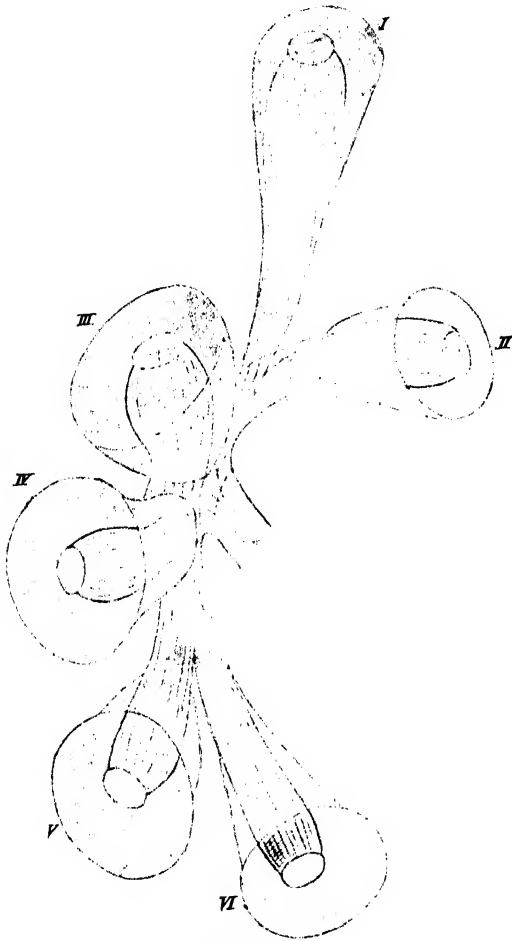


Fig. 124.

Die sechs Augen der Raupe von *Gastropacha rubi* L. in ihrer Verbindung und Lage zueinander. Vergr. (Pankrath 1890.)

Larven. Die Punktaugen der Phryganeidenlarven erscheinen jederseits am Kopfe in Form einer kleinen dunklen Erhebung. Diese einfach erscheinenden Augen bestehen jedoch tatsächlich aus je sechs Einzelaugen, deren Achsen nach dem Eintrittspunkte des Sehnerven hin konvergieren. Die Einzelaugen sind im Prinzip ebenso gebaut wie die Raupenaugen der Lepidopteren; nur eins der Einzelaugen hat eine nach innen gewölbte Cornealinse; im Bereiche der übrigen ist die Cuticula nicht verdickt und nur durchsichtig.

Sowohl die Augen der Raupen als auch die der Trichopterenlarven bilden eine besondere Form, welche von den Punktaugen der Imagines erheblich abweicht. Die Leistung dieser Ocellen geht vermutlich über die bloße Lichtperzeption hinaus und ermöglicht die Wahrnehmung (Unterscheidung?) von Körpern (Pankrath 1890).

Lepidoptera. Die Ocellen der Schmetterlinge sind im wesentlichen nach einem einheitlichen Plane

gebaut; nur die Zygäeniden weichen etwas ab, indem sie über der Retina eine besondere Zellschicht besitzen. Überall ist eine mächtige Cornealinse entwickelt. Die seitliche Isolierung geschieht nicht durch Irispigment der peripherischen Epidermzellen, sondern durch die dunkel pigmentierte pericorneale Cuticula, die sich teilweise in mächtige, nach innen vorspringende Fortsätze auszieht, welche den Ocellus rings umgeben. Die Retina besteht bald aus einer geringen Anzahl großer, bald einer größeren Anzahl kleiner, schlanker Sehzellen. Bei den Noctu-

iden fehlt Pigment ganz; es häuft sich bei den Sesien an der Basis der Retina und am Sehnerven; bei Arctiiden und Zygaeniden liegt es in den Sehzellen selbst. Die Ocellen der Noctuiden erscheinen als die unvollkommensten, die der Zygaeniden als die vollkommensten. Sie sind möglicherweise zu einer Bildwahrnehmung fähig (Link 1908-09).

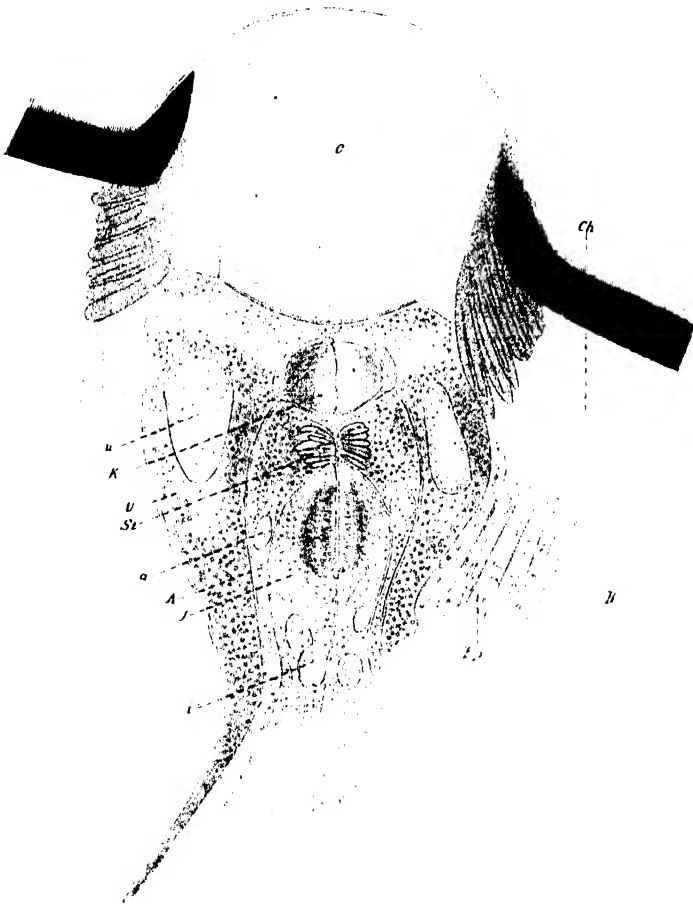


Fig. 125.

Längsschnitt durch ein Auge von *Gastropacha rubi* L., vergr. (Pankrath 1890.)

c Cornea. *Ch* Chitinhaut des Kopfes. *B* Borste. *K* Kristallkörper. *U* Zelle des Umhüllungskörpers. *u* ihr Kern. *A* Äußere Zelle der Retinula, *a* ihr Kern. *I* innere Zelle der Retinula, *i* ihr Kern. *Hp* Epidermzellen. *St* Stäbchen.

Larven. Die Raupen besitzen fünf oder sechs Augen jederseits am Kopfe in der Nähe der Mandibeln (Fig. 124). Ihre Größe, Stellung und Entfernung voneinander variiert vielfach; doch stehen sie miteinander in Verbindung und entsenden einen gemeinsamen Nerven zum Gehirn, ohne daß es zur Ausbildung eines peripheren Ganglion opticum kommt (Pankrath gegen Landois). Der feinere Bau aller Ocellen ist wesentlich der gleiche, und Pankrath (1890) unterscheidet die Cornea, den Umhüllungskörper, den Kristallkörper und die Retinula.

Die Cornea erhebt sich etwas über die Haut des Kopfes und stellt eine bikonvexe, plankonvexe oder konkav-konvexe Linse dar. Als Ausdruck ihrer Dreiteiligkeit läßt die kreisrunde Cornealinse drei helle Linien erkennen, welche von ihrem Zentrum unter Winkeln von 120 Grad auseinander laufen. Jedes der drei Kreissegmente ist das Produkt einer unter ihm gelegenen Matrixzelle. Diese drei großen Matrixzellen hüllen den übrigen Teil des Auges, die Retinula und den Glaskörper vollständig ein und bilden den Umhüllungskörper Pankrath's (Fig. 125). Mit ihren äußeren Enden (Oberflächen) bedecken sie die ganze Innenfläche der Linse, während in einiger Entfernung von dieser ihre Seitenflächen auseinander weichen und so einen Hohlraum zur Aufnahme des Kristallkörpers und der Retinula bilden. Erst etwa in der halben Höhe des Kristallkörpers beginnt die Pigmentierung dieser Zellen, deren oberflächliche (äußere) Partie pigmentfrei bleibt, ebenso wie der Plasmahof, welcher den sehr großen Kern umgibt. Auch die benachbarten Epidermzellen führen Pigment. — Die Zellen des Umhüllungskörpers erscheinen als erheblich modifizierte Epidermzellen. Sie verzüngen sich basalwärts stark und umgeben hier den Nerv. — Der Kristallkörper wird nach innen von dem stark pigmentierten, äußeren Ende (Kopfe) der Retinula begrenzt, in das er etwas eingesenkt erscheint. Auch er besteht aus drei Teilen, deren jeder das Produkt einer der drei kleinen, glashellen Zellen ist, welche sich als vollständige Hülle um ihn legen. Ein Zusammenhang zwischen Kristallkörper und Nerven besteht nicht (Pankrath gegen Landois). — Die Retinula ist ein keulenförmiger, aus sieben Zellen aufgebauter Körper; seine drei äußeren Zellen sind mit Stiftchen versehen (Hesse) und reichen bis an den Kristallkörper, sind stark pigmentiert und ihre stark lichtbrechenden Stiftchen, welche da liegen, wo sich die drei Zellen gegeneinander neigen und zusammenstoßen, sind radial um die Augenachse zu mehreren horizontal übereinander gelagert. Die vier inneren Zellen der Retinula sind in ihrem dem Lichte zugewendeten Abschnitte reich pigmentiert, und ihre Basen setzen sich (wie die der stiftchenführenden Zellen) in den Nerv fort. Sie enthalten eigentümliche schleifenförmige Differenzierungen mit starkem Lichtbrechungsvermögen (Pankrath). In etwas anderer Form bei *Euprepia caja* L. entwickelt, erweisen sich diese Differenzierungen als Stiftchensäume, die indessen zu einer gleichmäßigen Masse verschmolzen sind (Hesse 1901).

Diptera. Die Stirnagen von *Helophilus* (Syrphidae) weichen nach Hesse (1901) in mehrfacher Beziehung von denen anderer Insekten ab, und ihr Verhalten muß mit Rücksicht auf gewisse Punkte als abgeleitetes angesehen werden, während der Bau der lichtperzipierenden Elemente sehr ursprünglich erscheint (Fig. 126). Die stark bikonvexe, deutlich geschichtete Cornealinse bildet in dem Mittelauge jederseits einen Winkel mit der benachbarten Cuticula, und die Augenachse steht zu der letzteren nicht senkrecht, sondern verläuft ihr annähernd parallel. Die im mittleren Ocellus sehr niedrigen, in den seitlichen dagegen zylindrischen, corneagenen Zellen scheinen seitlich in die Epidermzellen überzugehen und sind von der unter ihnen gelegenen Retina durch eine besondere Membran getrennt. Nach Redikorzew (1900) besteht diese „praeretinale Membran“ aus zwei ineinander umbiegenden Lagen sehr platter Zellen (*Eristalis*, *Syrphus*). Bei anderen Stirnagen fehlt diese Membran, deren Genesis nicht bekannt ist. Im mittleren Auge liegt die Retina nicht, wie in den seitlichen Stirnagen, der Corneagenschicht

dicht an, sondern es existiert ein weiter Spaltraum zwischen der letzteren und der praeretinalen Membran, durch welchen die Sehzellen von der Linse abgedrängt werden. Dieser Raum enthält Zellen, welche vielleicht bei dem lebenden Tiere in der ihn ausfüllenden Flüssigkeit flottieren. — Zwischen den hohen schlanken Sehzellen fehlen indifferente Zellen. Die verschiedene

Verteilung des Pigments zeigt Fig. 126. Die pigmentfreien, etwas verschmälerten Teile der Sehzellen in der kaudalen Augenhälfte zeigen an ihren Seitenwänden die „Stäbchen“, deren Lage und Form Fig. 127 veranschaulicht. Die in der Sehzelle verlaufenden Neurofibrillen

schwellen gegen ihr Ende hin an, treten an die Wand des „Stäbchens“ und tragen eine besondere plättchenförmige Endverdükung. Die Endplättchen wären nach Hesse Bildungen gleicher Art wie die Stiftchen im Stiftchensaume der Sehzellen der Myriopoden. — Die

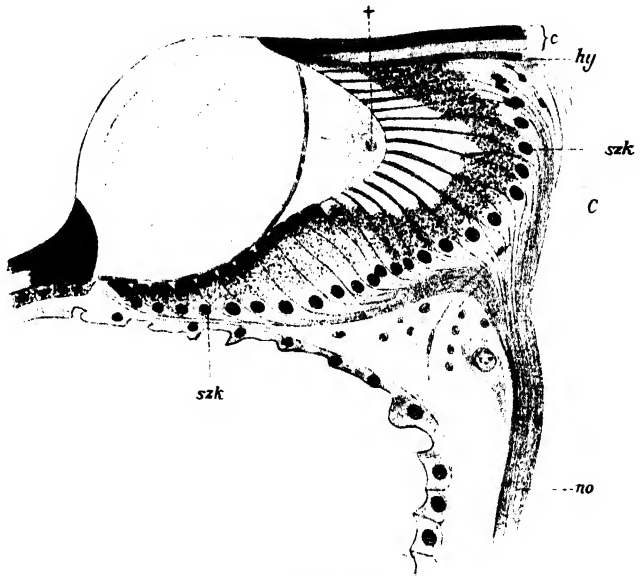


Fig. 126.

Medianschnitt durch das mittlere Stirnauge von *Helophilus* spec. Vergr. 315:1. (Hesse 1901.)

c Cuticula. hy Epiderm. szk Kern einer Sehzelle. no Sehnerv. + Zellen des Spaltraums (cf. Text). C caudal.

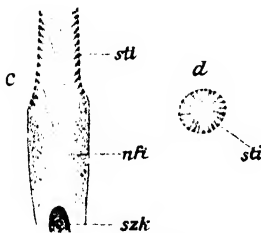


Fig. 127.

Stäbchen aus dem kaudalen Teile des mittleren Stirnanges von *Helophilus*, c längs, d quergeschnitten. Vergr. 900:1. (Hesse 1901.)

sti Stiftchensaum. nft Neurofibrille. szk Sehzellenkern.



Fig. 128.

Recipierende Endorgane der Stirnangen von *Helophilus* aus dem rostralen Teile. Vergr. 900:1. (Hesse 1901.)

Sehzellen des rostralen Augenabschnittes enthalten keine „Stäbchen“, vielmehr sind ihre distalen Enden durch eine Ringfurche vom übrigen Zellkörper abgegrenzt und sitzen ihm wie ein flacher Knopf auf (Fig. 128). Sie sind mit Pigment ganz erfüllt und zeigen an ihrer Ober-

fläche dieselben Endplättchen wie die „Stäbchen“ der übrigen Sehzellen, sowie Neurofibrillen, die mit jenen endigen. Jede Sehzelle setzt sich in eine Nervenfasern fort, deren Gesamtheit den Sehnerven bildet (Hesse 1901).

Bei den Pupiparen sind entweder drei Ocellen entwickelt oder gar keine. Unter den an Säugetieren parasitierenden Formen sind sie nur bei *Lipoptena* vorhanden, fehlen aber bei *Hippobosca* und *Melophagus*; bei den Vogelparasiten fehlen sie den Gattungen *Ornithoeca*, *Ornithomyia* und *Stenopteryx*. Bei *Stenopteryx* fehlen sie indessen manchen Individuen schon ganz, bei anderen sind sie rudimentär. Der Rückgang der Ocellen ist um so stärker, je mehr der Parasit an seinen Wirt gebunden, d. h. in je höherem Grade er Parasit geworden ist (Masson 1909).

Bei der *Chironomus*-Larve stehen die „Augenflecke“ jederseits paarig am Kopfe. Sie bestehen aus einer dunklen Pigmentmasse,

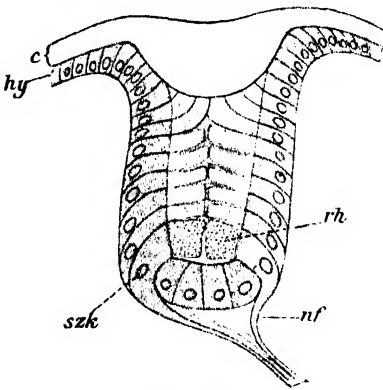


Fig. 129.

Schematischer Längsschnitt durch ein Auge der *Dytiscus*-Larve. (Hesse 1901.)

c Cuticula. hy Epiderm. szk Kern einer Sinneszelle. nf Nervenfasern. rh Rhabdomer.

deren auf der einen Seite gerade abgeschnittenem Rande einige lichtbrechende Körperchen aufliegen. Den feineren Bau dieser Augen untersuchte Hesse an der Larve von *Ceratopogon*. Die schwarzen Flecke sind aus mehreren Zellen zusammengesetzte Pigmentbecher, in welche helle Sinneszellen hineinragen, die Stiftchensäume zu tragen scheinen. In diesen Augen haben wir wohl die einfachste den Arthropoden überhaupt zukommende Form eines lichtperzipierenden Apparates vor uns, der wahrscheinlich als eine (provisorische) Erwerbung der Larve anzusehen ist.

Siphonaptera. Der Hundefloh (*Pulex canis* Curt.) hat wie seine Verwandten aus derselben Ordnung

keine Komplexaugen, sondern jederseits am Kopfe nur ein Stemma. Das Auge ist rings von einer dicken Chitinkapsel umschlossen, in welche die bikonvexe Cornealinse eingesetzt ist und die vollkommen undurchsichtig erscheint. Sie ist birnenförmig und richtet ihre Spitze nach innen und unten. Die Retina enthält kein Pigment (Grenacher). Untersuchungen über den feineren Bau dieses Auges scheinen seit Grenacher nicht vorzuliegen. — Der Larve fehlen Sehorgane.

Coleoptera. Der Bau des Larvenauges von *Dytiscus* ist aus Fig. 129 ersichtlich. Die lichtperzipierenden Zellen liegen in der Tiefe der Augenbecher und tragen nach der Augenachse zu einem Anhang, das „Stäbchen“. Diese „Stäbchen“ sind an den Flächen, die sie einander zuwenden, mit Stiftchen besetzt, von welchen gegen die Mitte des „Stäbchens“ feine Fasern (Neurofibrillen) ausgehen, die sich umbiegend zu einem Faserzuge vereinigen, der in die Sehzellenkörper eintritt. Jede Zelle besitzt zwei voneinander getrennte Stiftchensäume (Hesse).

Strepsiptera. Die Augen des männlichen *Xenos rossii* Kirby zeigen einen eigentümlichen, von dem des Komplexauges erheblich abweichenden

den Bau. Strohm (1910) weist darauf hin, daß es sich hier nicht um Fazettenaugen handelt, sondern um ein zusammengesetztes Auge, welches durch Summierung von Ocellen entstanden ist und sich deshalb zutreffend als „ocelläres Komplexauge“ bezeichnen lasse (Fig. 130 A, B, C). Diese jederseits am Kopfe stehenden, mächtigen Sehorgane bestehen je aus etwa 50 Einzelaugen, die dicht gedrängt stehen. Die Einzellinsen, zwischen welchen die Cuticula behaart ist, sind auffallend groß, sehr deutlich geschichtet und von charakteristischer Zapfenform. An jeden dieser dioptrischen Apparate schließen sich seitlich die stark pigmentierten, großen Epidermzellen an, welche die innere Linsenpartie in einen Pigmentmantel einschließen. Die corneogene Schicht besteht aus wenigen niedrigen Zellen, welche dem inneren Ende der Linse kappenartig auf-

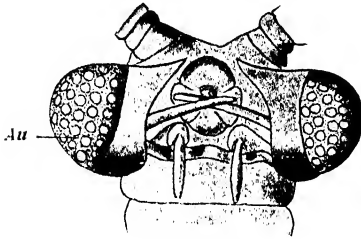


Fig. 130 A.

Kopf von *Xenos rossii* Kirby ♂, von der Unterseite. Vergr. (Strohm 1910.)
Au Augen.

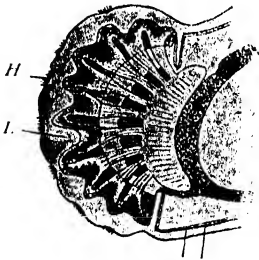


Fig. 130 B.

Frontalschnitt durch ein Auge von *Xenos rossii* Kirby ♂. Vergr. (Strohm 1910.)
H Haare. L Linse.

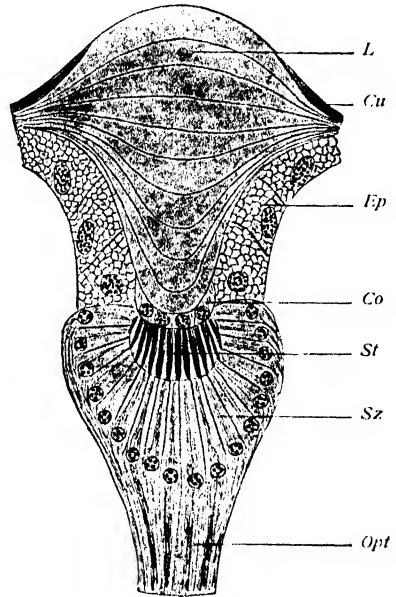


Fig. 130 C.

Medianschnitt durch ein Einzelaugen von *Xenos rossii* Kirby ♂. Vergr. (Strohm 1910.)

L Linse. Cu Cuticula. Ep Epiderm. Co Corneogene Schicht. St Stäbchen. Sz Sehzellen. Opt Opticus.

liegen und weder eine Abgrenzung gegeneinander, noch auch gegen die Retina zu besitzen scheinen. Die Retina jedes Einzelauges baut sich aus 50—55 schlanken Zellen auf, deren Kerne basal liegen und welche nach der Linse zu Sehstäbchen zur Ausbildung gebracht haben. Die Stäbchen erscheinen röhrenförmig, von polygonalem, meist hexagonalem Querschnitt. Die Stiftchensäume sind auf die Seiten der Sehzellen verlagert und bilden im Querschnitt breite, das Sehzellenende umgebende Ringe. Jede Sehzelle entsendet einen basalen Nervenfortsatz.

Hymenoptera. Bei den aculeaten Hymenopteren scheinen nach Grenacher's, Redikorzew's und Hesse's Untersuchungen die Stirn- augen ziemlich übereinstimmend gebaut zu sein. Ihre Cornealinse zerfällt in einen äußeren härteren Abschnitt von fast sphärischer Form und einen inneren weicheren, der sich der Retinaoberfläche genau

anpaßt (Fig. 131 a und b). Seitlich am Linsenrande stehen in bestimmter Ausdehnung hohe pigmentreiche Zellen, die über den Rand der Retina vorspringen. Sie repräsentieren gürtelartige Zonen von wechselnder Breite (Redikorzew's „Iris“). Im übrigen ist die Linse von niedrigen corneagenen Zellen bekleidet (Grenacher's und Redikorzew's „Glas-körper“). Die hohen schlanken Sehzellen sind distal wenig oder garnicht, proximal dagegen wohl pigmentiert und ziehen sich je in eine Nervenfasern aus. Die perzeptorischen Differenzierungen gehören ihrem distalen Teile an in Gestalt von zu zweien zusammenstehenden Plättchen, deren jede einer Sehzelle angehört; sie bilden durch ihre Zusammenlagerung ein Rhabdom, dessen Rhabdomere Stifchensäume sein dürften. Die erwähnten „Iriszellen“ ziehen sich in Fasern aus, welche ihre Richtung zum Sehnerven nehmen. Ein Fibrillenbündel durchzieht die Zellen von ihrer Basis aus nach dem freien Ende hin und löst sich in der Umgebung des Kerns in Einzelfibrillen auf, die sich jenseits des Kerns wieder vereinigen, um am Ende der Zelle pinselartig zu einem Fibrillen-

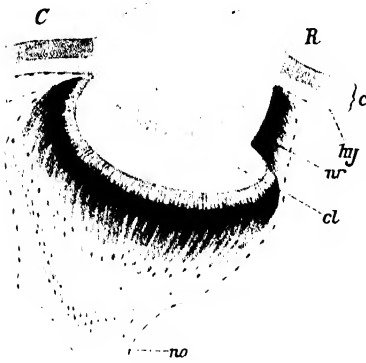


Fig. 131 a.

Längsschnitt durch das mittlere Stirn-
auge von *Vespa crabro* L. Vergr. 95:1.
(Hesse 1901.)

C caudal. R Rostral. c Cuticula. hy Epiderm.
nr Nebenretina. cl Cornealinsae. no Sehnerv.

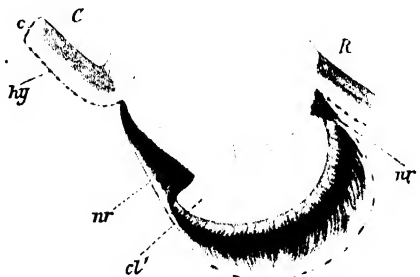


Fig. 131 b.

Ein dem vorigen paralleler Schnitt durch
ein seitliches Stirn-auge von *Vespa crabro*
L. Vergr. 95:1. (Hesse 1901.)

cl' proximaler Teil der Cornealinsae. Bezeichnungen
wie in der vorigen Figur.

kegel auseinanderzustrahlen, dessen Enden etwas über die Zelle hinaus-
zuragen scheinen. Die fraglichen „Iris“-Zellen sind also ebenfalls
Sinneszellen und jedenfalls lichtempfindlich; sie formieren eine Neben-
retina, welche als eine Neuerwerbung der Hymenopteren erscheint.
Die Nebenretina des mittleren Auges erhält ihre Strahlen von hinten,
die der seitlichen Augen von vorn und von der Seite, die des rechten
Auges von links und umgekehrt. Die Hauptretina erhält entsprechend
ihrer größeren Entfernung von der Linse wohl Bilder von näheren Ob-
jekten, während die Nebenretinae scharfe Bilder entfernterer Gegen-
stände empfangen. „Hier ist also dieselbe Arbeitsteilung in eine Retina
für Nahe- und eine solche für Fernsehen durchgeführt, wie in den Stirn-
augen von *Helophilus* und denen von *Agrion* und *Aeschna*. Aber bei
allen diesen ist der Weg zu diesem Ziel jedesmal ein anderer“ (Hesse).

Die Augen der Tenthredinidenlarven (Fig. 132) haben große
Ähnlichkeit mit imaginalen Augen. Ihre bikonvexe Cornealinsae ist deut-
lich geschichtet. Die corneagenen Zellen verhalten sich verschieden.
Die Sehzellen stehen in Gruppen, enthalten Pigment und tragen Rhab-

dome. Die von den Gruppen ausgehenden Nerven bilden gesonderte Bündel, welche einzeln oder zu mehreren vereint die Basalmembran (Produkt der Corneazellen) durchsetzen und hinter dieser erst den Sehnerven formieren. Die dichte, annähernd halbkuglige Zellmasse (Fig. 132, *is*) deutet Hesse als Anlage des Imaginalauges.

B. Komplexaugen.

Das sogenannte zusammengesetzte oder Komplexauge (Fazettenauge) besteht aus einer großen, übrigens aber nach den Arten wechselnden Anzahl von „Einzelaugen“ (Ommatidium, Omma, Fazettenglied), d. h. nahezu untereinander gleichartigen Bestandteilen, welche in radiärer, nach außen divergierender Anordnung das Auge durchsetzen. Jedes dieser selbst wieder zusammengesetzten Einzelaugen stellt eine unter-

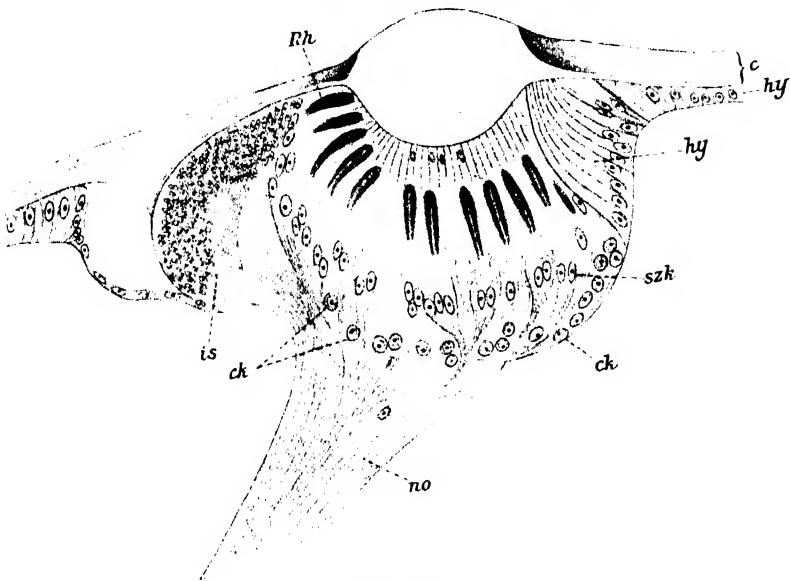


Fig. 132.

Medianschnitt durch das Auge einer Larve von *Hylotoma rosarum* Fabr. nach Entfernung des Pigments. Vergr. 280:1. (Hesse 1901.)

c Cuticula. *hy* Epiderm. *szk* Kern einer Sehzelle. *ck* Kern einer corneagenen Zelle. *no* Sehnerv. *is* Imaginalscheibe. *Rh* Rhabdom.

geordnete Einheit dar. Da jedem Fazettengliede eine Corneafazette angehört, so erkennt man das Komplexauge der Insekten als solches schon bei äußerer Betrachtung (mit der Lupe) an den zahlreichen Fazetten seiner Außenfläche, d. h. seiner über dem Auge modifizierten Cuticula.

Jedes Omma besteht seinerseits wieder aus folgenden Teilen. An seinem äußersten (distalen Ende) liegt die Corneafazette, die sehr allgemein eine Schichtung erkennen läßt und oft linsenförmig gewölbt ist (Cornealinse). Die Cornea wird entweder von besonderen Corneazellen gebildet, wobei wohl in manchen Fällen auch schon die Kristallkegelzellen beteiligt sind; oder die Corneazellen treten als solche nicht mehr in Tätigkeit, und dann liefern die Kristallkegelzellen allein die Cornea (höhere Insekten). — Nach innen folgen auf die Cornea die vier Kristallzellen (Kegelzellen), welche bei dem euconen Auge (Gre-

nacher) den Kristallkegel ausscheiden, welcher, seiner Herkunft von vier Kristallzellen entsprechend, aus vier Segmenten besteht, die sich um die Omma-Achse gruppieren. Diese Kristallzellen und ihre Kerne werden seit Claparède vielfach als Sempersche Zellen bzw. Kerne bezeichnet. Ein Zusammenhang des Kristallkegels mit dem Rhabdom liegt nirgends vor. Die Kristallkegel, früher (Leydig 1855) als rezipierende Elemente aufgefaßt, wurden von Grenacher (1879), dessen Untersuchungen für das Verständnis des Komplexauges grundlegend sind, richtig als dioptrischer Apparat erkannt. — Grenacher wies ferner nach, daß der Kristallkegel entgegen der älteren Auffassung nicht als ein notwendiger Bestandteil des Komplexauges angesehen werden könne, weil er gewissen Insekten fehlt. Wo der Kristallkegel vollkommen vermißt wird, handelt es sich nach Grenacher's Terminologie um ein acones Auge. An die Innenfläche jeder Corneafazette setzt sich hier

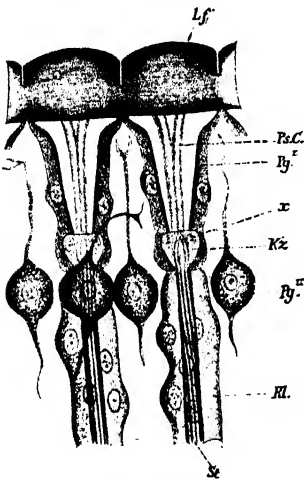


Fig. 133.

Zwei Ommata aus dem Complex-
auge von *Musca vomitoria* L.
Vergr. (Grenacher 1879.)

PsC Pseudoconi. x Verlängerung der
Vorderenden der Stäbchen zwischen die
Kristallzellen hinein. Pg II kugelige
Pigmentzellen zweiter Ordnung mit Aus-
läufern. Lf Corneafazette. Pg I Pigment-
zellen. Kz Kristallzellen. R Retinula.
St Stäbchen.

ein meist kurzer und flacher Kegel an, der seine Spitze nach innen richtet. Acone Augen sind von Forficuliden, Rhynchoten, Dipteren und Coleopteren pr. p. bekannt. — Endlich unterscheidet sich nach Grenacher von diesen beiden Augenformen ein dritter Typus, das pseudocone Auge, dadurch, daß die vier Kristallzellen eine weiche flüssige oder halbflüssige Substanz ausscheiden, welche funktionell dem Kristallkegel gleichzusetzten sei und durch trichterförmige Hauptpigmentzellen in ihrer Lage gehalten werde (Pseudoconus, Fig. 133). Sie liegt nach außen von ihren Matrixzellen, also zwischen ihnen und der Corneafazette (Diptera brachycera).

Diese Grenachersche Einteilung ist nicht ohne Widerspruch geblieben, indem Hickson (1885) die pseudoconen Augen den euconen gleichsetzt mit der Begründung, daß der Pseudoconus aus vier mit Flüssigkeit gefüllten Vakuolen der Kristallzellen bestehe und daß im pseudoconen Auge nur der Kern hinter der dioptrischen Differenzierung liege, statt vor ihr, wie bei den euconen Augen; Carrière (1885) will

die pseudoconen und aconen Augen vereinigen, denn beide seien nur extreme Formen desselben (aconen) Typus. Dietrich (1909) kommt zu der Überzeugung, daß der Pseudoconus nichts anderes als ein Teil der Fazette sei, in die er sich kontinuierlich fortsetze, ohne daß allerdings die ganze Bildung (Corneafazette + Pseudoconus) in allen ihren Teilen ganz gleich beschaffen wäre. „Nähert sich der Pseudoconus von *Laphria* in seiner Beschaffenheit der harten, widerstandsfähigen Fazette, so zeigt oft auch die innere Schicht der Fazette eine Ähnlichkeit mit dem Pseudoconus“ (*Chrysogaster*, *Simulium*). In diesem Falle ist man in Zweifel, wo man die Grenze zwischen Fazette und Pseudoconus annehmen solle. Eine Vierteilung des Pseudoconus konnte Dietrich so wenig wie Carrière erkennen. Man wird diesen beiden Autoren darin beistimmen können,

daß der Pseudoconus keine Bildung *sui generis*, sondern nichts anderes sei, als eine zapfenartige Vorwölbung der Cornea, welche dem von Kirchhoffer (1907) bei gewissen Käfern (vgl. unten!) gefundenen Processus corneae entspricht. Somit müßte der alte Grenachersche Typus des pseudoconen Auges wohl am besten ganz aufgegeben oder die Bezeichnung mit der Modifikation beibehalten werden, daß das pseudocone Auge nur eine besondere Ausbildungsform des aconen Auges sei. — Dietrich weist dann ferner darauf hin, daß auch zwischen dem pseudoconen und euconen Typus kein wesentlicher Unterschied bestehe. Bei den Bibioniden bleiben tatsächlich Zweifel, ob man den Kristallzellen schon die Bildung eines echten Kristallkegels zuerkennen solle, wie Hesse (1908) es tut, oder nicht.

Nach innen von den Kristallzellen kommen als lichtperzipierende Elemente die Retinulazellen zur Ausbildung, die gewöhnlich zu je sieben eine Retinula aufbauen. Es gewinnt jedoch den Anschein, als ob die Retinula ursprünglich achtteilig sei. Die Hymenopteren besitzen regelmäßig acht Sehzellen (Hesse), ebenso *Cicada* (Grenacher); bei manchen Insekten ist eine achte Sehzelle in besonderer Lage vorhanden (*Dytiscus*, *Phryganea*, Coleoptera, Diptera, vielleicht auch Sphingiden und Noctuiden). Die Sieben- und Sechszahl würde dann auf einer Reduktion beruhen. Die Hypothese Dietrich's (1909), welche die Siebenzähligkeit der Retinulae mit der Fähigkeit, sieben Lichtqualitäten wahrzunehmen, in Verbindung bringt, kann hier nur kurz erwähnt werden.

Die Zellen der Retinula besitzen nach der Achse des Einzelauges hin je eine Oberflächendifferenzierung, das „Stäbchen“ oder Rhabdomer (Ray Lankester). Die Rhabdomere in ihrer Gesamtheit stellen das Rhabdom des Ommas her. Durch die vortrefflichen Untersuchungen Hesse's (1901) wurde der Nachweis geführt, daß die Rhabdomere Stiftchensäume sind, deren einzelne Komponenten je dem verdickten Ende einer Neurofibrille gleich sind. Jede Neurofibrille durchsetzt dann vom Stiftchen aus die Retinulazelle, gelangt in den nervösen Fortsatz und mit ihm ins Gehirn. „So wäre also jedes Stiftchen durch eine kontinuierliche Leitung mit einer zentralen Zelle verbunden.“ Hesse sagt dann ferner: „Die Stiftchensäume selbst sind in verschiedener Weise modifiziert. In vollkommenster Ausbildung zeigt jedes Stiftchen an seiner Basis eine rundliche oder längliche Verdickung, ein Knöpfchen, an welches sich dann die Fibrille anschließt; zwischen der Lage der Knöpfchen und dem granulierten Zellplasma liegt eine helle Zone, die Schaltzone, in der die Fibrillen am deutlichsten zutage treten, während sie zwischen den Granulationen des Zellplasmas oft ganz verschwinden. Die Knöpfchen und die Schaltzone werden nicht selten vermißt, die Stiftchen und die Neurofibrillen sind jedoch notwendige Bestandteile des Stiftchensaaumes. Die Ausbildung der Stiftchen wechselt sehr: sie können von verschiedener Länge sein, zuweilen ganz kurz bleiben und selbst zu blättchenartigen Bildungen (*Helophilus*-Stirnauge) werden. Weiter können sie in ihrer Substanz mehr oder weniger verändert sein — was sich zunächst an ihrer verschiedenen Färbbarkeit kundgibt; ja ich zweifle nicht, daß sie zuweilen eine cuticuläre Beschaffenheit annehmen. Das wird besonders deutlich, wenn sie eng (vielleicht durch eine Kittsubstanz) miteinander verbunden sind — wobei man wenigstens ihre gesonderte Existenz an dünnen Schnitten noch erkennen kann (z. B. *Dytiscus*-Komplexauge) — oder wenn sie zu einer homogenen Masse verschmolzen sind.“

Wenn man das Rezeptorium (Stiftchen) allgemein als eine Oberflächendifferenzierung der Zelle auffaßt, so würden die Retinulazellen ihre Oberflächen der Retinulaachse zuwenden und somit eine eigenartige Orientierung aufweisen. Die perzeptorischen Fortsätze sind peripherisch von Pigment eingehüllt.

Zu jedem Einzelauge gehören ferner zwei Hauptpigmentzellen, welche seitlich vom Kristallkegel liegen. Es spricht sehr viel dafür, diese Zellen als den Corneazellen genetisch gleichwertig zu erachten (vgl. Hesse 1901, Johansen 1893). Kirchhoffer (1910) fand bei *Dermestes vulpinus* F., daß die „Semperschen Zellen“ anfangs nur geringen Anteil an der Ausbildung der Cornea nehmen, die erste dünne Cornealamelle vielmehr hauptsächlich von den Haupt- und Nebenzellen gebildet wird. Das gleiche trifft für *Hydrous aterrimus* Esch. zu (Kirchhoffer). In Übereinstimmung hiermit berichtet schon Phillips (1905), daß bei der Honigbiene die Linse teils von den Hauptzellen, teils von den Nebenzellen gebildet werde, ohne daß die Semperschen Zellen nach dieser Richtung hin in Tätigkeit treten. — Die in ihrer Anzahl nicht konstanten Nebenzellen sind nach Hesse indifferente Zellen, welche zwischen den Ommen stehen, jedoch nicht so, daß jedes Omma seinen eigenen Kranz von Pigmentzellen hätte.

Eine bei Nachschmetterlingen zuerst von Leydig beschriebene Bildung des Komplexauges ist das Tapetum. Es liegt in Gestalt einer schönen glänzenden Membran in der Tiefe des Sehorgans. Exner bestätigt Leydig's Angabe, daß es sich um kleine Tracheenäste handelt, welche die Membrana fenestrata (die Membran, durch welche das Auge nach innen abgeschlossen ist und durch welche die nervösen Elemente hindurchtreten) durchbohren und sich im Auge in Büschel feinsten Zweige auflösen. Jedes dieser Büschel umgibt korbartig das basale Ende eines Sehstabes und läuft an ihm, ihn peripherisch umhüllend, nach außen (corneawärts). M. Schultze läßt die Tracheen da enden, wo der Übergang des dickeren zum dünneren Teile des Sehstabes stattfindet; nach Leydig enden sie weiter basalwärts (Exner). Physiologie des Tapetums vgl. unten.

Physiologie des Komplexauges.

Die erste und noch heute gültige Theorie des Komplexauges wurde von J. Müller (1826) aufgestellt. Sie besagt, daß die Insekten ein aufrechtes Netzhautbild haben, welches sich den Einzelaugen entsprechend aus einer großen Anzahl voneinander gesonderter Bildpunkte mosaikartig zusammensetzt (Theorie des „musivischen Sehens“). Diese Theorie wurde später bekämpft und fast vergessen, ist jedoch wenigstens für den euconen Typus jetzt wohl allgemein anerkannt, nachdem vor allen Grenacher und Exner unsere Kenntnis des Fazettenauges durch morphologische und physiologische Studien sehr vertieft haben.

In jedem Einzelauge kann nach Exner (1891) entweder ein „Appositionsbild“ oder ein „Superpositionsbild“ entstehen. In dem Fazettengliede mit einem Appositionsbild werden die nicht senkrecht auf die Cornea fallenden Strahlen durch den als Linsenzylinder wirkenden Kristallkegel nach den Seiten hin ausgeschaltet und vom Pigment absorbiert. Nur die annähernd senkrecht einfallenden Strahlen können also zu einer Lichtempfindung des Einzelauges werden. So kommt das musivische Sehen zustande, d. h. das Gesamtbild im Auge setzt sich aus

zahlreichen mosaikartigen Lichtpunkten zusammen, und jedes Ommatidium bildet nicht ein ganzes Bild, sondern nur ein Teilbild.

Ähnlich liegen auch die Verhältnisse bei dem Zustandekommen des Superpositionsbildes, doch werden die Strahlen, welche annähernd parallel in das Auge fallen, von den lichtbrechenden Körpern mehrerer benachbarter Einzelaugen derart gebrochen, daß sie sich in einem Punkte am distalen Ende desjenigen Fazettengliedes vereinigen, welches die Strahlen senkrecht treffen. — Nach Exner ist ein Merkmal für das Zustandekommen des Superpositionsbildes darin gegeben, daß die Kristallkegel weit von den Rhabdomen entfernt liegen, in welchem Falle zwischen dem lichtbrechenden und perzipierenden Bestandteil des Ommas ein durchsichtiger pigmentloser Zwischenraum vorhanden ist. Die Pigmentwanderung kann in einem Auge mit Superpositionsbild durch Abblenden ein Appositionsbild hervorrufen. In beiden Fällen entsteht ein zusammengesetztes aufrechtes Gesamtbild; nur werden bei dem Zustandekommen des Superpositionsbildes die Strahlen ausgiebiger ausgenutzt, das Auge, in dem es entsteht, hat eine größere Lichtstärke und eignet sich mehr zum Sehen in schwachem Lichte (Dämmerung, Nacht).

Hinsichtlich des musivischen Sehens sei übrigens darauf hingewiesen, daß wir zwar wissen können, wie das von uns angeschaute Bild im Auge des Insekts aussieht, nicht aber, wie das Insekt selbst es anschaut. Denn die Gesichtsvorstellung kommt nicht im Auge zustande, sondern im Gehirn, welchem das Auge nur die Daten gibt. Es genügt wohl, daran zu erinnern, daß wir selbst mit zwei Augen nur ein Bild und auch nicht das im Auge befindliche umgekehrte, sondern ein aufrechtes Bild sehen, indem die Gehirntätigkeit erst aus den vom Auge empfangenen Daten das definitive Bild (die Vorstellung) macht, — um die Möglichkeit, ja Wahrscheinlichkeit zuzugeben, daß auch die tatsächliche Gesichtsvorstellung des Insektes vom Netzhautbild verschieden sei. Jedenfalls besteht es nicht aus vielen einzelnen gesonderten Bildpunkten, sondern die Daten des Netzhautbildes werden im Gehirn zu einem einheitlichen Gesamtbild zusammengezogen. Da nur die Rhabdome, nicht aber ihre Zwischenräume innerviert sind, fällt ja überhaupt für das Gehirn die Möglichkeit zur Wahrnehmung dieser Zwischenräume fort.

Für das deutliche Sehen, das Lokalisieren, muß vor allem die Anzahl der Fazetten maßgebend sein; ferner wird das einzelne Fazettenglied um so weniger und um so bestimmtere Lichtstrahlen erhalten, je kleiner die Corneafazette und je länger der Kristallkegel ist. Wird er kürzer und die Fazette größer, so wird auch das sie treffende Strahlenbündel entsprechend in- und extensiver und zugleich diffuser. Viele kleine Fazetten vermindern also zwar die Intensität des Lichtes, vergrößern aber die Deutlichkeit des Sehens. Je stärker ferner das Auge gewölbt ist, aus um so verschiedeneren Einfallswinkeln kann es Licht erhalten; dadurch wird das gemeinsame Gesichtsfeld größer, und es werden weniger Fazetten von den Lichtstrahlen getroffen, die von demselben Punkte ausgehen. Die Gesichtsfelder der einzelnen Fazetten scheiden sich mehr voneinander, und die Deutlichkeit des Sehens steigert sich. Nach M. Schultze (1868) haben die Nachtfalter größere Fazetten als die Tagfalter: sie brauchen mehr Lichtstrahlen, um das Licht überhaupt zu empfinden (vgl. das Tapetum!). Im Zusammenhange hiermit muß erwartet werden, daß die Insekten mit vielen kleinen Fazetten und stark gewölbten Komplexaugen am deutlichsten sehen,

da sie auch die längsten Kristallkegel zu besitzen pflegen. Daß dies der Fall ist, sagt Forel (1910), „kann ich aus meinen eigenen Beobachtungen bestätigen, sowie auch, daß von den Insekten im allgemeinen ganz besonders die Bewegungen empfunden werden. Ein sehr deutliches Sehen ist bei den allerwenigsten Insekten vorhanden“. — „Jene Insekten, die große konvexe Augen mit vielen Fazetten besitzen, sehen offenbar nicht nur sehr deutlich, sondern auch in viel größerer Entfernung (Odonaten, Tagfalter), als solche mit kleinen, flachen Augen“ (Forel).

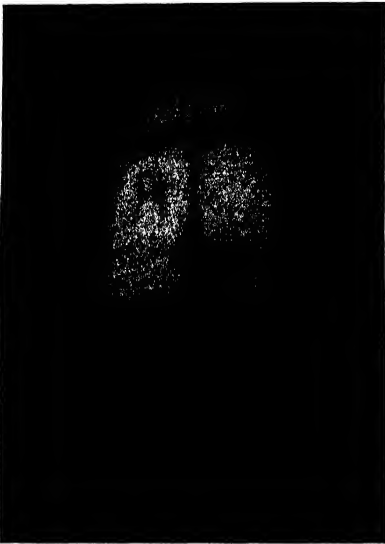


Fig. 134.

Mikrophotographie des aufrechten Netzhautbildes im Augenhintergrunde des Leuchtkäferchens (*Lampyrus splendidula* L.). Vergr. 120. Aufgenommen mit Objektiv C von Zeiß.

Als Objekt diente ein Bogenfenster, durch welches eine Kirche gesehen wird. Auf eine Fensterscheibe war ein aus schwarzem Papier geschnittenes „R“ geklebt. (Es erscheint wegen der Vervielfältigung durch Lichtdruck in Spiegelschrift.) Die Entfernung des Fensters vom Auge betrug 225 cm, die der Kirche vom Fenster 135 Schritte.

(Die Aufnahme geschah durch die k. k. Lehr- und Versuchsstation für Photographie und Reproduktionsverfahren in Wien.)

beim Aufsuchen von Nahrung u. dgl. sehr wohl dienen dürfte.“ — Man darf annehmen, daß andere Insekten mit Superpositionsbild noch viel schärfere Netzhautbilder haben, worauf schon ihre Größe hindeutet. Ähnliches gilt auch von den Appositionsbildern (Exner 1891).

Bemerkenswert ist der Umstand, daß häufig, vielleicht in der Regel, das Netzhautbild des Komplexauges der Projektion des Objektes (wie wir es sehen!) nicht geometrisch ähnlich ist. Die Verzerrungen beruhen auf Einrichtungen des Auges, welche zugunsten der Erweiterung des Gesichtsfeldes getroffen sind (Schiefstellung der Kegel am Augenrande, Abweichungen der Cornea von der Kugelgestalt). „So muß z. B. die stärkere Krümmung des Auges an seiner Peripherie bewirken, daß ein

Über die Schärfe des dioptrischen Netzhautbildes macht Exner interessante Angaben, welche sich auf *Lampyrus* beziehen (Fig. 134). Die in der Figur wiedergegebene Photographie lehrt, daß *Lampyrus*, „sofern es sich um das Netzhautbild handelte, noch imstande wäre, Schilderschrift in der Entfernung von einigen Metern zu lesen. Die Dicke der Hauptstriche des an der Fensterscheibe angebrachten R (vgl. die Fig.) betrug 4,9 cm, die Entfernung desselben vom Auge 2,25 m. Das R ist, obwohl die Photographie und die weitere Vervielfältigung desselben gewiß das Bild nicht gebessert, sondern nur geschädigt haben kann, noch erkenntlich“. — „Der senkrechte Stab des ‚R‘ war 4,9 cm breit. Ein Gitter aus so dicken Stäben würde also das Leuchtkäferchen aus einer Entfernung von 225 cm noch als Gitter erkennen. Ein Netzhautbild von derselben Größe würde es auch erhalten, wenn Gitter und Entfernung sich proportional verkleinern würden. Es unterscheidet also auf die Distanz von 1 cm noch die Stäbe des Gitters, wenn diese nur 0,22 mm breit sind. Wie man sieht, eine Leistung des Auges, die nicht gering genannt werden kann und dem Tier

Quadrat, dessen eine Seite horizontal steht und das in einer kugligen Fläche um das Auge bewegt wird, ein Netzhautbild entwirft, das, wenn das Quadrat nach oben oder unten verschoben ist, die Form eines Rechteckes hat, dessen horizontale Seite länger ist; befindet sich das Quadrat aber rechts oder links, so bildet das Netzhautbild ein Rechteck, dessen vertikale Seite die längere ist. In den Zwischenstellungen bildet es Rhomben. Kurz das Netzhautbild eines solchen Auges wird an seinem Rande Verzerrungen zeigen, die dadurch zustande kommen, daß die Dimensionen derselben in radiärer Richtung (wobei die Mitte des Sehfeldes Zentrum ist) verkürzt sind." — Es fragt sich nun, fährt Exner fort, „ob diese geometrische Unähnlichkeit des Netzhautbildes mit dem Sehfeld nicht etwa das Sehen schwer schädigt" — und beantwortet diese Frage durch folgende wichtige Sätze: „Vom physiologischen Standpunkte aus ist eine solche Schädigung nicht zu erwarten. Erkennen doch auch wir die Größe eines Objektes ziemlich gut, ob das Objekt nahe oder ob es ferne, d. h. ob sein Netzhautbild groß oder ob es klein ist. Der Mensch, wenn er es nicht in der Schule gelernt hat, weiß nichts davon, daß er ein Netzhautbild besitzt und wie es gestaltet ist, der Arthropode noch viel weniger. Der Wert aller Sinnesorgane bei der Wahrnehmung der Außenwelt beruht vielmehr darauf, daß unter gleichen äußeren Bedingungen gleiche Nervenerregungen zum Zentralorgan gelangen. Aus der Differenz der Nachrichten, die dahin gelangen — unter sonst gleichbleibendem Zustand des Tieres und seiner Organe, — wird eine Differenz der Verhältnisse in der Außenwelt erkannt. Nun ist das Netzhautbild bei einem gegebenen Auge z. B. am Rande immer in der bestimmten Weise verzerrt. Es hat das betreffende Insekt einen Vogel, der am Rande seines Sehfeldes vorbeifliegt, immer mittels eines langgestreckten Netzhautbildes gesehen, und wenn nun wieder ein solches langgestrecktes Netzhautbild in demselben Teile des Sehfeldes auftritt, so wird es, vom Netzhautbild nichts wissend, den Vogel erkennen und sich zu verbergen trachten."

Hinsichtlich des Sehens von Bewegungen kommt Exner zu der Auffassung, „daß der Typus des Wirbeltierauges in vollkommener Weise dem Erkennen von Formen der äußeren Objekte, der Typus des Fazettenauges in vollkommenerer Weise dem Erkennen von Veränderungen an den Objekten dient". — Daß die Insekten in der Tat bewegte Gegenstände leicht ersehen (gleichgültig, ob das Tier sich bewegt oder das angeschaute Objekt) als ruhende, ist eine durch tägliche Erfahrung bestätigte Tatsache. Plateau (1888) überzeugte sich davon, daß die Entfernungen, auf welche das Insekt noch bewegte Gegenstände wahrnimmt (mit Flucht reagiert), sowohl nach der Art als auch individuell innerhalb weiter Grenzen wechseln. Cicindelen und *Locusta viridissima* L. sehen 1—1½ m weit, Hummeln 25—40 cm, Bienen 40—60 cm, *Musca domestica* L. 40—70 cm, Schmeißfliegen 100—150 cm, *Agrion elegans* Linden 50—60, *Libellula vulgata* L. 150—200, Tageschmetterlinge 100 bis 150 cm weit. Natürlich hängt die Sehweite sehr von der Größe des Objektes und der Lichtstärke ab.

Die Theorie des musivischen Sehens ist, auch in neuester Zeit, nicht unwidersprochen geblieben, und Vigier (1907) macht auf ihre Unzulänglichkeit namentlich mit Rücksicht auf die pseudoconen Dipterenaugen aufmerksam, in welchen nach seiner Auffassung in jedem Fazettengliede ein umgekehrtes kleines Bild entstehen müsse, welches merklich zu verändern der Pseudoconus nicht imstande sei. Jedes Ommatidium

erhält sieben gesonderte Bildchen entsprechend seiner Zusammensetzung aus sieben Retinulazellen und Rhabdomeren. —

Die Funktion des Tapetums besteht darin, das Licht, welches schon durch die lichtempfindlichen Teile durchgegangen ist, so zurückzuwerfen, daß es noch ein zweites Mal nutzbar wird, also die Netzhauterregung vergrößert. „Wenn man bedenkt, daß der im Innern eines solchen (Tracheen-)Büschels gelegene Sehstab sich in der Stellung für das auffallende Licht befindet für alle Lichtstrahlen, die durch ihn hindurchgegangen sind, sich aber in der Lage für durchfallendes Licht befindet, für Strahlen, die ursprünglich durch andere Sehstäbe gegangen waren, so leuchtet der Wert dieses Tapetums wohl zur Genüge ein. Um so mehr, wenn man weiter im Auge behält, daß das Rhabdom ein Lichtfangapparat auch für das reflektierte Licht ist. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß diese Form des Tapetums wohl die vollkommenste ist, die überhaupt in der Tierwelt vorkommt oder doch bekannt ist, nicht nur wegen der Anordnung an dem Sehstab, sondern auch wegen der Verwendung von Luft als einem Körper von sehr geringem Brechungsindex“ (Exner). — Das bekannte Leuchten der Augen der Nachtfalter beruht auf der Reflexion durch das Tapetum, doch leuchten die Augen bei diesen Tieren, wie schon Leydig (1864) beobachtet hat, nicht permanent. Das Auge leuchtet in der Dunkelheit und erlischt im Licht. Beides sind Folgeerscheinungen von Pigmentverschiebungen, welche ihrerseits wieder zum Teil auch von dem subjektiven Befinden des Tieres abhängen (Näheres siehe Exner 1891).

Sehen von Farben. Lubbock hat durch Experimente für die Bienen (und Wespen) nachgewiesen, daß sie ein Unterscheidungsvermögen für Farben besitzen. Die Bienen unterscheiden alle Farben und verwechseln nur Blau und Grün miteinander; die Wespen dagegen scheinen Farbenunterschiede nur sehr wenig zu bemerken, Form und Ort aber um so deutlicher zu erkennen, während die Hummeln (*Bombus*) nach Forel's schönen Beobachtungen Farben viel intensiver empfinden als Formen. Blauler (bei Forel 1910, S. 35) spricht sich dahin aus, daß Lubbock's Experimente nicht mit mathematischer Gewißheit beweisen, daß es wirklich Farben seien, welche von den Insekten empfunden werden; es handle sich möglicherweise nur um Unterschiede der Helligkeitsgrade, um Intensitätsschwankungen zwischen Hell und Dunkel. Demgegenüber betont jedoch Forel, daß die Leistungen der Insekten über die farbenblinder Menschen hinausgehen.

Lubbock (1882) beobachtete ferner, daß die Ameisen die ultravioletten Strahlen, die wir selbst nicht sehen, zu erkennen vermögen, während die roten Strahlen anders empfunden werden als von uns. Übrigens sind diese Resultate der sehr scharfsinnigen Experimente Lubbock's nicht unbestritten geblieben. Graber (1883) will die Empfindlichkeit für ultraviolette Strahlen der Haut zuschreiben. Forel faßt seine Ergebnisse in folgende Sätze zusammen: „Die Ameisen spüren das Licht und besonders das Ultraviolett. — Sie scheinen das Ultraviolett hauptsächlich mittels der Augen wahrzunehmen, d. h. also es zu sehen, da sie sich, wenn ihre Augen gefirnißt sind, fast unempfindlich dagegen zeigen; deutlich reagieren sie in diesem Zustande nur auf direktes oder mindestens kräftiges Sonnenlicht. Meine Versuche scheinen mir zu beweisen, daß die photodermatischen Empfindungen bei den Ameisen schwächer vertreten sind als bei den von Graber untersuchten Tieren“.

Interessante Mitteilungen über die Unterscheidung von Farben durch Nachtschmetterlinge macht Perraud (1904). Die Ergebnisse seiner mit farbigem Lichte angestellten Versuche sind kurz folgende: Die Nachtfalter empfinden die Verschiedenheit der Farben des Spektrums und werden durch sie ungleich beeinflusst. Das weiße Licht übt die größte Anziehungskraft auf sie aus und das diffuse Licht ist wirksamer. Den verschiedenen Einfluß der Farben läßt folgende Tabelle von Perraud erkennen:

Dem weißen	Lichte flogen zu:	33,3 Proz.
„ gelben	„ „ „	21,3 „
„ grünen	„ „ „	13,8 „
„ orangefarbigen	„ „ „	13,0 „
„ roten	„ „ „	11,5 „
„ blauen	„ „ „	4,9 „
„ violetten	„ „ „	2,2 „

Korrelation zwischen Augen und Antennen.

Es besteht, worauf Forel (1910) besonders aufmerksam macht, eine Korrelation zwischen den Komplexaugen und den Antennen als Sinnes-(Geruchs-)Organen, ganz ähnlich, wie bei den höheren Wirbeltieren zwischen Seh- und Riechorgan. „Insekten, die sehr große Augen haben und ausgesprochene Lufttiere sind (*Libellula*, *Tabanus*, *Bombylus* usw.), haben meist sehr schwach entwickelte Fühler und sind in der Dunkelheit total unbeholfen. Sie trauen sich dann kaum zu gehen. Ähnlich geht es den Tagsschmetterlingen. Bei anderen Insekten dagegen, wie bei den Ameisenarbeitern, spielen die Augen eine untergeordnete Rolle; es sind dies Antennentiere; daher arbeiten dieselben bei tiefster Nacht und unterirdisch so gut wie am Tage.“

Die Beziehungen zwischen Augen und Antennen mögen außer den angeführten Beispielen noch folgende illustrieren: Die Ephemeriden haben als Imagines sehr kleine Antennen und mächtig entwickelte Augen; während aber die Augen im Laufe der metembryonalen Entwicklung erst nach und nach ihre definitive Größe erreichen, werden die langen Larvenantennen erst bei der Imago auffallend kurz. — Bei den Dipteren finden wir allgemein entweder große wohlentwickelte Augen und kleine Antennen (*Brachycera* und *Cyclorhapha*) oder lange Antennen und relativ kleine Augen (*Nematocera*). Besonders interessant sind nach dieser Richtung hin die parasitären Pupiparen. Ihre Augen nehmen an Größe in demselben Maße ab, in welchem das Tier an den Wirt gebunden erscheint, und umgekehrt nehmen die Antennen an Länge und Reichtum der Beborstung in demselben Grade zu, in welchem die Augen zurückgehen (Massonat 1909). — Unter den Rhynchoten haben die Singecaden große, stark gewölbte Augen und kurze Antennen, *Notonecta* und *Corixa* sehr kurze Fühler (*Cryptocerata*) und viel größere Augen als die oft sehr kleinäugigen, aber dafür langfühlerigen *Gymnocerata*. — Die Augen der mit enorm langen Antennen ausgestatteten Locustiden sind auffallend klein, kleiner als bei den Acrididen, deren Antennen kürzer sind. Die Phasmiden besitzen lange Fühler und sehr kleine Augen, die Mantiden große Augen und namentlich im weiblichen Geschlechte kurze dünne Antennen. Auch ein Vergleich der Lepidopterenfamilien mit Rücksicht auf die relative Ausbildung ihrer Augen und Antennen läßt das in Rede stehende Verhältnis erkennen. Natur-

lich soll hiermit nicht gesagt sein, daß nicht auch Antennen und Augen bei demselben Tier gleich wohl entwickelt sein können. Im allgemeinen aber zieht die excessive Entwicklung des einen dieser beiden Organe eine schwächere Ausbildung des anderen nach sich. Aus der Länge der Antennen läßt sich indessen nicht ohne weiteres ihre Leistung beurteilen, welche ja wesentlich von der Ausstattung mit Sinnesapparaten abhängt. (Siehe diese!)

Bau des Complexauges bei einzelnen Ordnungen.

Apterygogenea. Während man früher die Augen der Collembolen und Thysanuren als Stemmata ansah und den Stirn- und Seitenaugen der pterygoten Insekten gleichsetzte, um nur *Machilis* echte Complexaugen zuzuerkennen, lehrten die Untersuchungen von Carrière (1885) und Fernald (1890) an *Lepisma* und von Willem (1897) an einer größeren Anzahl von Poduren, daß deren Augen nach demselben Grundplan gebaut sind, wie die Complexaugen der Pterygoten.

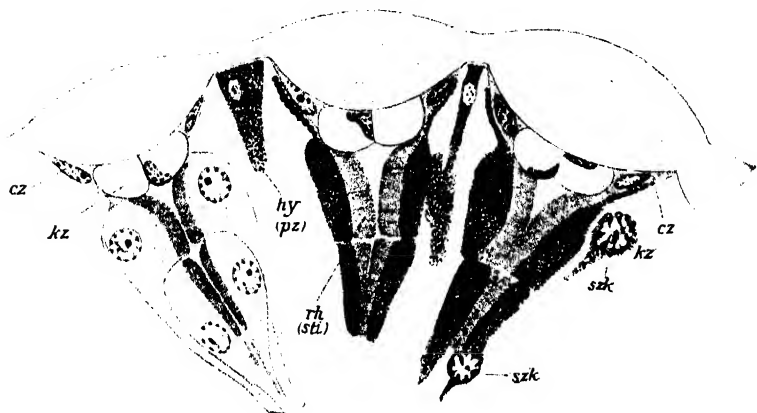


Fig. 135.

Drei Ommata von *Lepisma saccharinum* L.; das linke ohne Pigment und schematisch. Vergr. 750:1. (Hesse 1901.)

cz corneogene Zelle. kz Kristallkegelzelle. hy Epiderm (pz Pigmentzelle), rh Rhabdomer (sti Stiftchen-saum). szk Kern einer Sehzelle.

Bei *Lepisma saccharinum* L. stehen die Augen (Fig. 135) jederseits am Kopfe als Komplex von zwölf Einzelaugen, die nur durch wenige zwischen ihnen gelegene, pigmentierte Epidermzellen voneinander gesondert sind. Die ganze Cuticula im Bereiche dieser Augen ist konvex, und da die Einzelaugen senkrecht zu ihr stehen, konvergieren sie wie die Ommata der Complexaugen nach innen. Jedes Einzelauge hat eine bikonvexe Cornealinse mit deutlicher Schichtung. Nach innen von ihr liegen vier um die Augenachse gruppierte, dicht zusammenschließende Zellen mit durchsichtigem Körper, welche den Kristallzellen der höheren Insekten homolog sind; da sie nach Hesse (1901) keinen Kristallkegel bilden, ist das Auge acon. Seitlich von diesen Zellen finden sich ebenfalls der inneren Cornealfläche anliegend, zwei sich nur wenig zwischen Linse und Kristallzellen einschiebende Corneagenzellen. Diese und die Kristallzellen scheinen gemeinsam die Cornealinse ausgebildet zu haben. — Hesse findet im Gegensatz zu

Carrière und Fernald zwei Lagen von Retinulazellen, welche, die eine mehr proximal, die andere mehr distal, um dieselbe Achse gruppiert sind. Der distale Zellkranz besteht aus vier Zellen, deren pigmentierte Körper einen im Querschnitt vierzipfeligen, vom Rhabdom eingenommenen Raum umschließen; den proximalen Zellkranz bilden dagegen nur drei Zellen, deren Rhabdom einen nahezu dreieckigen Querschnitt zeigt. Die Rhabdomere sind Stiftchensäume. Auf die Bedeutung dieses Auges weist Hesse mit folgenden Worten hin: „Die Augen von *Lepisma* sind deshalb hochwichtig, weil sie sich bei einer Tierform finden, die zu der jetzt allgemein als niedrigst-organisiert anerkannten Insektenordnung gehört. Von diesem Gesichtspunkt interessiert uns ihre Übereinstimmung mit den Augen der Raupen und Phryganeidenlarven in der Zweischichtigkeit der Retinula und dann die Zahl der Zellen, welche die Retinula zusammensetzen: sie ist insgesamt so groß wie in den meisten Komplexaugen höherer Insekten und zugleich wie im Auge der Raupen und Phryganeidenlarven, nur daß bei diesen im distalen Kranz drei, im proximalen vier Zellen stehen, bei *Lepisma* dagegen umgekehrt.“

Die Augen der Poduren gleichen fast denen von *Machilis* und *Lepisma* in ihrem Aufbau; jedes Einzelauge ist ein Ommatidium vom euconen Typus (Willem 1897). Die unverdickte Cuticula ist über dem Auge vorgewölbt; unter ihr liegen zwei flache großkernige corneogene Zellen. Der Kristallkegel ist bei *Orchesella* sphärisch und besteht bei *Podura* aus vier Segmenten (Willem, Hesse). Die Retinula baut sich aus vier distalen und drei proximalen Zellen auf, deren jede an ihrer achsialen Seite ein Rhabdomer trägt (Hesse).

Das Komplexauge von *Machilis* ist nach dem euconen Typus gebaut; seine Retinulae sind siebenteilig, das Rhabdom besteht aus sieben Rhabdomeren. Besondere Pigmentzellen fehlen zwischen den Retinulae.

Orthoptera. Bei *Periplaneta orientalis* L. ist insofern ein interessantes Verhalten zu konstatieren, als von den sieben Kernen der Retinula nur vier an deren distalem Ende etwa in Höhe des proximalen Endes des Kristallkegels liegen, die übrigen drei dagegen in halber Höhe der Retinula. Dementsprechend erkennt man auch im distalen Abschnitte nur vier Sehzellen; „weiter proximal sieht man dann einige Zellkörper sich einschieben, und in der Höhe der drei proximalen Kerne, welche nicht selten auf dem gleichen Querschnitt getroffen sind, kann man an günstigen Schnitten die Grenzen von sieben Retinulazellen unterscheiden; an solchen Querschnitten erkennt man aber auch, daß hier die drei mit Kernen versehenen Zellen den Hauptanteil an der Bildung des Rhabdoms nehmen, während dieses distal nur von den vier Rhabdomeren der dort liegenden Zellen gebildet wird. — Es ist also in dem Querschnitt von *Periplaneta* noch eine Andeutung von Zweischichtigkeit der Retinula vorhanden, wie wir sie bei den Poduren und *Lepisma* finden“ (Hesse 1901).

Bei *Myrmecophila* (Gryllidae) sind die Fazettenaugen im Zusammenhange mit der hypogaeen Lebensweise rudimentär geworden. Die Anzahl der verkürzten Ommata ist verringert, die Ommata sind aufgelockert, ihre Corneafazetten weit auseinander gerückt und die Zwischenräume mit Borsten besetzt. Die den Orthopteren sonst eigenen Kristallkegel sind völlig verschwunden, an ihrer Stelle liegt eine homogene, von grobkörnigem Pigment durchsetzte Masse ohne Zellgrenzen, mit eingestreuten Kernen. Die Rhabdome mit ihren sieben Rhabdomeren, der Nerv und

das Ganglion opticum sind wohl erhalten, und man kann annehmen, daß die Tiere Lichtreizen noch zugänglich sind (Schimmer 1909).

Odonata. Nach Vigier (1904) besitzen die Odonaten, welche zu den Insekten mit höchst entwickeltem Sehvermögen gehören, einen Accommodationsapparat, welcher aus zwei Teilen besteht: einem elastischen und ausdehnungsfähigen und einem kontraktilen. Den ersteren setzen Tracheen mit äußerst feiner Spiralfalte zusammen, welche durch die Basalmembran des Auges mit den Nerven zusammen in dieses eintreten und, die Zwischenräume zwischen den Ommatidien einnehmend, bis zu den Kristallkegeln reichen. Diese Tracheen sind von Myofibrillenbündeln eingehüllt, welche bis zur Mitte des Auges herabsteigen und sich andererseits an die innere Schicht der Cornea ansetzen. Sie erscheinen quergestreift und gruppieren sich um die Kristallkegel. Durch ihre Kontraktion bewirken diese Myofibrillen, indem sie die Biegung der Augenoberfläche verringern, eine Verkürzung des distalen Ommatidiumendes, namentlich der Kristallkegel. Die Tracheen wirken durch ihre Elastizität und die in ihnen enthaltene komprimierte Luft im entgegengesetzten Sinne und verursachen durch seitlichen Druck ein Schlankerwerden der Kristallkegel. Das Gegenspiel der Myofibrillen und Tracheen stellt also die Ommatidien auf nähere und weitere Entfernungen ein. Das Vorhandensein dieses merkwürdigen Accommodationsapparates würde sich aus der räuberischen Lebensweise der schnell und geschickt fliegenden und ihre Beute im Fluge erhaschenden Odonaten als sehr zweckmäßige Einrichtung erklären.

Ephemera. Die auch anderswo beobachtete ungleichmäßige Ausbildung des Komplexauges geht bei den Ephemeridenmännchen pr. p. bis zur Teilung in zwei differente Augenabschnitte, welche schon Réaumur (1738) und Degeer (1779) bei *Cloë* erkannten. Erst in neuerer Zeit gab Zimmer (1898) eine genaue Darstellung dieser interessanten Verhältnisse, aus der wir hier die wichtigsten Daten entnehmen.

Da das Ephemeridenauge einen wohlentwickelten Kristallkegel besitzt, gehört es dem Grenacherschen Typus des euconen Auges an. An der bikonvexen Cornea findet man einen stark lichtbrechenden äußeren und einen schwächer lichtbrechenden inneren Teil, die zusammen gleichsam ein achromatisches System bilden. Die Semperschen Kerne liegen kappenförmig über dem Kristallkegel, der die Form eines Konus mit abgerundeter Basis und Spitze besitzt. Die Retinulae sind siebenzellig, doch macht sich die Neigung zum Verschwinden einer ihrer Zellen geltend (*Ephemera vulgata* L., *E. danica* Müll., *Palingenia virgo* Ol.). Die Hauptpigmentzellen umgeben in der Zweizahl das innere Ende des Kristallkegels und den äußeren Teil der Retinula; die spindelförmigen Nebepigmentzellen sind meist in großer Anzahl vorhanden und umgeben den oberen Teil des Ommatidiums in einem weiten Kreise. Hauptpigmentzellen und Retinulazellen führen schwarzes, braun- oder blauschwarzes, die Nebepigmentzellen dagegen rotgelbes oder rotbraunes Pigment. Auch im Ganglion opticum liegen oft Pigmentmassen. Es gibt jedoch Abweichungen von diesem Normaltypus, die hier im einzelnen keine Berücksichtigung finden können.

Bei den Gattungen *Cloëon* und *Potamanthus* sind die Augen der Weibchen nach dem Normaltypus gebaut, zeigen aber bei den Männchen außerdem noch jene auffallenden „Stirnaugen“ (Turbanaugen), welche von den normal gebliebenen Augenteilen durchaus abweichend gebaut sind (Fig. 136). Ihre Cornea ist bei *Cloëon* nach innen auffallend stark

gewölbt, die stärker und schwächer lichtbrechenden Schichten sind deutlich voneinander abgesetzt (Fig. 137). Nach innen von jeder Corneafazette liegen die beiden Kerne ihrer Matrixzellen. Die Kristallkegel zeigen wesentlich den typischen Bau, sind aber am Außenrande des Auges klein und rückgebildet, während die zugehörige Retinula noch

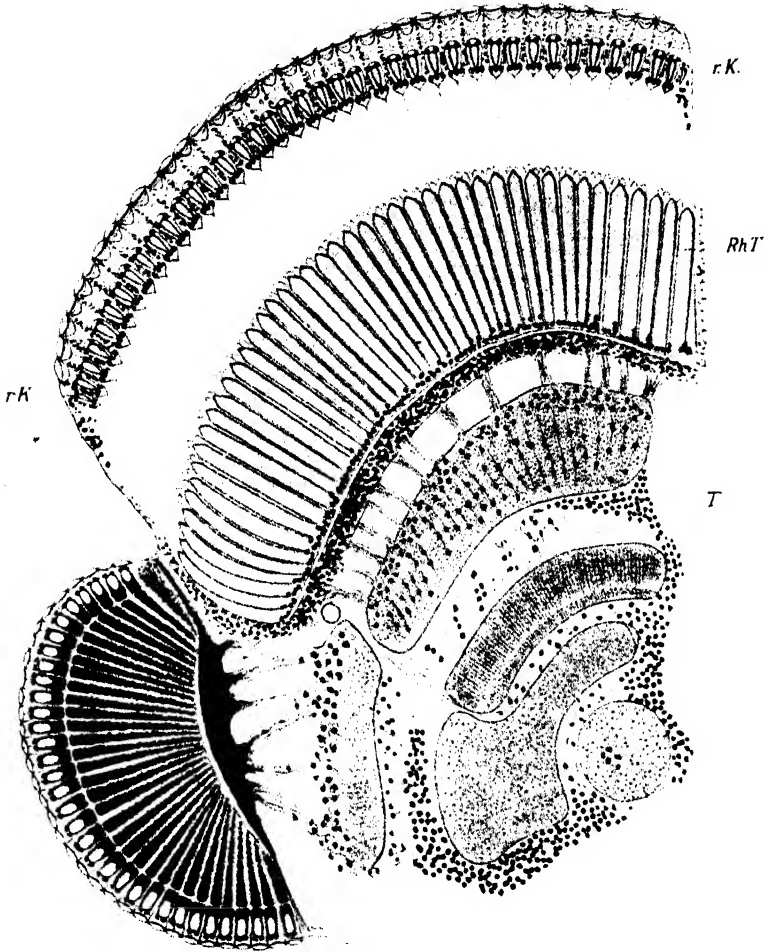


Fig. 136.

Schnitt durch das Seiten- und Stirnauge von *Cloë fuscata* L. ♂. Vergr. 186:1. (Zimmer 1898.)

rK rudimentäre Kegel. * Kernteile der Retinulae, zu denen keine Kristallkegel mehr ausgebildet sind. *T* Trachee. *RhT* Rhabdomteil der Retinulae.

wohl ausgebildet erscheint; für die äußersten Retinulae kommen überhaupt keine Kristallkegel mehr zur Entwicklung. Die Retinula (Fig. 136) hat nun insofern eine eigenartige Umbildung erfahren, als sie sich in zwei Teile gesondert hat, welche durch einen lichtbrechenden Faden mit einander verbunden sind. Der äußere (Kern-)Teil ist becherförmig und nimmt das innere Ende des Kristallkegels in sich auf; er enthält die sieben Kerne der Komponenten der Retinula. Der innere

(Rhabdom-)Teil enthält allein das Rhabdom, außerdem aber noch andere Differenzierungen, die von Zimmer sogenannten sieben Nebenstäbchen, welche am Rande der Retinula an der Berührungsstelle je zweier Zellen als stark lichtbrechende Körperchen gebildet werden. Der weite Zwischenraum zwischen „Kernteil“ und „Rhabdomteil“ wird von einer homogenen Flüssigkeit angefüllt, durch welche die Verbindungsfäden hindurchtreten. Hauptpigmentzellen fehlen; die Nebenpigmentzellen sind in ihrem äußeren Teile (oberhalb des Kristallkegels) kolbenförmig verdickt; ihr unterer fadenförmiger Teil zeigt nur noch da, wo der Kern liegt, eine Anschwellung. Den Retinulazellen fehlt das Pigment fast ganz. Die Retinula ist von Tracheen umgeben, welche nach der Cornea zu blasenförmig enden und den Rhabdomteil wenig überragen. Das Ganglion opticum zeigt eine Teilung bis zum inneren Marklager.

Auch bei *Potamanthus* Pict. ist der Bau beider Augenpaare bei dem Männchen erheblich, wenn auch nicht in dem Grade verschieden, wie bei *Cloëon*.

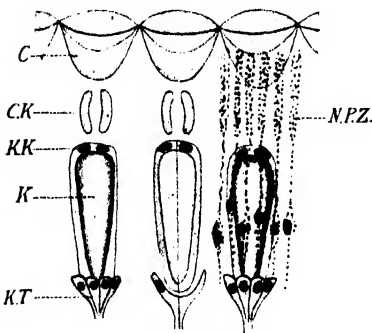


Fig. 137.

Obere Partie der Fazettenglieder des „Stirnauges“ von *Cloë fuscata* L. Rechts ein Kristallkegel mit den Nebenpigmentzellen, links ein solcher ohne diese, in der Mitte ein Längsschnitt. — Vergr. 530 : 1. (Zimmer 1898.)

C Cornea. CK Corneakern. KK Kristallkegelkern. K Kristallkegel. KT Kernteil der Retinulae. NPZ Nebenpigmentzellen.

Palingenia virgo Ol. hat vom Normaltypus vollkommen abweichende Augen. Die Cornea ist nach außen convex, nach innen concav. Die unmittelbar unter ihr gelegenen Kristallzellen scheiden keinen wohlgebildeten Kristallkegel, sondern nach innen eine mehr oder minder scharf abgesetzte Differenzierung aus in Form eines biconcaven Zylinders, in dessen äußerer Höhlung die Kristallzellen liegen, während die innere die Retinula umgreift. Eine der Retinulazellen bleibt sehr kurz, die übrigen sechs bilden ein auffallend dickes, stark lichtbrechendes Rhabdom aus. Hauptpigmentzellen scheinen zu fehlen. — Dies Auge „bildet also gleichsam eine Zwischenstufe zu dem pseudoconen und aconen Auge hin, bei denen sich ja auch stets umfangreiche Ausscheidungen der Retinulazellen finden“ (gemeint ist das

Rhabdom). Übrigens haben aber auch die Augen von *Caenis lactea* Hoffm. auffallend stark ausgebildete Rhabdome, ohne daß die Kristallkegel eine Rückbildung erfahren haben.

Wenn auch die Teilung der Augen bei den Männchen nur verhältnismäßig wenigen Ephemeriden eigen ist, so findet man doch durchgehend das männliche Auge größer als das weibliche im Zusammenhange mit der Art und Weise, in welcher das Männchen das andere Geschlecht aufsucht. Wo eine Teilung der Augen durchgeführt ist, sind auch die Leistungen beider Sehorgane verschieden. Das „Stirnauge“ hat ein Superpositionsbild, das Seitenauge dagegen ein Appositionsbild. Die „Stirnaugen“ der Männchen eignen sich besonders zum Sehen in schwachem Lichte, doch hat das Stirnauge noch weiterhin seine physiologische Eigentümlichkeit. Wie wir sahen, ist nur der unterste Teil der Retinula mit Pigment ausgestattet. — „Die Strahlen, die nicht vom Rhabdom gefangen werden und die bei stark pigmentierten Augen

eine Absorption durch das Retinapigment erfahren, werden hier noch eine ganze Reihe der benachbarten Fazettenglieder in Erregung setzen. Dadurch entstehen Zerstreuungskreise, die zwar die Schärfe des gesehenen Bildes beeinträchtigen, die aber andererseits, wie Exner (1891) nachweist, das Sehen von Bewegungen begünstigen. Unterstützt wird diese Fähigkeit ebenso wie die des Sehens in der Dunkelheit wohl noch durch die „Nebenstäbchen“, durch welche die perzipierenden Elemente ganz bedeutend vermehrt werden. So finden wir denn beim Männchen von *Cloë* Burm. accessorische Augen, die ihm das Sehen in der Dunkelheit ermöglichen und in hohem Grade für das Erkennen von Bewegungen eingerichtet sind“ (Zimmer).

Die übrigen Ephemeriden, bei welchen keine Teilung des Auges stattgefunden hat, besitzen dennoch im männlichen Geschlechte einen Bau der Sehorgane, welcher die Entstehung von Zerstreuungskreisen begünstigt, daher sie zum Erkennen von Bewegungen besser eingerichtet sind als bei den Weibchen.

Rhynchota. Bei *Aphis ribis* L. konstatierte Kaltenbach (und Flögel bestätigt ihn) zwei Fazettenaugen mit je ca. 130 Einzelaugen; hinter jedem Komplexauge drei „Höckeraugen“ und ferner drei Punktaugen (Ocellen). „Das Konvolut der drei Höckeraugen grenzt direkt an die Fazettenaugen hinten an, hat aber seine eigene Umrahmung. Die Einzelaugen zeigen Sempersche Kerne und Rhabdome wie die anderen Fazetten mit dem gleichen Pigment“ (Flögel 1904-05). Die ungeflügelten Generationen von *Pemphigus* haben nach Witlaezil zeitlebens nur diese Augen, und der genannte Autor meint das Fehlen der Komplexaugen auf die gallicole Lebensweise zurückführen zu müssen. Flögel aber weist darauf hin, daß man auch die Höckeraugen als die primitiveren, die Fazettenaugen als die später erworbenen Sehorgane auffassen könne, und daß das „Dreiauge“ (= Höckerauge) nichts anderes als das ursprüngliche „Larvenauge“ sei.

Coleopteren. Die Augen der Käfer wurden neuerdings von Kirchhoffer (1908) an einer großen Anzahl von Arten aus verschiedenen Familien sehr eingehend und sorgfältig untersucht. Leider muß ich es mir versagen, seiner Darstellung an dieser Stelle ausführlich zu folgen, und mich auf die Wiedergabe der Hauptresultate beschränken, die der Autor wie folgt zusammenfaßt:

„Die Augen der Staphylinides, Histerides, Silphides, Malacodermata, Clerides, Byrrhides, Elaterides und Dermestides, die nach alter Systematik zu den pentameren Käfern gezählt werden, haben keine Kristallkegel. Die Ansicht, daß die pentameren Käfer eucone Augen besitzen, läßt sich daher nicht mehr in dieser Allgemeinheit aufrecht erhalten. Der mit der Cornea verwachsene, scheinbare Kristallkegel in den Augen der Malacodermata, Elaterides, Dermestides und Byrrhides ist lediglich ein Teil der Cornea“ (Fig. 138). „Die Silphides (Fig. 139), Staphylinides und Histerides haben acone Augen, in deren Semperschen Zellen das Plasma verschiedene Zusammensetzung zeigt. Bei den Clerides liegen die Semperschen Kerne am proximalen Ende der gleichnamigen Zellen, Die Semperschen Kerne in den Augen der Staphylinides und Histerides haben eine ungewöhnliche Größe und Länge und füllen das Lumen der Zellen oft nahezu aus.“

Eucone Augen sind bei den Scarabaeiden, Dytisciden, Carabiden und Cicindeliden entwickelt (Fig. 140).

„Die Retinula besteht aus acht Sehzellen; von den dazugehörigen Kernen liegen sieben im distalen Teil der Retinula, während der achte in die Tiefe gesunken ist. Bei den Silphides, Staphylinides, Histerides und bei *Hoplia* konnte die Anzahl der Kerne ihrer zerstreuten Lage

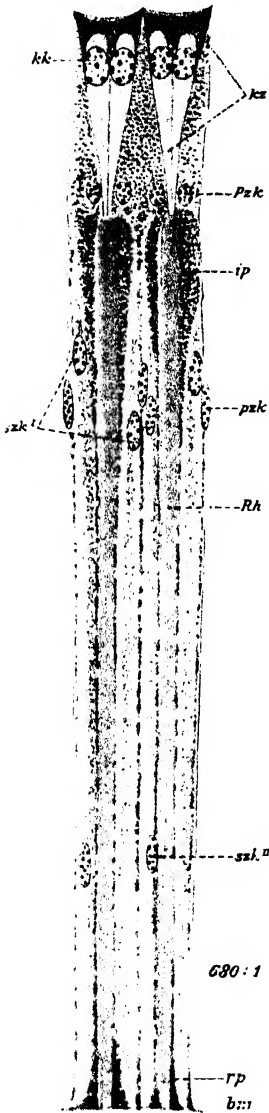


Fig. 138.

Medianschnitt durch zwei Ommata des Complexauges von *Necrophorus humator* F. ohne Cornea, entpigmentiert. Das Pigment ist nach einem anderen Präparate eingezeichnet. (Kirchhoffer 1908.)

kk Kern einer Semperschen Zelle. kz Sempersche (Kristall-)Zelle. Pzk Kern einer Hauptpigmentzelle. ip Irispigment. szk' Kern der Sehzelle. Rh Rhabdom. szk'' Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. rp Retinapigment. bm Basalmembran.

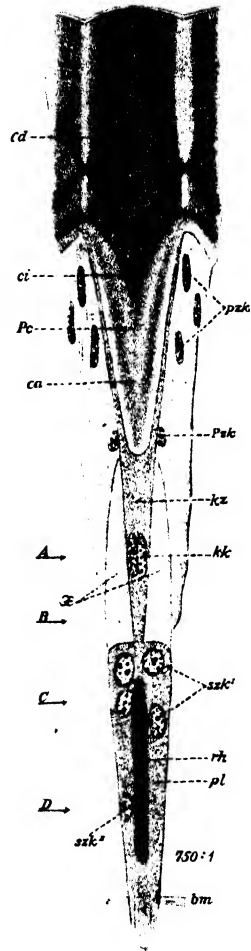


Fig. 139.

Medianschnitt (entpigmentiert) durch ein Omma des Complexauges von *Elater sanguineus* L., stark vergr. (Kirchhoffer 1908.)

Cd distaler Teil der Cornea. ci innere Schicht der Cornea. Pc Processus corneae. ca äußere Schicht der Cornea. x lichtbrechende Substanz des Kernhofes der Semperschen Kerne. szk' Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. bm Basalmembran. pl Plasma der Sehzellen. rh Rhabdomer. szk'' Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. kk Kern einer Semperschen Zelle. kz Sempersche Zelle (Kristallzelle). Pzk Kern einer Hauptpigmentzelle. — (A, B, C, D bezeichnen in der Originalfigur die Lage von hier nicht wiedergegebenen Querschnitten. Die Vergrößerungsangabe ist falsch, da die Figur bei der Reproduktion etwas verkleinert worden ist.)

halber nicht festgestellt werden. Bei den Clerides liegen sämtliche Kerne proximal von den Rhabdomeren, und zwar zwei tiefer als die übrigen."

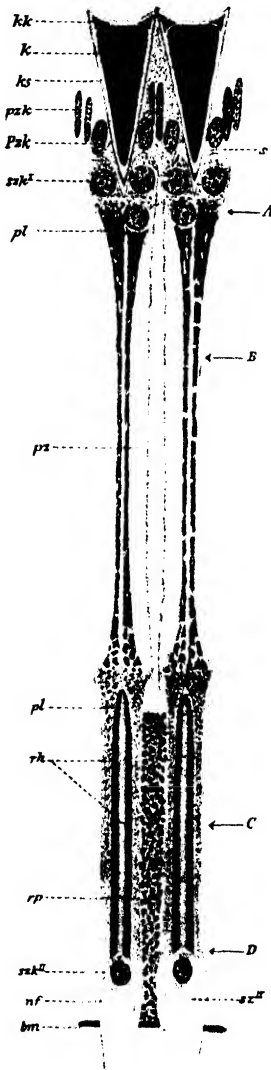


Fig. 140.

Medianschnitt durch zwei Ommata von *Trichius fasciatus* L., ohne Cornea, entpigmentiert. Das Retinapigment ist nach einem anderen Präparate eingezeichnet. Vergr. ca. 600:1. (Kirchhoffer 1908.)

Die Bezeichnungen A—D beziehen sich auf hier nicht wiedergegebene Querschnitte der Originalarbeit. — *kk* Kern einer Semperschen Zelle. *k* Kristallkegel. *ks* Kristallkegelscheide. *pzk* Kern einer Nebenzell. *pzk'* Kern der Sehzelle. *pl* Plasma der Sehzellen. *pz* Nebenzell. *rh* Rhabdomer. *rp* Retinapigment. *rzk'* Kern einer proximal gelegenen Sehzelle. *nf* Nervenfasern. *bm* Basalmembran. *sz* II proximal gelegene Sehzelle.



Fig. 141.

Medianschnitt durch drei Ommata des Complexauges von *MacroGLOSSA stellatarum* L., kombiniert. Linke Hälfte ohne Pigment, Tracheentapetum nicht eingezeichnet. Vergr. ca. 225. (Hesse 1901.)

Die Bezeichnungen A—F beziehen sich auf hier nicht wiedergegebene Querschnitte. *kk* Kern einer Kristallkegelzelle (sog. Semperscher Kern). *pzk* Hauptpigmentzellenkern. *pzk'* Kern einer Pigmentzelle. *r'* distaler fadenförmiger Abschnitt der Retinula. *pz* Pigmentzelle. *szk* Kerne der Sehzellen. *sm* Schaltmembran. *Rh* Rhabdom. *gm* Grenzmembran.

„Nicht sämtliche sieben Sehzellen beteiligen sich an der Bildung des Rhabdoms, indem in einigen Fällen eine Zelle ausscheidet, so daß es nur von sechs Zellen gebildet wird. Die Zelle, welche den in die Tiefe gesunkenen Kern enthält, ist bei *Scarabaeus variolosus* F., *Trichius fasciatus* L., *Cetonia aurata* L., *Melolontha vulgaris* Fabr., den Cicindelides, Dytiscides und bei *Cyrinus mergus* Ahr. als basale Zelle zu erkennen, die ein basales Rhabdom, das Basalorgan, bildet.— Eine Zusammensetzung der Stiftchensäume aus Stiftchen war direkt nicht zu erkennen, da sie stets mit einander verschmolzen waren; ihre Anwesenheit konnte nur aus dem Vorkommen einer Schaltzone und Ausstrahlungen der Stiftchensäume in dieselbe gefolgert werden.“

Es ist bekannt, daß im Dunklen lebende Käferarten (Larven und Imagines) der Augen entbehren können. Vielfach erhalten sich aber Rudimente, welche zur Lichtperzeption noch fähig erscheinen. Ein interessantes Objekt in dieser Hinsicht ist der zu den Pselaphidae gerechnete *Machaerites mariae* Jacq. du Val., ein Höhlenbewohner, der im Larven- und Imago-Zustand entweder mit Augen versehen oder blind ist, je nachdem er in geringer oder größerer Entfernung vom Grotteneingang lebt. (Xamheu 1906.)

Lepidoptera. Die Retinulae einer Anzahl von Hesse untersuchter Nachtfalter (*Sphinx ligustri* L., *Deilephila euphorbiae* L., *Macroglossa stellatarum* L., *Plusia gamma* L.) unterscheiden sich von denen anderer Insekten dadurch, daß sich zwischen die Cuticula und die Grenzmembran des Auges eine Schaltmembran (Fig. 141 sm) einschiebt, die sich nahe dem distalen Ende der Rhabdome, parallel der Grenzmembran quer durch das Auge zieht. Hesse nimmt an, daß diese Schaltmembran der ursprünglichen Basalmembran der epithelialen Augenanlage entspreche, und daß die Sehzellen mit ihren proximalen Enden über die ursprüngliche basale Grenze des Epithels hinausgewachsen seien. Die feinen Tracheenästchen des hier entwickelten Tapetums liegen sämtlich proximal von der Schaltmembran, dringen also, wenn sie wirklich die Basalmembran ist, nicht in das Epithel ein.

Diptera. Es ist bemerkenswert, daß auch bei den Dipteren, ähnlich wie bei den Ephemeriden, Doppelaugen entwickelt sein können. Nach Dietrich (1907) zeigen fast alle unsere einheimischen Raubfliegen eine mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Zweiteilung des Auges in beiden Geschlechtern (Empidae, Leptidae, Therevidae, Asilidae). Die Doppelaugen sind durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

1. Vielfach zeigen die äußeren Konturen des Gesamtauges an der Berührungsstelle der Teilaugen eine deutliche Einschnürung meist in Höhe der Antennenwurzel. — 2. Beide Augenteile unterscheiden sich meist sehr auffällig durch verschiedene Pigmentierung, da in dem differenten Hauptauge das Pigment fast bis zum völligen Verschwinden aufgehellt ist. — 3. Die Fazetten des Hauptauges sind größer. — 4. Vielfach verlaufen die Fazettenreihen nicht gleichsinnig über das Gesamtauge; an der Grenze der Teilaugen setzen sich die Reihen der oberen Fazetten nicht direkt in die der unteren Augenhälfte fort, sondern es beginnt dort eine neue, anders gerichtete Anordnung der Fazettenglieder. — 5. Der anatomische Befund erweist zwei deutlich verschiedene Augen in Beziehung auf Bau und Dimensionen der Ommatidien. Das abweichend gebaute Auge hat lange, das Normalauge kurze Ommata.

Selbst im äußeren Opticusganglion tritt hier und da eine Duplizität zutage. — Der größere Augenteil mit den größeren Fazetten, längeren

Ommatidien und hellerer Pigmentierung liegt in der Regel nach oben zu (Fig. 142), bei *Tachydromia* und *Hilaria* jedoch nach unten. Wo Ge-

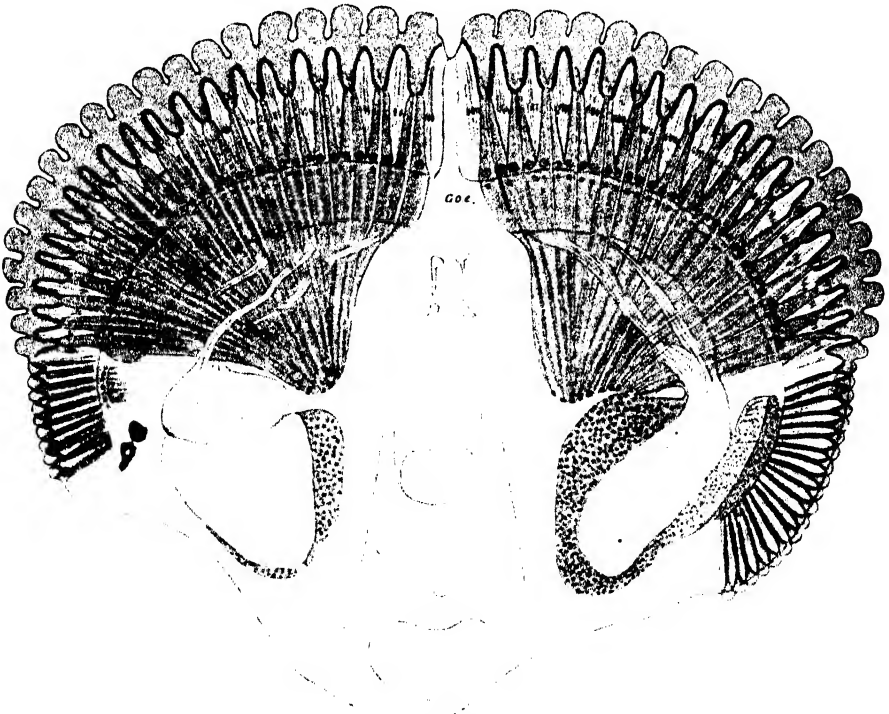


Fig. 142.

Frontalschnitt (schräg) durch den Kopf von *Simulium* f. Vergr. (Dietrich 1909.)
Goe. äußeres Opticganglion.

schlechtsunterschiede im Bau der Augen bestehen, ist stets das dominierende Auge bei den Weibchen geringer ausgebildet. Bei den Asiliden nimmt der großfazettierte Augenteil die Mitte der nach vorn gerichteten Augenebene ein (Fig. 144). — Ferner treten Doppelaugen bei den Männchen von Stratiomyiden, Tabaniden (Rádl, Dietrich), Seenopiniden, Simuliiden, Bibioniden (Carrière, Zimmer, Dietrich) auf, deren Weibchen nur einfache Komplexaugen besitzen, welche dem „Ventralauge“ (Miltz 1899) der Männchen entsprechen.

Von Rádl (1906) und Zavřel (1907) wurde bei Larven und Puppen von Culiciden, Chironomiden, Dixiden und Simuliiden eine doppelte bis dreifache Augenanlage festgestellt. Es zeigt sich nun, daß auch bei den Imagines (Dietrich 1907) noch diese mehrfache Augenanlage zutage tritt, indem jederseits ventral von den fertigen Augen oder Doppelaugen eine rudimentäre Augenanlage liegt. Die mehrfachen Anlagen stehen nach Dietrich (1909) in keiner ursächlichen Beziehung zum Phänomen der Doppelaugen. —



Fig. 143.

Kopf des Männchens von *Simulium* spec. Vergrößert.
(Dietrich 1909.)

„In allen Fällen, wo Doppelaugen vorhanden sind, tritt eine Beziehung zur Lebensweise mit Evidenz zutage. Da das differenzierte Auge ein gut detailliertes Bewegungssehen ermöglicht, ist es von ausschlaggebender Bedeutung in Hinsicht auf das Prinzip der Selbsterhaltung für beide Geschlechter räuberischer Empiden und das der



Fig. 144.

Vorderansicht des Kopfes von *Laphria flava* Fabr. Das Augemittelfeld ist gröber fazettiert. Vergrößert. (Dietrich 1909.)

Arterhaltung für die Männchen der übrigen doppeläugigen Formen. Auch kann die Kombination beider Prinzipien im Bau des Auges ihren Ausdruck finden, sofern die Männchen einzelner Raubfliegen (*Empis borealis* L.) eine weitergehende Differenzierung desselben aufweisen als ihre Weibchen. Die Gestaltung des Auges den biologischen Prinzipien gemäß findet meist statt in Rücksicht auf die gegebenen morphologischen Grundlagen (ursprüngliche Duplizität des einheitlichen Auges); bei den Asiliden (Fig. 144) jedoch erfolgt sie völlig unabhängig davon, indem Teile beider Augenhälften an dem differenzierten Augemittelfeld partizipieren" (Dietrich 1909).

Hauptpigmentzellen ersetzt. Der Pseudoconus erfährt von Dietrich (1909) eine andere Deutung, als von Grenacher (vgl. die allgemeinen Angaben über den Bau der Complexaugen). Auch ist dieser Autor der Ansicht, daß der Pseudoconus nicht von den Kristallzellen, sondern von den Hauptpigmentzellen gebildet werde, als deren Produkt auch die Fazette erscheine. Erst später werden die Corneazellen zu Pigmentzellen. — Die

In den Fazettenaugen der Dipteren fehlen die Corneazellen und sind durch die ihnen wahrscheinlich gleichwertigen

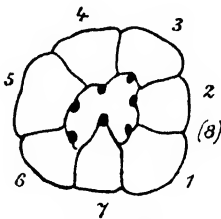


Fig. 145.

Eine Dipterenretinula im Querschnitt, schematisch. (Dietrich 1909.) Erklärung im Text.

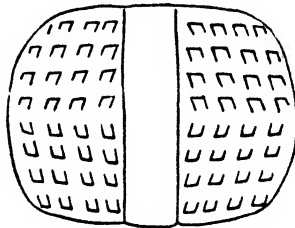


Fig. 146.

Schematischer Frontalschnitt durch einen Dipterenkopf zur Demonstration der Orientierung der Fazettenglieder in den beiden Complexaugen. (Dietrich 1909.)

Retinula zeigt eine eigenartige konstante asymmetrische Anordnung (Fig. 145). „Es zeigt sich, daß die Rhabdomere 1—3 stets in einer geraden Linie angeordnet und nach der Mediane des Körpers zu gelegen sind. 3—5 (Fig. 145) bilden ebenfalls eine Gerade, die in einem spitzen Winkel zur ersteren geneigt ist, während die Verbindungslinie von 5 und 6 der von 1—3 parallel läuft. Das siebente Rhabdomer schiebt sich zwischen 1 und 6 nach dem inneren Lumen zu vor. Diese asymmetrische Zu-

sammensetzung ist für alle Ommatidien eines Auges konstant, dagegen wechselt die Orientierung je nach dem Bezirke des Auges, in dem sie auftreten. — Das 7. Rhodomer tritt in der dorsalen Augenhälfte von unten her zwischen die übrigen hinein, im ventralen Teil aber von oben her. Das Fazettenauge der Dipteren besteht demnach aus zwei spiegelbildlich gleichen Teilen." Dietrich 1909 (Fig. 146).

Bei *Braula coeca* Nitzsch., die somit ihren Speziesnamen mit Unrecht führt, sind einfache Seitenaugen entwickelt, welche hinter den Antennen liegen. Fazetten fehlen, doch handelt es sich möglicherweise um ein rudimentäres Komplexauge. Die übrigen Pupiparen (exkl. *Nycterebia*) besitzen Fazettenaugen, doch ist die Anzahl der Fazettenglieder gering (durchschnittlich etwa 30). Die Augen erfahren in demselben Maße eine Rückbildung, in welchem die Tiere ihr Flugvermögen einbüßen und an den Wirt gebunden sind (Massonat 1909).

4. Sinnesorgane zweifelhafter oder unbekannter Natur.

Halteren der Dipteren.

Die Schwinger der Dipteren erscheinen in ihrer Funktion bis zu einem gewissen Grade rätselhaft, weshalb wir sie in diesem Kapitel behandeln wollen.

Die Halteren sind aus den Imaginalscheiben des zweiten Flügelpaares hervorgegangen (Weismann) und somit umgebildete Hinterflügel. Sie liegen beiderseits am hinteren Ende des Thorax, frei oder von „Schüppchen“ bedeckt, und bestehen aus dem „Köpfchen, dem Stiel und dem Fuß“. Ihre Oberfläche ist mit zahlreichen kleinen Härchen bedeckt. Die Form der Schwinger wechselt innerhalb gewisser Grenzen

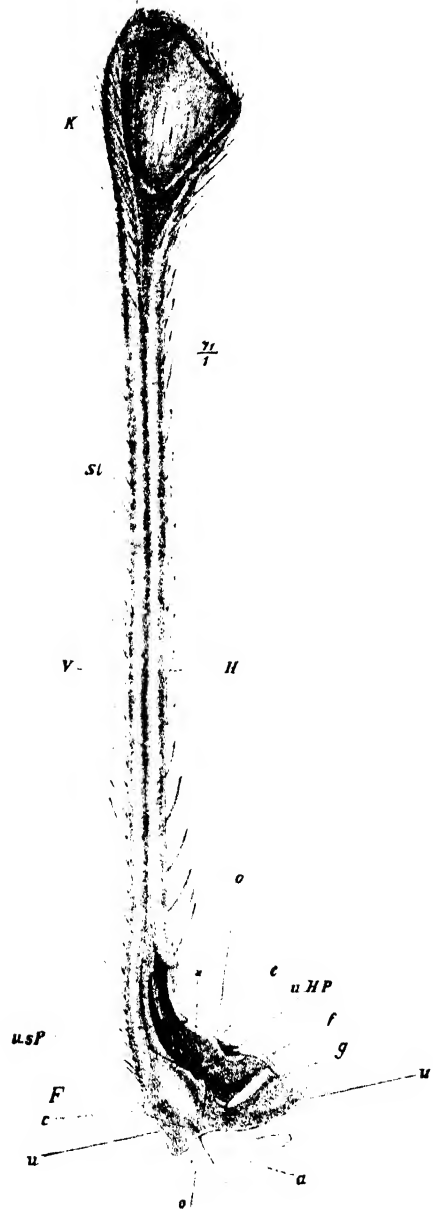


Fig. 147.

Linker Schwinger von *Tipula vernalis* Meig. von der Unterseite. Vergrößerungsangabe neben der Figur unzutreffend, weil diese bei der Reproduktion verkleinert wurde. (Weinland 1891.)

K Köpfchen des Schwingers. St Stiel. V Vorderrand, H Hinterrand des Schwingers. uSP skapale Papillengruppe der Unterseite. F Fuß des Schwingers. uHP Hicksche Papillengruppe der Unterseite. a, c, e, f, g, o, u Teile des Chitingerüsts.

(Fig. 147), sie sind bald gerade gestreckt (*Tipula*), bald gebogen (*Eristalis*, *Leptis* u. a.); auch ihre Größe ist verschieden (0,88 mm bei *Culex*; 2,5 mm bei *Tipula*) in Abhängigkeit von der Körpergröße der Tiere. Die Halteren sind sehr beweglich mit dem Metathorax verbunden, und ihre Schwingungen bewirken vier Muskeln. In ihren Hohlraum tritt ein starker Nerv und ein Tracheenstamm ein. Das Halterenepiderm bildet, entsprechend der Entstehung dieses Organs aus dem Flügel, eine Anzahl von Kanälen, welche den Adern gleichwertig sind. Am Anfange des Schwingers legt sich zwischen die beiden Äste des Halterenerven eine ziemlich dicke, vom Epiderm überzogene Chitinwand, und jeder der beiden Nervenäste wird nach vorn und nach hinten vollständig von einem mit Epiderm ausgekleideten Chitin umschlossen. Den komplizierten und nur an der Hand einer größeren Anzahl detaillierter Figuren verständlichen, feineren Bau hier darzulegen, fehlt es an Raum. Im Inneren der Kanäle und in der Endblase finden sich die Nervenendapparate und Blut.

Die Bewegung der Halteren geschieht in der Regel gleichzeitig mit der Flügelbewegung und ist dann außerordentlich schnell. Der Verlust beider Schwinger hat zur Folge, daß das Insekt nur noch langsam abwärts fliegen kann, oft auch direkt abwärts fällt (*Eristalis*, *Calliphora*) und nach einigen vergeblichen Flugversuchen meist nicht mehr zum Fliegen zu bewegen ist; bei der laufenden Bewegung werden die Beine stärker gestreckt und daher trägt das verletzte Tier den Leib dem Boden näher als das unverletzte; sonst ist das Benehmen (abgesehen vom Fluge) wie bei den intakten Individuen. Der Verlust der Köpfechen hat dieselben Folgen, wie der Verlust des ganzen Schwingers; nur wo der Stiel sehr lang ist (*Tipula*), bleibt ein Rest des Flugvermögens erhalten. Bei annähernd gleicher Länge der Schwingerreste erfolgt Spiralflug, bei ungleicher Länge Kreiselbewegung. *Calliphora* lebt, frisch der Puppe entschlüpft, nach Verlust der beiden Halteren noch bis 35 Tage; *Musca domestica* L. bis 44 Tage (in der Gefangenschaft bei guter Pflege) außer der vorher verbrachten Lebenszeit. — Verlust eines Schwingers hebt das Flugvermögen (*Musca*, *Calliphora*, *Eristalis*) nicht auf, wohl aber die Flugsicherheit; die Tiere fliegen schlecht, schwankend und vermögen keine schnellen Wendungen auszuführen. Festkleben und Festbinden der Schwinger führen zu demselben Resultat wie Amputation. Anhängen eines geringen Gewichtes an das Abdomen einer schwingerlosen *Calliphora* verbessert die Flugfähigkeit oder stellt sie fast vollständig wieder her. Zerquetschen des Endköpfechens ist ohne nachteilige Folgen. Aus allen diesen Experimenten geht mit Sicherheit hervor, daß wir es in den Halteren mit Organen zu tun haben, welche für das Flugvermögen der Dipteren eine hohe Bedeutung besitzen. Es erübrigt sich, hier die verschiedenen Deutungen wiederzugeben, welche sie vonseiten der vielen Autoren erfahren haben, für die sie Gegenstand des Studiums gewesen sind (vgl. Literaturverzeichnis). Für den Fall, daß die Halteren sich gleichzeitig mit den Flügeln bewegen, glaubt ihnen Weinland (1891), dem die mitgeteilten Daten entnommen sind, folgende Bedeutung für den Flug zuschreiben zu müssen: „Die gleichartige Bewegung der beiden Schwinger, gleichgültig ob die Geschwindigkeit der beiden Schwinger dieselbe ist oder nicht, bewirkt je nach der Art und Geschwindigkeit der Bewegung die Richtung, welche der Flug in der vertikalen Ebene nimmt. Ungleichartige Bewegung der beiden Schwinger, welche nur einen Sinn hat, wenn sie die Gleichgewichtslage der

Fliege nicht zu stören sucht, bewirkt die Wendung in der horizontalen Ebene und zwar immer nach der Seite, auf welcher die Verringerung des Zuges hervorgebracht wurde."

Das an der Hinterseite des Schwingers gelegene Chordotonalorgan faßt Weinland als einen Apparat auf, welcher die verschiedenen Zug- und Spannungsverhältnisse wahrzunehmen bestimmt sei. Loeb schreibt ihm eine Gleichgewichtsempfindung zu. Die in verschiedenen gerichteten Reihen geordneten, mehrere Platten bildenden Sinnespapillen der Halteren, welche sämtlich auf der Ober- und Unterseite am Grunde des Schwingers liegen, könnten möglicherweise während des schnellen Fluges Auskunft über die Unterschiede in der Bewegung (Geschwindigkeit und Richtung) geben, wären dann also Steuerungsvorrichtungen (Weinland 1891).

Bei den Pupiparen erfahren die Halteren eine um so stärkere Rückbildung, je mehr der Parasit auf den Wirt angewiesen ist und sein Flug-

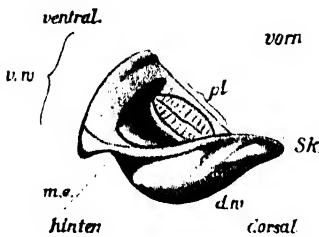


Fig. 148.

Abdominale Partie des linken Organs von *Pseudophia lunaris* Schiff. von vorn gesehen. Vergr. ca. 10:1. (Deegener 1908/09.)

v.v. ventraler Wulst. m.e. medianer Eindruck zwischen den beiden hinteren Wülsten. d.v. dorsaler Wulst. Sk Sinneskante. pl Plattform des dorsalen Wulstes mit Spiraculum.

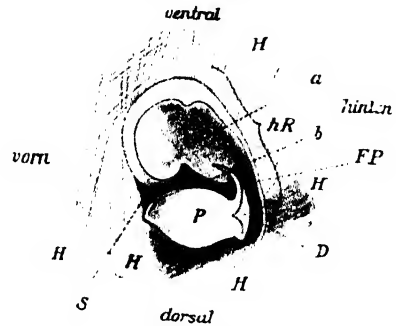


Fig. 149.

Rechtes Organ von *Plusia gamma* L., von der Seite gesehen. Vergr. 11:1. (Deegener 1908/09.)

H Haare. S in die Tiefe absteigender Schenkel des ventralen Teils der Umwallung. D weißlich erscheinendes Dreieck an der Basis der Platte (P). FP ventralwärts ausgezogene Basis der beweglichen Platte (P). a, b Teile des Höhlenbodens. hR hinterer Rand der äußeren Umwallung.

vermögen einbüßt. Bei *Melophagus* sind noch die Imaginalscheiben vorhanden, der Imago aber fehlen die Schwinger ebenso wie *Braula* (Massonat 1909).¹⁾

Abdominale Sinnesorgane der Noctuiden.

Die Noctuiden besitzen jederseits am 1. Abdominalsegment ein äußerlich kompliziert und bei den verschiedenen Gattungen nicht übereinstimmend gebautes Organ, welches bei *Pseudophia lunaris* Schiff. und *Plusia gamma* L. die in Fig. 148 und 149 dargestellte Form zeigt. Die Kante des dorsalen Wulstes ist bei *P. lunaris* Schiff. Trägerin der Sinneszellen, welche einerseits mit Sinneshaaren, in deren Basis sie zarte Fortsätze entsendenden, andererseits durch nervöse Ausläufer mit bipolaren Ganglienzellen in Verbindung stehen. Die Sinneszellen stehen zum Teil einzeln, z. T. zu Gruppen vereinigt und besitzen dann einen gemeinsamen Nerven (Fig.

¹⁾ Nach dem Abschluß der Korrekturen erschien eine Arbeit von Pflugstaedt über die Halteren der Dipteren, die hier nur noch erwähnt werden kann (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 100, H. 1. 1912).

150 und 151). In diesen Nervenstämmchen, welche mit Sinnesknospen in Verbindung treten, fehlen Ganglienzellen. Sie vereinigen sich in geringerer oder größerer Entfernung vom Sinnesepithel miteinander zu einem stärkeren Nervenstamm, dessen Verbleib nicht ermittelt wurde. Zu jeder Sinneszellengruppe (Knospe) gehören mehrere der in tiefen Bechern der Cuticula stehenden Sinneshaare. In den Sinneszellen sind feine Fibrillen nachweisbar, welche sich jedenfalls direkt in die Neurofibrillen fortsetzen.

Auf Grund des Baues des Organs und mit Rücksicht auf die experimentell sichergestellte Tatsache, daß die Noctuiden auf gewisse Geräusche sehr deutlich reagieren (Stobbe, noch nicht publiziert)¹⁾, könnte zunächst vermutet werden, daß wir es mit einem schallperzipierenden Organ zu tun hätten. Die bisher nach dieser Richtung hin angestellten Versuche lassen es indessen als sehr zweifelhaft erscheinen, daß der in

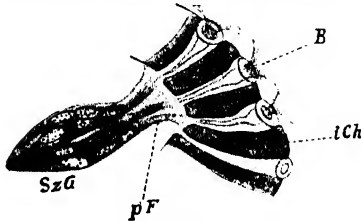


Fig. 150.

Sagittalschnitt durch einen Teil des Organs von *Pseudophia lunaris* Schiff.; eine Gruppe von Sinneszellen der Kante mit dem dazugehörigen Teil der Chitincuticula. Vergr. 340:1. (Deegener 1908/09.)

SzG Sinneszellengruppe. pF perzeptorische Fibrillen der Zelloberflächen. Ch interstitielles Chitin zwischen den Sinnesbechern.

B Becher mit Schuppenhaarbasis.

Rede stehende Apparat es sei, welcher die Eulen zur Lautperzeption befähigt (Deegener 1909).²⁾

Das Postantennalorgan der Collembolen.

In neuerer Zeit führte Becker (1909/10) an einer größeren Anzahl von Poduriden, Entomobryiden und Sminthuriden die Untersuchung des Postantennalorgans durch und kam zu folgenden Er-

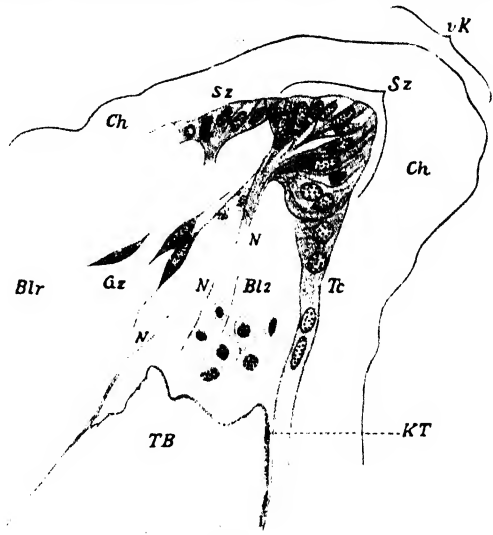


Fig. 151.

Sagittalschnitt durch das Organ von *Pseudophia lunaris* Schiff. Bau der Cuticula wie in der vorigen Figur, hier nicht ausgeführt. Vergr. 340:1. (Deegener 1908/09.)

Blr Blutraum Gz bipolare Ganglienzelle. N Nerven. Blz Blutzellen. TB Tracheenblase. KT Kerne der Tracheenmatrix. Tc Tectocyten (Epiderm). Ch Chitincuticula. Sz Sinneszellen. vK vordere (Sinnes-) Kante.

¹⁾ Die inzwischen erschienene Arbeit von Stobbe (Sitzungsber. Ges. Nat. Frdc., Berlin 1911) bringt weitere Daten über die fragliche Funktion und die Ausbildung des Organs bei verschiedenen Arten.

²⁾ Für die Beurteilung des fraglichen Sinnesorgans ist nicht, wie auf Grund einer vorläufigen Untersuchung angenommen wurde, das Vorhandensein von Sinneshaaren am dorsalen Wulst (die vielfach fehlen) maßgebend, sondern ein mit einem Trommelfell in Verbindung stehender Sinneszellenstrang, Organe, die inzwischen von Eggers nachgewiesen worden sind. (Über das thoracale Tympanalorgan der Noctuiden. Sitzgsber. d. Naturf. Ges. bei der Universität Dorpat. XX, 3—4. 1911.) Demnach wäre das Organ der Noctuiden als ein tympanales anzusehen. Vgl. auch v. Kennel, Über Tympanalorgane im Abdomen der Spanner und Zünsler, Zool. Anzg. Bd. 39, No. 4. 1912). — Zusatz vor Abschluß der Correctur. —

gebnissen: Die Postantennalorgane aller Collembolen sind homologe Bildungen; ihre Sinneszellen liegen subepidermal, das Vorderende des Zellhaufens und die Außenbildungen vor den Seitenaugen, und werden vom Protocerebrum aus innerviert. Der nervöse Teil des Organs verhält sich in seiner Zusammensetzung und Lage konservativer als die äußeren Nebenbildungen. Bei den Sminthuriden liegen insofern keine primitiven Verhältnisse vor (gegen Willem), als die Sinneszellen hier stark in die Tiefe verlagert sind und in den meisten Fällen mit dem Epiderm nicht mehr in Berührung stehen. Auch bei *Tomocerus* und *Achorutes muscorum* Templ. liegen sekundäre Zustände vor, weil die Zellen ebenfalls fast sämtlich in die Tiefe gerückt sind. Alle diese Formen entbehren wie die „höheren“ Entomobryiden im Gegensatze zu den übrigen Collembolen der Außenbildungen des Postantennalorgans, ein Verhalten, das nicht als primitiv gedeutet werden darf. — „Das Sinnesorgan der Urform bestand aus einem Höcker auf einem Postantennalfelde vor den Seitenaugen und aus wenigen (gegen fünf) subhypodermalen großen Sinneszellen von eigentümlichem inneren Bau, innerviert durch kurze, isoliert verlaufende, elementare Nervenfasern, die ihren Ursprung am protocerebralen Teile des Gehirns seitwärts von dem Seitenlappen des letzteren nehmen; die Sinneszellen lagen nicht unter den Außenbildungen, sondern nebenan.“

Das Postantennalfeld tritt entweder in Form eines schwach eingesenkten, oft umfangreichen Dreiecks oder in Gestalt einer Rinne auf. Der Postantennalhöcker erscheint ebenfalls in zwei Hauptformen: er ist einfach oder mehrlappig. Bei *Schöttella sensibilis* Schött., bei welcher das Postantennalfeld durch eine Umwallung des Höckers repräsentiert wird, tritt der Postantennalhöcker in seiner einfachsten Form, nämlich als geringe, schwach konturierte Vorwölbung auf. Von dieser Stufe aus erfährt der Höcker eine Rück- oder Weiterbildung. Bei *Anurophorus* gibt sich an dem ovalen, schwach hervortretenden Höcker eine quere mittlere Einschnürung kaum zu erkennen; bei *Tetracanthella* ist der Höcker mehr in die Länge gezogen, noch mehr bei *Folsomia*, bei welcher die transversale Einschnürung schärfer hervortritt. Indem noch eine basale Einschnürung und ein Chitinring auftreten, kommt die Höckerform von *Isotoma viridis* Bourlet zustande, welche eine innere Scheidewand besitzt, die sich aus einem bei *Proisotoma* vorhandenen Chitinleichen entwickelt haben dürfte. In demselben Maße, in welchem der Postantennalhöcker an Komplikation gewinnt, glättet sich die Postantennalrinne aus, um schließlich zu verschwinden.

Die bei *Anurophorus* isolierten Nervenfasern bilden bei *Isotoma*, *Calistella* und *Orchesella* einen gemeinsamen Nervenstrang, in dem aber jede Faser ihre Selbständigkeit bewahrt. Bei *Tomocerus* verlängert sich der Sinneszellenhaufen, kommt mit dem Sehlappen des Gehirns in Berührung, und die Nervenfasern verlaufen wieder isoliert. „Der Ursprung der Nervenfasern, der bei *Isotoma viridis* Bourlet und *Calistella* noch der typische ist, wird bei *Orchesella* und *Tomocerus* auf den Sehlappen verlagert. Die Richtung des Nervenfaserverlaufes und des Sinneszellenhaufens, bei *Anurophorus* quer, ändert sich bei *Isotoma*, *Calistella*, *Orchesella* und *Tomocerus* mehr und mehr in eine Längsrichtung; die Form des Sinneszellenhaufens wird allmählich eine schlankere, die Anzahl der Sinneszellen wächst und erreicht ihr Maximum bei *Tomocerus*.“ — Bei einer Vereinfachung der Außenbildungen nimmt die Anzahl der Sinneszellen, zu und umgekehrt.

Um ein Geschmacks- oder Geruchsorgan, wofür es von älteren Autoren gehalten wurde, handelt es sich nach Becker in dem Postantennalorgan nicht, ebensowenig um ein Tast- oder Temperaturempfindungsorgan. Der genannte Autor neigt am meisten dazu, in dem fraglichen Organ ein Gehörorgan zu sehen.

Kopfforgan der *Corethra*- und *Culex*-Larven.

Ein Sinnesorgan, über dessen Funktion er nichts auszusagen wagt, fand Rádl (1906) am Kopfe der *Corethra*-Larve und bei *Culex* Larven. Der Nerv, welcher dieses Organ versorgt, erweitert sich gegen sein Ende etwas, und in seiner Mitte verlaufen dünne Fibrillen, die in ein zweiseitiges Gebilde eindringen, dessen proximalen Teil nur eine mit eigener Wand versehene Erweiterung der Nervenfasern darstellt, während der distale Abschnitt einen dunkleren „Kern“ aufweist, in dessen Mitte ein stäbchenförmiges, etwas glänzendes Gebilde liegt, zu dem auch die Neurofibrillen in nähere Beziehung zu treten scheinen. Distal läuft aus der Mitte des kernartigen Gebildes eine dünne Faser heraus, die sich in dem Epiderm verliert. An der erwähnten Stelle der Nervenfasern finden sich 2—3 solche Gebilde; einige liegen jedoch wieder im Epiderm dicht unter der Basis der Antenne. Bei *Culex* sind sie viel zahlreicher. Um chordotonale Organe handelt es sich nach Rádl nicht.

Pseudocellen.

Diese ihrer Natur nach rätselhaften Kopfforgane der Acerentomiden beschreibt Silvestri (1907) als zwei Doppelkugeln, welche derjenigen Stelle angehören, an welche sich bei den Protapteriden und den Apterygoten die Antennen ansetzen. Er faßt sie als zweifelhafte ocellenartige Organe auf. Nach Berlese (1909) bestehen die „Pseudocellen“ aus einem kurzen Stiel und einer Endplatte (Operculum) und sind in Vertiefungen des Epicraniums eingesenkt. Sie fehlen den Protapteriden, sind aber bei den Eosentomiden entwickelt. Becker (1909) faßt sie als Homologa der Postantennalorgane auf. —

Ferner finden sich bei den Protapteriden (und in ähnlicher Ausbildung bei den Acerentomiden und Eosentomiden, hier jedoch nur in einem Paar) zehn symmetrisch im Kopf angeordnete, sphärische oder ovale Zellanhäufungen mit vollkommen abgeschlossenem Hohlraum. Ob diese von Berlese (1909) als Corpora allata bezeichneten Bildungen den Tömösvaryschen Organen der Myriopoden entsprechen, ist zweifelhaft.

Die bläschenförmigen Sinnesorgane von *Ptychoptera*.

Bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. (Nematocera) fand Grobben (1875) zwei Paare von Flüssigkeit enthaltenden Blasen, in welchen zwei (hinteres Paar) oder drei hellglänzende Kugeln schwimmen. Die Blasen des ersten Paares liegen rechts und links im letzten Viertel des 10. Segmentes der Ventralseite genähert; die des zweiten Paares in der Mitte des 11. Segmentes. An der Außenseite jeder Blase liegt ein Paar großer Tasthaare. Das Sinnesorgan besteht aus einer Vorwölbung der Chitinhaut; nach innen ist die Blase durch eine Chitinhaut verschlossen, die an ihrer Innenwand elastische Fasern besitzt und an welche sich ein Quermuskel ansetzt, durch dessen Kontraktion der Grund der Blase vertieft wird. Die hellglänzenden gelblichen Kugeln verändern ihre Lage nur bei Strömungen der Flüssigkeit, indem sie sich langsam gegeneinander verschieben; sie scheinen weichknorpelige Konsi-

stenz zu haben. Der Nerv, welcher für das erste Paar vom 9., für das zweite vom 10. Leibesganglion entspringt, schwillt vor dem Sinnesorgan zu einer spindelförmigen Ganglienzelle an, aus welcher er an die untere Seite der Blase ohne spezifische Endigung herantritt. — Bei der Imago finden sich diese Sinnesorgane in gleicher Ausbildung und liegen unter den Stigmen des vorletzten und drittletzten Segmentes. Grobhen sieht in ihnen Gehörorgane (? D.).

5. Statische Organe.

Stauffacher (1903) fand bei *Phylloxera vastatrix* Pl. ein eigentümliches Organ am Grunde der Vorderflügel auf der Grenze von Pro- und Mesothorax (Fig. 152), welches aus einem gestielten, einen Statolithen einschließenden, allseitig geschlossenen Bläschen besteht. Dieses (die Statocyste) ist von einer ziemlich dicken, aber ganz hyalinen Chitinschicht umhüllt. Von der Bläschenwand heben sich drei bogenförmige Spangen ab, welche den Statolithen derart tragen, daß er nach unten hängt. Der durch den Stiel eintretende Nerv gabelt sich in zwei Äste, deren einer im Bogen über den Statolithen hinaufsteigt, während der andere unter ihm nach vorn geht. Der erste Ast gibt auf seinem Wege einen unpaaren und zweimal je ein Paar Nervenfasern ab, die in rundlichen Gruben am Statolithen nach vorheriger Anschwellung enden. Die oberhalb der Spange r_2 (Fig. 152) gelegenen Nervenendigungen sollen ebenfalls diesem Nerv angehören (Stauffacher 1905).

Das statische Organ von *Chermes coccineus* Rtz. sitzt an derselben Stelle wie bei *Phylloxera*. Die chitinöse dickwandige Statocyste ist vollständig geschlossen, und von ihrem Boden streben pfeilerartig starke Borsten zu dem Statolithen, den sie

tragen, wobei sie in seinen Körper eindringen, also fest mit ihm verbunden sind. Der Statolith ist stark lichtbrechend, konzentrische und radiale Streifen fehlen. Seine Oberfläche ist „pockennarbig“ wie bei *Phylloxera*, und in vielen dieser Narben liegen Nervenendigungen; er dürfte aus Chitin bestehen. Durch den hier wie bei *Phylloxera* vorhandenen Stiel der Statocyste tritt der Nerv ein, der sich ähnlich gabelt wie bei der Reblaus und dessen Zweige in Endanschwellungen („Ganglien“ Stauffacher's) am Statolithen eintreten. Aus den Ganglien stammt ein Nervenetz, das sich auf dem Statolithen ausbreitet und Endzweige in die Narben entsendet. — Ein Epithel fehlt hier wie bei *Phylloxera* dem statischen Apparat. Zwischen Statocyste und Statolith findet sich eine lymphatische Flüssigkeit. Hinsichtlich der feineren Details muß auf die durch zahlreiche Abbildungen illustrierte Arbeit von Stauffacher (1904) verwiesen werden.

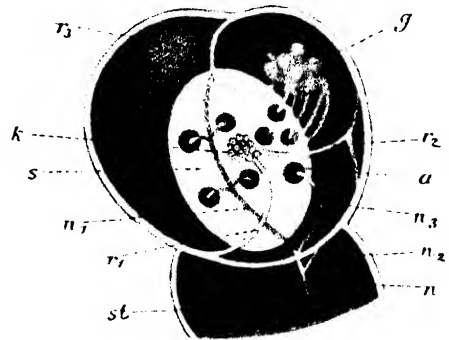


Fig. 152.

Der statische Apparat der geflügelten *Phylloxera vastatrix* Pl. Vergr. 1000:1. (Stauffacher 1905.)

k Kraterchen, in welche die zerfaserten Spangen münden. a Narbe. g Ganglion. n, m, m, m Nerven. r1, r2, r3 die drei bogenförmigen Leisten. st Stiel. s Statolith.

Literaturverzeichnis.

- Absolon, K. Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
- Adelung, N. v. Beiträge zur Kenntnis des tibialen Gehörapparates der Locustiden. Inaugural-Dissert. phil. Leipzig. 1890.
- Balbiani, E. G. Note sur les antennes servant aux Insectes pour la recherche des sexes. Ann. Soc. Entom. France 4. Sér. T. 6. Bull. 1866.
- Becker, E. Zum Bau des Postantennalorgans der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 94, 1009/10.
- Berlese, A. Monografia dei Myrientomata. Redia 6. 1909.
- Bert, P. Sur la question de savoir si tous les animaux voient les mêmes rayons lumineux que nous. Arch. de Physiol. Vol. 2. 1869.
- Berté, F. Contribuzione all' anatomia ed alla fisiologia delle antenne degli Afanitteri. Atti R. Accad. d. Lincei Roma. Ser. 3. Vol. 1 u. 2. 1878.
- Börner. Vorläufige Mitteilung über einige neue Aphorurinen und zur Systematik der Collembola. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
- Über das Antennalorgan III der Collembolen und die systematische Stellung der Gattungen usw. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.
- Brants, A. Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen der gegliederten Tiere. Isis 1840.
- Over het gezigtswerktuig der gelede dieren. Tijdschr. v. natuurl. Geschied. en Physiol. D. 10. 1843.
- Over de lichteuzen in het zamengestelde oog der gelede dieren. Ebenda. D. 12. 1845.
- Over het beeld, dat zich in het zamengestelde oog der gelede dieren vormt. Versl. en Meded. K. Akad. Amsterdam. D. 3. 1855.
- Breitenbach, W. Beiträge zur Kenntnis des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 15. 1882.
- Brunner v. Wattenwyl, C. Über die äußeren Gehörorgane der Orthopteren. Verhändl. d. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 24. 1874.
- Bugnion, E. La structure anatomique du *Trigonalys Hahni* Spin. Mitteil. d. Schweiz. Entom. Ges. 1910. — Bull. Soc. Entom. suisse, Vol. 12. 1910.
- Burmeister, H. Beobachtungen über den feineren Bau des Fühlerfächers der Lamellicornien als eines mutmaßlichen Geruchswerkzeuges. D'Alton und Burmeisters Zeitung f. Zool., Zoot. und Palaeozool. Bd. 1. 1848.
- Buttel-Reepen, v. Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900. — Biol. Centralbl. Bd. 20.
- Calmbach, V. Empfindungsvermögen der Schmetterlinge. Entom. Zeitschr. Guben. Jahrg. 20. 1906.
- Carrière, J. Die Sehorgane der Tiere vergleichend anatomisch dargestellt. München und Leipzig 1885.
- Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane. Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.
- Chadima, J. Über die von Leydig als Geruchsorgan bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden. Mitteil. Naturw. Ver. f. Steiermark. 1873.
- Chatin, J. Les organes des sens dans la série animale. Paris 1879.
- Structure et développement des bâtonnets antennaires chez la Vanesse Paon de jour. 1. Vol. Paris 1883.
- Recherches sur les organes tactiles des Insectes et des Crustacés. 2. Vol. Paris 1884.
- Child, Ch. M. Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 58. — Zool. Anz. 17. Jahrg. 1894.
- Ciaccio, G. V. Degli occhi nei generi *Pothamantus* a *Cloë* della Famiglia dell' Ephemeridae, e come eglino sono composti e intessuti. Rend. Accad. Sc. Bologna 1895/96.
- Sur la forme de la structure des facettes de la cornée et sur les milieux réfringents des yeux composés des Muscides. Journ. Micr. Paris. 13. année.
- Claparède, Ed. Sur les prétendus organes auditifs des antennes chez les Coléoptères Lamellicornes et autres Insectes. Ann. Sc. Nat. 4. Sér. 10. 1858.

- Claparède, Ed. Zur Morphologie der zusammengesetzten Augen bei den Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 10. 1860.
- Claus, C. Über die von Lespès als Gehörorgane bezeichneten Bildungen der Insekten. Müllers Arch. 1859.
- Cobelli, R. Il senso del gusto nel *Lasius emarginatus* Oliv. Auszug von Chr. Schröder. Allg. Zeitschr. f. Entom. 7. Bd. Nr. 16. 1902.
- Cottreau, Jean. L'odorat chez les Insectes. La Nature, Ann. 34. Sém. 1. 1905.
- Dahl, F. Die Insekten können Formen unterscheiden. Zool. Anz. Bd. 12. 1889.
- Deegener, P. Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Zool. Jahrb. Anat. 27. Bd. 1909.
- Demoll, R. Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden sowie über einen Stiboreceptor der Uroceriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.
- Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge sowie über eine Pigmentwanderung im Appositionsauge. Arch. ges. Physiol. 129. Bd.
- Dietrich, W. Über Doppelaugen bei Dipteren. Zool. Anz. Bd. 32. 1907.
- Die Facettenaugen der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 92. Bd. 1909.
- Dor, H. De la vision chez les Arthropodes. Arch. Sc. Phys. et Natur. T. 12. 1861.
- Dubois, R. Sur le rôle d'olfaction dans les phénomènes d'accomplissement chez les Papillons. Ass. fr. p. l'Av. de sc. 1895.
- Dujardin, F. Sur les yeux simples ou stemmates des animaux articulés. C. R. Acad. Sc. Paris T. 25. 1847.
- Exner, S. Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzungsber. d. Math. Nat. Kl. Kais. Acad. d. Wiss. Wien. Bd. 72. 3. Abt. Phys. 1875.
- Die Frage von der Funktionsweise des Facettenauges. Biol. Centralbl. Bd. 1.
- Das Netzhautbild des Insektenauges. Sitzungsber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 98. 3. Abt. 1889.
- Durch Licht bedingte Verschiebungen des Pigmentes im Insektenauge und deren physiologische Bedeutung. Ebenda.
- Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Wien. (F. Deuticke) 1891.
- Fernald, H. T. The Relationships of Arthropods. Stud. Biol. Labor. Johns Hopkins Univ. Vol. 4. 1890.
- Fischer, E. Zum „Gehör“-Vermögen der Raupen. Insektenbörse 19. Jahrg. 1902.
- Field, Adele, M. The Sense of Smell in Ants. Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. 16. 1905.
- Focke, W. u. Lemmermann. Über das Sehvermögen der Insekten. Abhandl. d. Naturw. Ver. zu Bremen. Bd. 11. — Naturw. Wochenschr. (Potonié) Bd. 5. 1890.
- Forel, A. Études myrmécologiques en 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes. Bull. Soc. vaud. d. Sc. nat. 9. Sér. Lausanne T. 20. 1885.
- Les Fourmis perçoivent-elles l'ultraviolet avec leurs yeux ou avec leur peau? Arch. Scienc. Phys. Nat. Genève. 3. Sér. T. 16. 1886.
- La vision de l'ultraviolet par les Fourmis. Revue Sc. Paris. T. 38. 1886.
- Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. Recueil zool. suisse. T. 4. 1886/87.
- Appendices à mon mémoire sur les sensations des Insectes. Ibid. T. 4. 1888.
- Beiträge zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitteil. d. Münchener Entom. Ver. 2. Jahrg.
- Die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei den Insekten. Verh. 5. Intern. Zool. Congr. Berlin 1902.
- u. H. Dufour. Über die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultraviolett und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb. Abt. Syst. 17. Bd. 1902.
- Das Sinnesleben der Insekten. Übers. von Maria Semon. München 1910. (E. Reinhardt)
- Garnier, J. De l'usage des antennes chez les Insectes. Mém. Acad. Sc. Amiens. 2. Sér. T. 1. 1858—60.
- Gazagnaire, J. Du siège de la gustation chez les Insectes Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 102. — Ann. Sc. Ent. France. 6. Sér. T. 6. Bull. 1886.
- Giard, A. Variations du nombre et de la forme des Ocelles chez les Satyrides. Feuille jeun. Natural (4) Ann. 33. 1903.
- Girschner, E. Einiges über die Färbung der Dipterenaugen. Berlin. Entom. Zeitschr. Bd. 31. 1888.

- Gottsche, C. M. Beitrag zur Anat. und Physiol. des Auges der Krebse und Fliegen. Müllers Arch. f. Anat. und Physiol. 1852.
- Goureaux. Mém. sur les balanciers des Diptères. Ann. Soc. Ent. France. 2. Sér. T. 1. 1843.
- Graber, V. Bemerkungen über die Gehör- und Stimmorgane der Heuschrecken und Cicaden. Wiener Sitzungsber. Math. Nat. Kl. Bd. 66. 1. Abt. 1872.
- Über Gehörorgane der Insekten. 48. Tagebl. d. Naturf.-Vers. Graz 1875.
- Die tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Wien 1875. Denkschr. d. Kais. Acad. Wiss.
- Die abdominalen Tympanalorgane der Cicaden und Gryllodeen. Ebenda. Bd. 36. 2. Abt. 1876.
- Die tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Denkschr. Kais. Acad. d. Wiss. Wien Bd. 36. 2. Abt. 1876.
- Über neue otocystenartige Sinnesorgane der Insekten. Arch. Mikr. Anat. 1878. Bd. 16.
- Das unicorneale Tracheatenauge. Ebenda. Bd. 17. 1879.
- Über die stifteführenden und chordotonalen Sinnesorgane bei den Insekten. Zool. Anz. 1881.
- Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten. Arch. Mikr. Anat. Bd. 20, 21. 1882.
- Fundamentalversuche über die Helligkeits- und Farbenempfindlichkeit augenloser und geblendeter Tiere. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. Bd. 87. 1883.
- Vergleichende Grundversuche über die Wirkung und die Aufnahmestellen chemischer Reize bei den Tieren. Biol. Centralbl. 5. Bd. 1885.
- Neue Versuche über die Funktion der Insektenfühler. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1887.
- Thermische Experimente an der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*). Pflügers Arch. f. Physiol. Bd. 41, 1887.
- Grenacher, H. Untersuchungen über das Sehen der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insekten und Crustaceen. Göttingen 1879.
- Groß, W. Über den Farbensinn der Tiere, insbesondere der Insekten. Isis v. Russ. 5. Jahrg.
- Grützner, P. Über das Sehen der Insekten. Jahresber.-Ver. Vaterl. Naturk. Württemberg. Jahrg. 63. 1907.
- Günther, K. Über die Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel. Zool. Jahrb. 14. Bd. 1901.
- Haller, B. Über die Ocellen von *Periplaneta orientalis*. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
- Hauser, G. Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.
- Recherches physiologiques et histol. sur l'organe de l'odorat chez les Insectes. Arch. Zool. Expér. T. 8. 1880.
- Hennings, C. Sinneswahrnehmungen bei Insekten. Verh. nat. Ver. Karlsruhe Bd. 19. 1906.
- Hensen, V. Über das Gehörorgan von *Locusta*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
- Herbig, C. Anatomie und Histologie des tibialen Gehörapparates von *Gryllus domesticus*. Arch. Micr. Anat. Bd. 61. 1903.
- Hesse, R. Über die sogenannten einfachen Augen der Insekten. Vorl. Mitteil. Zool. Anz. Bd. 24. 1901.
- Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VII. Von den Arthropodenaugen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.
- Weitere Tatsachen. Allgemeines. Ebenda. Bd. 72. 1902.
- Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908.
- Heycke, E. Wie die Insekten sehen. Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 8. 1903.
- Hicks. On a new organ in Insects. Journ. Linn. Soc. London. Vol. 1. 1857.
- Further remarks on the organ found on the bases of the halteres and wings of Insects. Transact. Linn. Soc. London. Vol. 22. 1857.
- On a new structure in the antennae of Insects. Journ. Linn. Soc. Zool. London. Vol. 22. 1857.
- Hickson, S. J. The Eye and Optic Tract of Insects. Quart. Journ. Micr. Sc. 2. Ser. Vol. 25. 1885.
- Huber, F. Neue Beobachtungen an den Bienen. Einbeck 1856—59.
- Nouvelles expériences sur les abeilles. 1814.
- Janet, Ch. Sur l'antenne et les organes chordotonaux chez les Fourmis. C.R. Acad. Sc. Paris T. 118. 1894.

- Johansen, H. Die Entwicklung des Imagoauges von *Vanessa urticae* L. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 6. 1893.
- Johnson, A. J. Sensibility of Larvae (of *Bombyx quercus*) to Sound. Entom. Record. Vol. 4. Nr. 9. 1893. Note by J. W. Tutt. *ibid.* p. 241.
- Johnston, Chr. Auditory apparatus of the *Culex mosquito*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 3. 1855.
- Joseph, G. Zur Morphologie des Geschmacksorgans bei Insekten. Amtl. Ber. d. 50. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte in München 1877.
- Jourdan, E. Les sens chez les animaux inférieurs. 1. Vol. Paris 1889.
- Jousset de Bellesme. Recherches expérimentales sur les fonctions du balancier chez les Insectes diptères. Paris 1878.
- Sur une fonction de direction dans le vol des Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 89. 1879.
- Kellogg, The divided Eyes of Arthropoda. By Vernon Kellogg, Stanford University, California 1898.
- Kennel, J. V. Die Ableitung zunächst der sogen. einfachen Augen der Arthropoden, nämlich der Stemmata der Insektenlarven, Spinnen, Scorpioniden usw. von Augen der Anneliden. Sitzungsber. d. Nat. Ges. b. d. Univ. Dorpat. Bd. 8. H. 3. 1889.
- Kirbach. Mundwerkzeuge der Schmetterlinge. Zool. Anz. 6. Bd. 1883.
- Kirchhoffer, O. Untersuchungen über eucone Käferaugen. Sitzungsber. Ges. nat. Erde. Berlin 1905.
- Untersuchungen über die Augen pentamerer Käfer. Arch. f. Biontologie. Bd. 2. 1908.
- Die Entwicklung des Komplexauges nebst Ganglion opticum von *Dermestes vulpinus* F. Arch. f. Naturg. 76. Bd. 1910.
- Kraepelin, K. Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Oster-Programm der Realschule des Johanneums. Hamburg 1883.
- Kramer, P. Der Farbensinn der Bienen. Schweiz. Bienenztg. N. F. 3. Jahrg. 1880.
- Krancher, O. Geruchs- oder Gesichtssinn? Entom. Jahrb. Jahrg. 13. 1904.
- Kühne, W. Eine Beobachtung über das Leuchten der Insektenaugen. Unters. a. d. physiol. Inst. der Univ. Heidelberg. Bd. 1. 1877.
- Kunckel et Gazagnaire. Rapport du cylindre-axe et des cellules nerveuses périphériques avec les organes de sens chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 92. 1881.
- Du siège de la gustation chez les Insectes diptères. Ebenda. T. 95. 1881.
- Landois, H. Die Raupenaugen (ocelli compositi mihi). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
- Zur Entwicklungsgeschichte der facettierten Augen von *Tenebrio molitor* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17. 1867.
- Das Gehörorgan des Hirschkäfers. Arch. Mikr. Anat. Bd. 4. 1868.
- Lauterborn, R. Zur Kenntnis der Chironomiden-Larven. Zool. Anz. 29. Jahrg. 1905.
- Lee, Bolles, A. Bemerkungen über den feineren Bau der Chordotonalorgane. Arch. Mikr. Anat. Bd. 23. 1881.
- Les organes chordotonaux des Diptères et la méthode du chlorure d'or. Recueil Zool. Suisse T. 2. 1884.
- Les balanciers des Diptères, leurs organes sensifères et leur histologie. Ebenda 1885.
- Lespès, Ch. Mémoire sur l'appareil auditif des insectes. Ann. d. Sc. Nat. 4. Sér. T. 9. 1858.
- Leydig, Fr. Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten. Müllers Arch. 1860.
- Das Auge der Gliedertiere. Neue Untersuchungen zur Kenntnis dieses Organs. Tübingen 1864.
- Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. 1886.
- Link, E. Über die Stirnagen der Neuropteren und Lepidopteren. Zool. Jahrb. Morph. 27. Bd. 1908/09.
- Über die Stirnagen der hemimetabolen Insekten. Ebenda.
- Loew, H. Die Schwinger der Dipteren. Berlin. Ent. Zeitschr. 1858.
- Lovell, J. The color sense of the Honey Bee. Can Bees distinguish Colors? Amer. Natural. Vol. 44. 1910.
- Lowne, B. On the modifications of the simple and compound eyes of Insects. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Vol. 169. 1878.

- Lowne, B. On the Structure and Functions of the Eyes of Arthropoda. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 35. 1883.
- On the compound vision and the morphology of the eye in Insects. Trans. Linn. Soc. London. 1884.
- On the Structure of the Retina of the Blowfly (*Calliphora erythrocephala*). Journ. Linn. Soc. London. Vol. 20. 1889.
- Mallock, A. Insect sight and the defining power of composite eyes. Proc. Roy. Soc. London. Vol. 55. 1894.
- Mark, E. L. Simple Eyes in Arthropods. Bull. Mus. of the Harvard Coll. Vol. 13. 1887.
- Mayer, A., and Marshall. Researches in Acoustics. Exper. on the supposed auditory apparatus of the *Culex mosquito*. Amer. Jour. Sc. and Arts. Ser. 3. Vol. 8. 1874.
- Über das Gehörorgan bei den Gliedertieren. Naturforscher. 8. Jahrg. 1875.
- Mayer, Paul. Zur Lehre von den Sinnesorganen bei den Insekten. Zool. Anz. 1879.
- Sopra certi organi di senso nelle antenne dei Ditteri. Atti d. R. Accad. Lincei di Roma. Ser. 3. 1879.
- Meinert. Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz. 5. Bd. 1882.
- Miltz, O. Das Auge der Polyphemiden. Zoologica. Bd. 11. 1899.
- Morse, M. Factors determining the reactions of the larva of *Tenebrio molitor*. Journ. Comp. Neur. Philadelphia. Vol. 19. 1909.
- Müller, J. Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes. Leipzig 1826.
- Über die Augen des Maikäfers. Meckels Arch. Anat. Physiol. 1829.
- Sur la structure des yeux du Hanneton. Ann. Sc. Nat. T. 18. 1829.
- Murray, A. On Insect-vision and blind Insects. Edinburgh New Philos. Journ. New Ser. Vol. 6. 1857.
- Nagel, W. Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen 1892.
- Vergl. physiol. und anatom. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibl. zoologica. 18. H. 1894.
- Newport, G. On the Use of the Antennae of Insects. Transact. Ent. Soc. London. Vol. 2. 1840.
- Nieden, F. Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie 1907. Bd. 3.
- Noè, G. Contribuzione alla conoscenza del sensorio degli Insetti. Rend. Accad. Lincei (5) Vol. 14. Sem. 2. 1905.
- Notthaft, Jul. Über die Gesichtswahrnehmungen vermittelt des Facettenauges. Abhandl. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 12. 1880.
- Die physiolog. Bedeutung des facettierten Insektenauges. Kosmos. Bd. 18. 1886.
- Nüssli, J. Über den Farbensinn der Bienen. Schweizer Bienenztg. N. F. 2. Jahrg. 1879.
- Oestlund, O. W. Antennal Sense Organs of the Aphididae. Bull. Minnesota Acad. Nat. Sc. Vol. 4. 1906.
- Overzier, L. Das Auge, seine Morphologie und physiologische Bedeutung in den einzelnen Tierklassen. Gaea Bd. 10. 1874.
- Oyen, L. Der chordotonale Sinnesapparat des *Bacillus rossii*. Inaugural-Dissert. phil. Leipzig 1901.
- Paasch. Von den Sinnesorganen der Insekten im Allgem., von Gehör- und Geruchsorganen insbesondere. Arch. f. Naturg. Bd. 39. 1873.
- Packard, A. S. The caudal styles of Insects. Sense organs, i. e. Abdominal Antennae. American Natural. Vol. 4. 1871.
- On the occurrence of organs probably of taste in the epipharynx of the Mecaptera (*Panorpa* and *Boreus*). Psyche Vol. 5. 1889.
- Note on the epipharynx and the epipharyngeal organs of taste in mandibulate Insects. Psyche Vol. 5. 1889.
- Pankrath, O. Das Auge der Raupen und Phryganeidenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
- Parker, G. H. The histology and development of the Eye in the Lobster. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 20. 1890.
- The compound Eyes in Crustaceans. Ebenda. Vol. 21. 1891.
- Patten, W. On the Eyes of Molluscs and Arthropods. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887. — Journ. of Morphol. Boston Vol. 1. — Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Vol. 6. 1887.

- Patten, W. Studies on the Eyes of Arthropods. 1. Development on the Eyes of *Vespa* with observations on the Ocelli of some Insects. Journ. of Morph. Boston. 2. Eyes of *Acilius*. Ebenda. Vol. 2. 1888.
- Is the ommatidium a hair-bearing sense bud? Anat. Anz. Vol. 5. 1890.
- Peckham, G. W., and E. G. Some observations on the special senses of Wasps. Proc. Nat. Hist. Soc. of Wisconsin 1887.
- Perraud, J. Sur la perception des radiations lumineuses chez les papillons nocturnes; l'emploi des lampes pièges. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56. 1904.
- Perris, E. Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. Ann. Sc. Nat. 3. Sér. T. 14. 1850/51.
- Phillips, E. F. Structure and development of the compound eye of the Honey Bee. Proc. Acad. N. Sc. Philadelphia Vol. 57. 1905.
- Piéron, H. Le rôle de l'olfaction dans la reconnaissance des fourmis. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 143. 1906.
- Exceptions et variations dans le processus olfactif de reconnaissance chez les fourmis. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 61. 1906.
- Le mécanisme de la reconnaissance chez les fourmis. Rôle des données olfactives. Ebenda.
- Plateau, F. Recherches expérimentales sur la vision chez les Insectes. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 10. 1885.
- Expériences sur le rôle des palpes chez les Arthropodes maxillés. Bull. Soc. Zool. France. T. 10. 1885.
- Une expérience sur la fonction des antennes chez la Blatte (*Periplaneta orientalis*). C. R. Soc. Ent. Belg. 1886.
- Recherches expér. sur la vision chez les Insectes. 1. Part. a) Résumé des travaux effectués jusqu'en 1887 sur la structure et le fonctionnement des yeux simples. — b) Vision chez les Myriopodes. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 14. 1887.
- 3. Part. a) Vision chez les Chenilles. — b) Rôle des ocelles frontaux chez les Insectes parfaits. Ebenda. 3. Sér. T. 15. 1888.
- 4. Part. Vision à l'aide des yeux composés. a) Résumé anatomo-physiologique. b) Expériences comparatives sur les Insectes et sur les Vertébrés. Mém. cour. et autres Mém. Acad. Belg. T. 43. 1888.
- 5. Part. a) Perception des mouvements chez les Insectes. — b) Additions aux recherches sur le vol des Insectes aveugles. — c) Résumé général. Bull. Acad. Belg. 3. Sér. T. 16. 1888.
- Recherches expérimentales sur les Arthropodes. Mém. cour. et autres Mém. pub. p. l'Acad. Roy. d. Scienc. etc. de Belgique 8. Sér. T. 42. 1889.
- Poletajeff, N. Über die Ocellen und ihr Sehvermögen bei den Phryganiden (russisch). Horae. Soc. Ent. Ross. T. 18. 1884.
- Porter, G. J. A. Experiments with the Antennae of Insects. Amer. Natural. Vol. 17. 1883.
- Pouchet, Chr. H. G. De l'influence de la lumière sur les larves des Diptères privées d'organes extérieurs de la vision. C. R. Acad. de Sc. Paris 1870/71.
- Note sur les Coléoptères aveugles. C. R. Soc. Biol. 1872.
- Radl, E. Étude sur les yeux doubles des Arthropodes. Arch. Soc. Entom. Bohemiae. Rožú 3. 1906.
- Über rudimentäre Punktaugen bei den Tipulidae. Bull. intern. Acad. Sc. Prague. Sc. Math. Nat. Ann. 11. 1906.
- Über ein neues Sinnesorgan auf dem Kopfe der *Corethra*-Larve. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
- Über das Gehör der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. 25. 1905.
- vom Rath, O. Über die Hautsinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888. — Zool. Anz. 1888.
- Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
- Redikorzew, W. Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten. Ebenda. Bd. 68. 1900.
- Reitzenstein, W. v. Untersuchungen über die Entwicklung der Stirn- und Augen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëm*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 21. 1904.
- Reuter, E. Über „Basalfleck“ auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888.
- Robineau-Desvoidy, A. J. B. Sur l'usage réel des antennes chez les Insectes. Ann. Soc. Entom. France T. 11. 1842.
- Röhler, E. Die antennalen Sinnesorgane von *Tryxalis*. Zool. Anz. Bd. 28. 1904.

- Röhler, E. Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
- Rühe. Über die Einheit des Prinzips im Bau der Augen bei verschiedenen Tierklassen und besonders über das Sehen der Insekten mit polyedrischen Augen. Leipzig 1861.
- Ruland, F. Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.
- Schelver, F. J. Entomologische Beobachtungen usw. über den Flug und das Gesumme einiger zweiflügliger Insekten und insbesondere über die Schwingkölbchen und Schüppchen unter den Flügeldecken. Wiedemanns Arch. f. Zool. 2. Bd. pars 2.
- Schenk, O. Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb. Bd. 17. Morph. 1903.
- Schiemenz, P. Über das Herkommen des Futtersaftes und der Speicheldrüsen der Biene nebst einem Anhang über das Riechorgan. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
- Schmidt, E. O. Die Gehörorgane der Heuschrecken. Arch. Mikr. Anat. 11. Bd. 1875.
- Die Form der Kristallkegel im Arthropodenauge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. Suppl. 1878.
- Schultze, M. Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.
- Schwabe, J. Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesapparate der Orthopteren. Zoologica Bd. 20, H. 50. VI. 1906.
- Seiler, W. Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 22. 1905.
- Sergi, G. Ricerche sull' alcuni organi di senso nelle antenne delle Formiche. Riv. Filos. scient. Milano 1891.
- Serres, M. de. Mémoires sur les yeux composés et les yeux lisses des Insectes. Montpellier 1813.
- Über die Augen der Insekten. Übers. v. J. F. Dieffenbach. Berlin 1826.
- v. Siebold, C. Th. E. Über das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Wiegmanns Arch. f. Naturg. Bd. 10. 1844.
- Silverlock, O. C. The Senses of Ants as Regards Heat and Sight. Nature notes. Vol. 18. 1907.
- Slater, J. W. Über die Funktion der Antennen bei den Insekten. Forieps Notizen. 3. Bd. VIII. Nr. 155. 1848.
- Soulier. Quelques considérations sur les fonctions des antennes des Insectes. Congrès scient. d. France Sess. 14. Marseille 1846/47.
- Stauffer, H. Zur Kenntnis des statischen Organs bei *Phylloxera vastatrix* Pl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 82. 1905.
- Das statische Organ bei *Chermes coccineus* Rtz. Allg. Zeitschr. Entom. Bd. 9. 1904.
- Über ein neues Organ bei *Phylloxera vastatrix* Pl. Ebenda. Bd. 8.
- Stefanowska, M. La disposition histologique du pigment dans les yeux des Arthropodes. Recueil Zool. Suisse. 1890.
- Strohm, K. Die zusammengesetzten Augen der Männchen von *Xenos rossii*. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.
- Tiebe. Plateau's Versuche über die Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen. Biol. Centralbl. Bd. 9. 1889.
- Treviranus, G. R. Über das Saugen und das Geruchsorgan der Insekten. Annal. d. Wetterau. Ges. Bd. 3. H. 1. 1812. — Id. H. 2. 1814.
- Troschel, H. Über das Geruchsorgan der Gliedertiere. Verhandl. Naturh. Verein d. preuß. Rheinlandes und Westfalen 27. Bd. Sitzungsber. 1870.
- Trouvelot, L. The use of the antennae in Insects. American. Natural. Vol. 11. 1877. — Naturforscher 10. Jahrg.
- Viallanes, H. Notes sur les terminaisons nerveuses sensibles des Insectes. Bull. Soc. Philomath. Paris. sér. 7. T. 6. 1882.
- Vigier, P. Sur la présence d'un appareil d'accommodation dans les yeux composés des Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris T. 138. 1904.
- Sur la réception de l'excitant lumineux dans les yeux composés des Insectes en particulier chez les Muscides. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145. 1907.
- Sur les terminaisons photoréceptives dans les yeux composés des Muscides. C. R. Acad. Sc. Paris T. 145. 1907.

- Vogel, R. Über die Innervierung und die Sinnesorgane des Schmetterlingsflügels. Zool. Anz. 36. Bd. 1910.
- Wagner, R. Einige Bemerkungen über den Bau der zusammengesetzten Augen. Arch. f. Nat. 1. Jahrg. 1835.
- Wasmann, E. Die Fühler der Insecten. Stimmen aus Maria Laach. Freiburg i. Br. 1891.
- Watase, S. On the morphology of the compound eyes in the Arthropoda. Stud. fr. the biol. labor. of the Johns Hopkins University. — Insect Life 2. — Ann. a. Mag. Nat. Hist. 6. sér. Vol. 6. 1890.
- Weinland, E. Beitrag zur Kenntnis des Baues des Dipterenschwingers. Inaug.-Diss. Berlin. 1890.
- Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 51. 1891.
- Weismann, A. Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16.
- Wesché, U. Some new Sense-organs in Diptera. Journ. Quekett micr. Club (2) Vol. 9. 1904.
- Will, F. Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
- Beitrag zur Kenntnis der einfachen Augen mit facettierter Hornhaut. Leipzig 1848.
- et Forel, A. Sur les sensations des Insectes. Ent. Nachr. 13. Jahrg. 1887.
- Willem, V. Les yeux et les organes post-antennaires des Collembolés. Ann. Soc. Entom. de Belgique. T. 41. 1897.
- Recherches sur les Collembolés et les Thysanoures. Mém. cour. et mém. des sav. étrangers, publ. par l'Acad. Roy. des sciences de Belgique 1900.
- Wolf, O. J. B. Das Riechorgan der Biene usw. Nova Acta. Kais. Leop. Carol. Akad. Naturf. Bd. 38. 1876.
- Xamheu, P. Organes visuels des Coléoptères cavernicoles. Bull. Soc. Entom.-France. 1906.
- Zavřel, J. Die Augen einiger Dipterenlarven und -puppen. Zool. Anz. Bd. 31. 1907.
- Untersuchungen über die Entwicklung der Stirn- (Stemmata) von *Vespa*. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. d. Wiss. 13. Bd. 1902.
- Idem. Ebenda 1903.
- Zimmer, C. Die Facettenaugen der Ephemeriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.

Viertes Kapitel.

Der Darmtraktus und seine Anhänge.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Anatomie des Darms	235
Allgemeines. Der Vorderdarm, seine Abschnitte, Funktion. 1. Die Mundhöhle. 2. Der Pharynx (saugende Insektenlarven, Imagines. <i>Corethra</i> -Larve. Muscidenlarven: Hakenapparat). 3. Ösophagus. 4. Kropf (Form, Funktion). 5. Proventriculus oder „Kaumagen“ (Vorkommen. Allgemeiner Bau. Funktion. Trichoptera, <i>Chrysopa</i> , Dytisciden, Scolytiden, Odonaten, Plecopteren, Blattiden, Mantiden, Locustiden, Grylliden, Termiten, Mallophagen, Vespiden, Raupen, Siphonaptera, <i>Sisyra</i> -Larve). 6. Sphincterabschnitt oder Cardia. Imaginalring. „Rüssel“	237
Der Mitteldarm: Allgemeines. Herbivore, carnivore und coprophage Insekten. Abhängigkeit der Mitteldarmlänge. Gliederung (Pro-, Meso-, Metamesenteron). Anhänge des Mitteldarms (Crypten, Schläuche anderer Art). Funktion (Sekretion, extraintestinale Verdauung, verdauliche Nährstoffe. Natur der Darmsekrete. Resorption). Blinder Mitteldarm. Sekundärer Verlust seiner Funktion	251
Der Enddarm: Gliederung. Pylorus (hinterer Imaginalring. Funktion). Dünndarm (Allgemeines. Relative Länge. Vorkommen. Form. Hinterer Sphincter). Dickdarm. — Rektum. Coecum (Vorkommen. Funktion. Coeca der Dytisciden). — „Schwanzblase“ der <i>Apanteles</i> -Larve. Foramen ani.	261
II. Der gewebliche Aufbau des Darms	265
Vorder- und Enddarm (Intima. Differenzierungen der Intima). Epithel (Drüsenzellen des Ösophagus. Imaginalringe). Epithel des Enddarms (Pylorus. Dünndarm. Rectum. Rectaldrüsen)	266
Mitteldarm (Stäbchensaum; Nährzellen. Homomorphes und dimorphes Epithel. Ablauf der Verdauung. Unterbrechung der Nahrungszufuhr. Verschiedene Formen von Nährzellen. „Trichter“. Peritrophische Membran. Regenerationszellen. Bau und Funktion der Crypten. Regeneration des Epithels: periodische totale; kontinuierliche partielle)	273
III. Die Entopleura	282
Darmmuskulatur. Grenzlamelle (Basalmembran, Tunica propria). Seröse Hülle	282
IV. Anhänge des Darmkanals usw.	284
Speicheldrüsen (Allgemeines. Apiden. Ichneumoniden, Orthopteren, Termiten, Mallophagen, Rhynchoten, <i>Chrysopa</i> , Trichopteren, Lepidopteren, Dipteren. Apterygogenea. Funktion der Speichelorgane	285
Spinndrüsen (Allgemeines. Funktion des Spinnsekretes: Vorkommen von Seidendrüsen. Lepidopterenraupen. Trichopterenlarven. Hymenopterenlarven)	296
Malpighische Schläuche (Vorkommen und Fehlen der V. malp. Anzahl. Einmündung in den Enddarm)	300

Histiologischer Bau der V. malp. (Bewegungsfähigkeit. Inhalt. Exkretorische Zellen. Differenten Abschnitte der V. malp. Verschiedenheit im Bau der V. M. bei demselben Individuum)	301
Funktion der V. malp. (Exkrete. Deren Rolle bei der Herstellung mancher Cocons)	305
Exkretionsorgane des Kopfes bei Thysanuren („Labialnieren“)	305
Spinndrüsen des Enddarms der Neuropterenlarven (<i>Chrysopa</i> -Larve; <i>Sysira</i> -Larve und Larve von <i>Lebia</i>)	306
Analdrüsen (Carabiden. Dytisciden)	307

I. Anatomie des Darms.

Der Darm der Insekten durchsetzt den Körper entweder gerade gestreckt (die meisten Larven und manche Imagines, z. B. Odonata) oder gewunden (viele Imagines und manche Larven z. B. *Ptychoptera contaminata* L., *Dytiscus* u. a.). Er liegt frei in der Leibeshöhle und wird in dieser durch Tracheen, die sich an seiner Wand verzweigen und an seinen beiden Enden vielfach auch durch radiäre Muskeln suspendiert. Sein Hohlraum kommuniziert durch zwei Öffnungen mit der Außenwelt: einer vorderen, am Kopfe gelegenen, dem Mund (*Os*), durch welche direkt (kauende und manche saugende Insekten, z. B. Dipterenlarven) oder erst unter Vermittlung der saugenden Mundgliedmaßen (siehe diese) die Nahrung aufgenommen wird; und einer hinteren, dem After (*Anus*), welcher die nicht verdauten Reste und die Exkrete (vgl. die *Vasa malpighii*) austreten läßt und am hinteren Körperende liegt.

Die Lage des Mundes ist nicht überall dieselbe, weil dieser vom vorderen Kopfrande (orthognathe oder prognathe Insekten) auf dessen Ventralseite und an dieser verschieden weit nach hinten rücken kann (hypognathe Insekten). — Das von einigen älteren Autoren angenommene sekundäre Fehlen der Mundöffnung bei gewissen Insektenlarven mit saugenden Mundteilen (Neuroptera, Dytisciden) ist zuerst von Meinert (1879) und nach ihm von anderen Forschern als irrtümlich nachgewiesen worden. — Nach Graber sollen die Männchen mancher Blattläuse nach der Begattung bei der letzten Häutung ihren Darm verlieren.

Man kann auf Grund ihres histologischen Aufbaus, ihrer verschiedenen Funktion und Entstehung zunächst drei Hauptabschnitte des Darmschlauches unterscheiden. Und wenn auch hinsichtlich der Entstehung noch immer die Kontroverse besteht, ob der Mitteldarm ektodermalen oder anderen Ursprungs sei, so läßt sich dessen ungeachtet die genetische Unterscheidung zwischen Vorder- und Enddarm einerseits und Mitteldarm andererseits deshalb aufrecht erhalten, weil der Bildungsmodus des mittleren Darmabschnittes ein anderer ist als der des End- und Vorderdarms, welche beide als Ektodermeinstülpungen entstehen (vgl. die Embryogenese).

Sehr merkwürdige Verhältnisse weisen die Cocciden, Aphiden, Psylliden und Cicadiden auf (Fig. 153). Das Ende ihres Ösophagus ist mit dem Anfang des Mitteldarms verwachsen, und beide beschreiben eine Schraubenlinie, deren Drehungsrichtung sich in der Mitte umkehrt. Das vordere Ende des Mitteldarms bildet mit dem (mit ihm verwachsenen) hinteren Ende des Ösophagus eine Schlinge, deren hintere Partie in eine Tasche des Enddarms eingesenkt und dort mit ihm verwachsen ist (Mark, Witlaczil).

Der Bau der drei Darmabschnitte wird durch ihre Funktionen, diese letzteren werden z. T. wieder durch die Lage im Körper bestimmt.

Der Vorderdarm (Stomodaeum) ist das Zuleitungsrohr, welches die aufgenommene Nahrung dem verdauenden Abschnitt, dem Mitteldarm (Mesenteron) zuführt und zugleich Nebenfunktionen wie die Aufspeicherung und Erweichung der rohen Nährstoffe übernimmt. Dem Mitteldarm fällt die Aufgabe zu, die Nahrung chemisch zu verarbeiten, ihr eine Beschaffenheit zu geben, in welcher sie von den Darmzellen aufgesogen werden kann, die sie dann weiter an das die Darmwand rings umspülende Blut abgeben. — Der Enddarm endlich, welcher wenigstens in seinem vorderen Abschnitte wahrscheinlich auch noch resorbierend tätig ist, leitet die Reste zum After, wobei der Kot gleichzeitig bis zu einem gewissen Grade ausgetrocknet werden kann (Lepidopteren- u. Tenthrediniden-Larven) und seine häufig charakteristische Form erhält.¹⁾

Wie am Vorderdarm der Kropf als Nahrungsspeicher, so kann am Enddarm als besonderer Kotspeicher ein Blindsack oder -schlauch (Coecum) in Gestalt einer mehr oder minder umfangreichen Ausstülpung der Wand entwickelt sein.

Da im Zusammenhange mit der Ernährungsweise natürlich auch sehr verschiedene Anforderungen an jeden dieser Darmabschnitte gestellt werden, ist deren Gliederung und geweblicher Aufbau ebenso mannigfach verschieden wie ihre relative Länge. Bei den Larven ist der Darmkanal in der Regel einfacher gebaut, als bei den Imagines, und es können ihm spezifisch imaginale Abschnitte ganz fehlen oder doch anders ausgebildet sein. So fehlt beispielsweise den Larven der Dytisciden als saugenden Tieren der „Kau-magen“ der Imagines, welche geformte Nahrung aufnehmen; der Raupenkropf ist anders gestaltet als der des Schmetterlings, während bei manchen saugenden Dipterenlarven ein ähnlicher Kropf (sogen. „Saugmagen“) auftritt wie bei den gleichfalls saugenden Imagines. — Bei der *Corethra*-Larve soll nach Henneguy eine Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm fehlen; doch trifft dies nach Weismann nicht zu, wenngleich



Fig. 153.

Darmkanal von *Psyllopsis fraxinicola* Först. Vergr. 160:1. (Witlaczil 1885.)

oe Oesophagus; md Mitteldarm; Mg Vasa Malpighii; ed Enddarm.

der larvale Vorderdarm recht eigentümlich gestaltet ist (s. später!). Die Speicheldrüsen der Odonaten erscheinen erst einige Zeit, bevor die Larve das Wasser verläßt. Die Malpighischen Gefäße sind kürzer und weniger zahlreich als bei der Imago, wofür die Apiden, Vespiden und Formiciden als Beispiele gelten mögen; bei den Termiten hat dagegen das fertige Insekt deren weniger als die Jugendform.

Der Darm der Larven zeigt manche Eigentümlichkeiten, welche als spezielle und erst mit Rücksicht auf die besonderen Bedürfnisse der Larven erworbene Anpassungen erscheinen. Besonders sei auf die Spinndrüsen und den Abschluß des Mitteldarms vom Enddarm hingewiesen. Bemerkenswert erscheint auch der Umstand, daß in der Regel bei den Larven der Mitteldarm der weit überwiegende Abschnitt

¹⁾ Während der Korrektur erschien eine Arbeit von S. W. Müller (Der Enddarm einiger Insektenlarven als Bewegungsorgan. Festschrift Spengel 1912, 3. Bd.) auf die hier verwiesen sei.

ist, unzweifelhaft im Zusammenhang damit, daß diese in erster Linie fressende (weil wachsende) Tiere sind, welche beträchtliche Nahrungsmassen im Interesse des Wachstums und der Aufspeicherung des Reservefettes zu verarbeiten haben. — Um Wiederholungen zu vermeiden, werden der Darm der Larve und der Imago hier nicht gesondert behandelt werden.

Der Vorderdarm (Praeintestinum, Stomodaeum) entsteht als ektodermale Einstülpung am Kopf (s. Embryologie). Man kann an ihm im allgemeinen folgende Abschnitte unterscheiden, welche indessen nicht überall entwickelt sein müssen und zu welchen noch besonders differenzierte Teile hinzukommen können:

1. Die Mundhöhle.
2. Den Pharynx.
3. Den Ösophagus.
4. Den Kropf (Ingluvies) als einfache Erweiterung oder als Ausstülpung der Wand.
5. Den „Kaumagen“ (Proventriculus).
6. Den Sphincter-Abschnitt (Cardia).

Im allgemeinen wird man eine scharfe Grenze zwischen Mundhöhle und Pharynx kaum immer bestimmen können, und auch vom Ösophagus läßt sich der Pharynx nicht immer deutlich scheiden. Ebenso geht der Ösophagus vielfach unter allmählicher Erweiterung seines Hohlraumes und Umformung seiner Wand in den Kropf über. Der oft fehlende „Kaumagen“ dagegen läßt selten Zweifel über seine Ausdehnung nach vorn und hinten, während sich der Sphincterabschnitt als Vermittler des Zusammenhanges mit dem Mitteldarm häufig nach vorn kaum scharf abgrenzen läßt. Trotzdem ist die angeführte Unterscheidung dieser Abschnitte keineswegs willkürlich, so wenig wie sie rein topographisch oder morphologisch ist; denn jedem dieser Teile fällt eine ganz bestimmte Aufgabe zu, der entsprechend er sich gestaltet hat, daher die Form jedes derselben um so deutlicher seine Leistung erkennen läßt, je schärfer sie sich mit Rücksicht auf diese Leistung ausgeprägt hat.

Im allgemeinen ist noch zu bemerken, daß in der Regel die Längsfaltenbildung des Vorderdarms einen vierteiligen oder viermal x-teiligen Querschnitt bedingt, welcher sehr deutlich namentlich am „Kaumagen“ (Fig. 163) und oft auch am hinteren Ende des Stomodaeums vor dessen Übergang in den Mitteldarm zur Anschauung kommt. In vielen Fällen aber (sowie in bestimmten Teilen des Vorderdarms, z. B. im Kropf) tritt an die Stelle des vierteiligen Querschnittsbildes auch eine andere Form. So ist beispielsweise im Vorderdarm der *Anthrenus*-Larve fast überall eine gewisse Hexametrie nachweisbar (Möbusz 1897), welche auch von Dunnough (1909) am Ösophagus der Larve von *Chrysopa* sowie von Russ (1908) bei der Larve von *Anabolia laevis* Zett. (Trichoptera) beobachtet wurde; das Gleiche gilt auch für die Orthopteren.

Hinsichtlich der Funktion des Vorderdarms sei hier erwähnt, daß Möbusz (1897) und Mingazzini (1889) eine sekretorische Tätigkeit dieses Abschnittes annehmen, welche allgemein wohl nur dem Mitteldarm eigen ist. Im Stomodaeum soll ein alkalischer Speichel abgesondert werden, welcher Stärke in Zucker überführt. Kowalewsky fand nach Fütterung mit Lackmus den Vorderdarminhalt blau, den Mitteldarminhalt dagegen rot gefärbt. — Man darf wohl an einer Sekretion des Vorderdarms überall da mit Recht zweifeln, wo nicht Drüsen in seiner Wand entwickelt sind, wie z. B. bei manchen Coleopteren

(Scolytiden, Lamellicornia). Wo diese und besonders in den Darm mündende Speicheldrüsen fehlen, besteht die Möglichkeit, daß die im Vorderdarm vorgefundenen Sekrete in diesen aus dem Mitteldarm eingetreten sind.

1. Die Mundhöhle.

Die Mundhöhle wird von Henneguy und vielen anderen Autoren zum Pharynx gezogen, welcher meistens freilich nicht scharf gesondert erscheint; in diesen Fällen sind Pharynx und Mundhöhle identisch. Da jedoch, wo die Speicheldrüsen als gesonderte Organe in die Mundhöhle einmünden, wird man diese als besonderen ersten Abschnitt

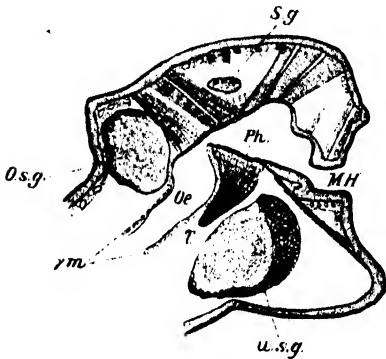


Fig. 154.

Längsschnitt durch den Larvenkopf mit Pharynxmuskulatur von *Chrysopa perla* L. Vergr. 60:1. (Mac Dunnough 1909.)

MH Mundhöhle; Ph Pharynx; Oe Oesophagus; Osg Oesophagusganglion; Usg Unterschlundganglion; Sg Speicheldrüse; T Tentorium.

des Stomodaeums vom Pharynx unterscheiden können, zumal wenn ihre Chitinauskleidung stärker ist und eine andere Struktur aufweist als im Pharynx. Man wird die vordere Grenze der Mundhöhle durch den Mundrand, die hintere ungefähr durch den Ansatz der vorderen Dilatatoren bestimmen können (Fig. 154); in anderen Fällen liegt zwischen Mundhöhle und Pharynx eine Einschnürung (Fig. 155). Beide Abschnitte sind deutlich gesondert z. B. bei der *Corethra*-Larve, den Lepidopterenraupen, den Dytiscidenlarven u. a.

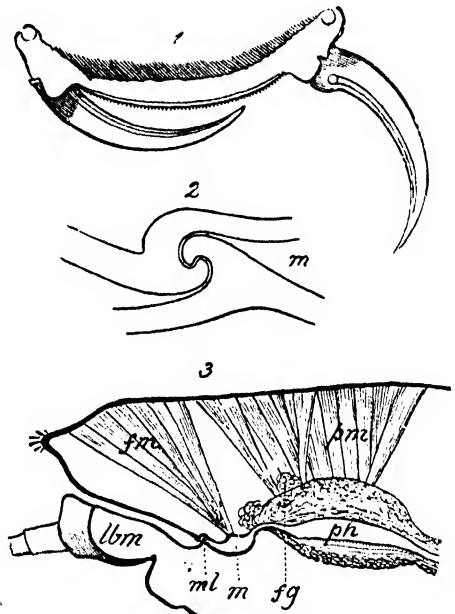


Fig. 155.

Bau des Mundes bei der Larve von *Dytiscus* (nach Burgess aus Henneguy 1904). Vergr.

1 Mandibel. 2 Schnitt durch die Verschlussvorrichtung des Mundes; m Mund. 3 Längsschnitt durch den Mund und Pharynx; l.b.m. Labium; ml Mundverschluss; m Mundhöhle; ph Pharynx; pm, pm muscoli dilatatores.

2. Der Pharynx.

Dieser Abschnitt ist bei den saugenden Insekten mit Rücksicht auf seine besondere Aufgabe, flüssige Nahrung durch das Saugrohr einzupumpen, mit speziellen Mitteln für diesen Zweck ausgestattet (Burgers 1880). Bei den hypognathen Formen steigt er mehr oder minder steil aufwärts, um unter Bildung einer Biegung in den Ösophagus überzugehen.

Eine eingehende Schilderung seines Baus bei *Myrmeleon* und *Chrysopa* haben Meinert und Dunnough gegeben, auf deren Darstellung hier verwiesen sei. Wie bei diesen, ist auch bei der Larve von *Dytiscus* und *Cybister* der Pharynx zu einem Saugapparat umgebildet (Fig. 155), da diese Tiere mit Hilfe ihrer Mandibeln ihre Beute aussaugen. Seine Wirkung als Saugapparat beruht wesentlich auf der kräftigen Ausbildung der Dilatoren, welchen die Ringmuskeln entgegenwirken, der Festigkeit und Elastizität der mehrfach geschichteten Intima und der stellenweise erheblich verdickten Basalmembran sowie der besonderen Bauart dieses Abschnittes (vgl. Fig. 156), dessen Querschnittsbild übrigens in verschiedener Entfernung vom Munde keineswegs das gleiche bleibt. An den einander gegenüberliegenden dorsalen und

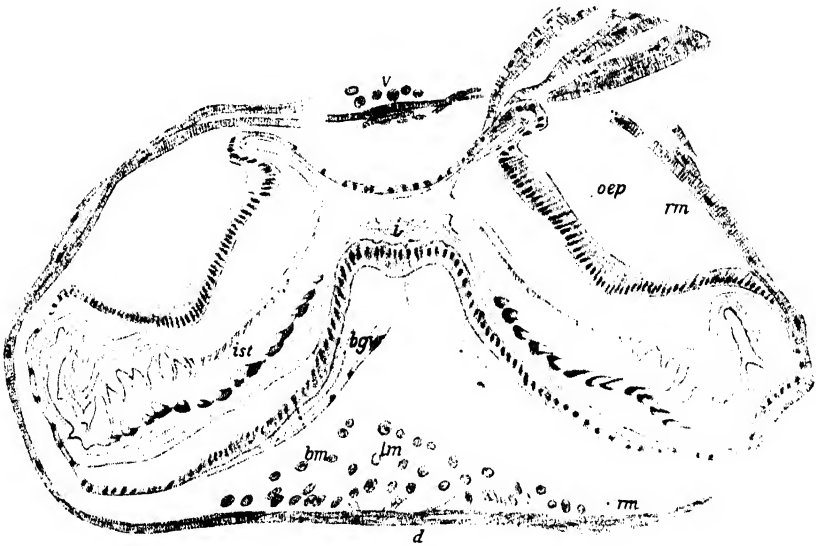


Fig. 156.

Querschnitt durch den Pharynx einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 75:1. (Deegener 1904.)

v Ventralseite; d Dorsalseite; i Intima; ist Intimastacheln; bgw Bindogewebe; oep Pharynxepithel; rm Ringmuskeln; lm Längsmuskeln; bm Basalmembran.

ventralen Wänden trägt die Intima kräftige Chitinzähne. In der Mundhöhle fehlen diese Zähne.

Bei allen saugenden Insekten wird die flüssige Nahrung durch die Tätigkeit der Dilatoren eingepumpt, und die Epithelwand selbst nimmt eine diese Funktion unterstützende Gestalt an. So finden wir beispielsweise bei den Lepidopteren eine Klappe zwischen Pharynx und Mundhöhle und eine zweite zwischen Pharynx und Ösophagus. Diese Klappen regulieren in leicht erkennbarer Weise bei der Dilatation und Kompression des Pharynx durch die Muskulatur seiner Wand den Eintritt der flüssigen Nahrung und deren Abfluß nach hinten. Bei rascher Pumparbeit der Muskeln und entsprechender Schließung und Öffnung der Klappen tritt ein nahezu kontinuierlicher Nahrungsstrom durch den Rüssel in den Vorderdarm ein.

Der Pharynx der *Corethra*-Larve ist ziemlich lang und reicht als muskulöser, anfangs weiter, dann verengter Schlauch bis zum Ende

des zweiten Leibessegmentes (Leydig, Weismann). Er endet mit einer rundlichen Anschwellung, deren Intima mit vorwärts gerichteten, feinen, starren Borsten versehen ist. Die Bedeutung dieses Apparates besteht darin, daß er die unzerkleinert verschluckte Nahrung (kleine Crustaceen und Insektenlarven) mit seinen fischreusenartig gestellten

Borsten zurückhält. Unter der Einwirkung einer hier stattfindenden

Vorverdauung wird das Beutetier farblos und durchsichtig und seiner verdaulichen Bestandteile beraubt, die dann als gelbrote oder braungelbe Flüssigkeit allmählich durch den Ösophagus in den Mitteldarm wandern. Dieser Prozeß der Auflösung ist um so merkwürdiger, als der verdauende Abschnitt nur aus Ringmuskeln und

Intima besteht, während sezernierende Zellen fehlen. Das auflösende Sekret stammt aus den Speicheldrüsen (? D.), welche mit gemeinsamem Ausführgang ganz vorn in die untere Wand des Schlundes

des einmünden (Weismann 1866).

Der Pharynx hat ferner noch die Aufgabe, die unverdaulichen Reste zu

entfernen, und tut dies, indem er sich durch den Mund vollständig ausstülpt und dann in Form eines langen Rüssels erscheint, an dessen Spitze die nach außen gekehrten Borsten liegen (Leydig, Weismann).

Eine besondere Beschaffenheit nimmt der Pharynx der Muscidenlarven an und zwar im engsten Zusammenhange mit dem Fehlen des Kopfes und seiner Anhänge. Der Schlundkopf hat die Form eines zylindrischen nach vorn und hinten etwas zugespitzten Kolbens (Fig. 157), dessen Intima sich zu Stäben und Platten verdickt und den Haken-

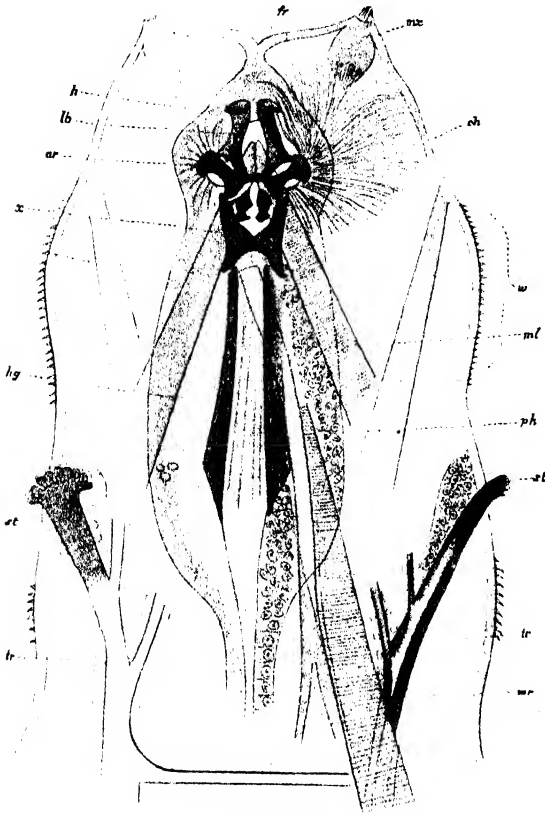


Fig. 157.

Larve von *Calliphora vomitoria* L. nach der ersten Häutung, Ventralansicht der vorderen Segmente. Vergr. ca. 150:1. (Weismann 1864.)

ph Pharynx; mr dessen Retraktoren; lb Unterlippe; ml deren Retraktoren; fr frenalumartige Übergangsstelle des Schlundkopfes in das Epidermis; ng Hakengestell; x das x-förmige Mittelstück; ar Articulationsstück der Haken (h); st die neu entstandenen vorderen Spiracula; tr Tracheenstämmchen; ch fächerförmig vom Mundwinkel ausstrahlende, federartige Leisten der Chitineuticula; w mit Stacheln besetzter vorderer Rand des zweiten Segmentes; mx verkümmerte Maxillartaster.

apparat bildet, an welchem sich folgende Teile unterscheiden lassen: 1. das Gestell; 2. der zahnartige unpaare Haken; 3. die paarigen, seitlich vom Munde gelegenen Haken. Das Gestell besteht aus einem dorsalen, zweizinkig gabelförmigen und einem ventralen Stück in Form zweier senkrecht gestellter, nach hinten zugespitzter Platten, die nicht durch einen Querast verbunden sind, sondern je durch einen platten Fortsatz nach oben in die dorsale Gabel übergehen. Nur die beiden ventralen Chitinplatten vermitteln den Zusammenhang mit dem vorderen Teil des Hakenapparates, indem sie, nach vorn verlängert, ganz allmählich in die normale Intima übergehen. Ein schmaler Chitinstreif setzt sich von ihnen bis in die Schenkel des unpaaren medianen Zahnes fort, welcher Ähnlichkeit mit einer Dolchklinge hat, flach und zweischneidig ist und scharfe Ränder sowie eine scharfe Spitze besitzt. Er kann mit Hilfe des Gestelles weit aus dem Munde herausgeschoben und wieder zurückgezogen werden. Zuerst wird er von der Larve zum Aufritzen der Eihüllen bei dem Ausschlüpfen benutzt, später zum Einbohren in weiche Massen, von welchen sich das Tier ernährt. Der Schlundkopf und sein Gerüst werden durch mächtige Muskeln bewegt. Der unpaare mediane Zahn wird, wie der ganze Hakenapparat, bei der ersten Häutung abgestoßen, aber nicht wieder ersetzt. Die übrigen Teile des Hakenapparates bilden sich in anderer Form wieder (näheres siehe Weismann 1864).

Im engsten Zusammenhange mit seiner abweichenden Verwendung verhält sich der Hakenapparat bei der Larve von *Ephydra riparia* Fall. anders als bei *Musca*. Bei der jüngsten Larve ist wie bei *Musca vomitoria* L. ein mittlerer Zahn vorhanden, der während der weiteren Entwicklung abgestoßen wird, doch so, daß von seinen beiden Schenkeln die größten Teile zurückbleiben und zu starken Leisten werden, welche die neu hinzukommenden paarigen Mundhaken mit den Pharyngealplatten verbinden. Bei *Ephydra* sind die Mundhaken ausschließlich in den Dienst der Nahrungsaufnahme getreten und haben daher eine dorsale Lage bekommen; sie konnten es, weil die Larve in ihren Abdominalfüßen besondere Lokomotionsorgane besitzt. Bei *Musca* dagegen stehen die Mundhaken fast ausschließlich im Dienste der Lokomotion und haben eine mehr ventrale Lage (Trägårdh 1902).

Der Haken- oder Pseudomandibular-Apparat der Larve von *Lucilia regina* Meigen (Fig. 158) besteht aus zwei paarigen und einem unpaaren Stück mit vier hinteren Verlängerungen (zwei dorsalen, zwei ventralen). Die beiden mittleren Stücke sind durch eine Querbrücke verbunden. Die Form dieser Teile ist aus der beigegebenen Figur ersichtlich.

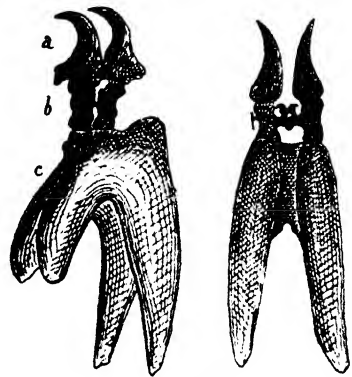


Fig. 158.

Links Profil-, rechts Vorderansicht des Hakenapparates der Larve von *Lucilia regina* Meigen. Vergr. (Guyénot 1907.)

a Haken; b Mittelstück; c hintere Partie.

3. Der Ösophagus.

Seine Länge und Stärke sowie der Bau seiner Wand sind von der Ernährungsweise abhängig. Im allgemeinen ist sein Durchmesser

bei denjenigen Insekten, welche von festen Stoffen leben, größer als bei den saugenden. Der Ösophagus scheint auch da, wo sich der Darm bei beträchtlicher Länge in mehrere Windungen legt, fast immer gerade gestreckt zu sein, ein Verhalten, das sich wohl z. T. aus dem Raum-mangel in derjenigen Leibeshöhlenpartie erklärt, welcher er durchsetzt; denn die thorakale Leibeshöhle, welcher er hauptsächlich angehört, ist bei den Imagines durch die Muskulatur namentlich der Flügel stark eingengt. Dennoch kann bei Larven eine Schlängelung dieses Darm-

abschnittes eintreten, wie z. B. die *Corethra*-Larve lehrt, deren Ösophagus ein mehr oder minder gewunden verlaufendes, dünnes Rohr darstellt und unter schwacher Andeutung eines Proventriculus in den Mitteldarm übergeht (Weismann 1866). Bei manchen Larven (*Anthrenus*, *Lasius flavus* Deg. u. a.) ist der walzenrunde Ösophagus ein einfaches, überall gleichkalibriges Rohr, bei der Raupe von *Malacosoma castrense* L. hat er die Form einer Flasche (Fig. 159). — Man kann den Ösophagus da beginnen lassen, wo die Dilatoren des Pharynx verschwinden.

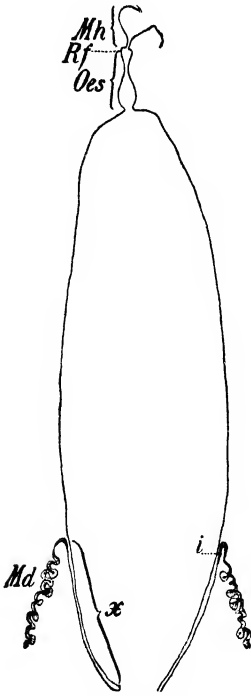


Fig. 159.

Medianer Längsschnitt durch den Vorderdarm einer erwachsenen Raupe von *Malacosoma castrense* L. Vergr. 10:1. (Deegener 1908.)
Mh Mundhöhle und Pharynx;
Rf Ringfalte an der vorderen Grenze des Ösophagus; Oes Ösophagus; Md Mitteldarm; x in den Mitteldarm eingestülpte Kropfpartie; i Imaginalring. — Schema.

4. Der Kropf (Ingluvies, Jabot).

Der Kropf, ein spezialisierter und nicht überall entwickelter Teil des Ösophagus verhält sich ebenfalls verschieden. Er bildet entweder eine einfache allseitige Erweiterung des Ösophagus von wechselnder und oft beträchtlicher Längenausdehnung. Seine Wand wird infolge einer mehr oder minder reichen Faltenbildung in viel höherem Grade dehnungsfähig als die des übrigen Vorderdarms, ein Verhalten, welches bei den kauenden Insekten die Regel bildet, sofern ein als Kropf zu unterscheidender Abschnitt überhaupt ausgebildet ist. Doch kommt diese Kropfform auch bei saugenden Insektenlarven (*Chrysopa*) und Imagines (Hymenoptera) vor. — Im zweiten Falle bildet er eine einseitige Aus-sackung der Ösophaguswand (*Gryllotalpa*, Neuroptera pr. p., Philopteridae [Mallophagen]) und stellt dann bei saugenden Insekten den sogenannten „Saugmagen“ her (Lepidopteren-Imagines exklus. Micropterygiden, viele Tineiden, Hepialiden, Saturniiden, Cossiden, Psychiden; Dipterenlarven und -Imagines). Bei den Zygæ-niden ist der Kropf, der mit breiter Basis dem Vorderdarm aufsitzt, ein doppelter (Petersen).

Die Bezeichnung „Saugmagen“ sollte man als irreführend fallen lassen; denn sie erweckt leicht die falsche Vorstellung, daß diese Darm-aussackung aktiv das Einsaugen der Nährflüssigkeit bewirke, eine Tätigkeit, welche in Wirklichkeit dem Pharynx zufällt. Der Kropf dient tatsächlich nur der vorläufigen Aufspeicherung der Nahrung und zwar in der Regel zum sofortigen Verbrauch; er setzt das Tier instand, mehr Nahrung aufzunehmen, als es zur Erhaltung seiner Lebensfunktionen

für den Augenblick bedarf. Der Wert dieser Einrichtung ist leicht zu erkennen, wenn man berücksichtigt, daß die Hexapoden häufig bei ungünstigem Wetter tagelang keine Gelegenheit zur Aufnahme von Nahrung finden (Lepidopteren, Hymenopteren, Dipteren) und daher die günstige Gelegenheit zu reichlicher Nahrungsaufnahme tunlichst ausbeuten oder als gefräßige Raubtiere mit großem Nahrungsbedürfnis (Carabiden, Dytisciden, Megaloptera u. a.) die sich findende Beute möglichst vollkommen ausnutzen müssen. Der Kropf scheint indessen gewöhnlich nicht als Speicher für ein bestimmtes Nahrungsquantum zu dienen, von welchem für den jeweiligen Bedarf entsprechende Portionen in den Mitteldarm übergeführt werden, während der Rest für künftigen Bedarf aufgespart wird; vielmehr dürfte der ganze Kropfinhalt ohne längere Pause in einem Zuge verdaut werden, indem sofort ebensoviel von ihm in den Mitteldarm nachfließt, wie durch dessen Tätigkeit verarbeitet und an den Enddarm oder an das Blut abgegeben worden ist. In dieser Weise findet wenigstens bei *Dytiscus* (Imago) die Verdauung statt (Deegener 1910). Als Speicher für nahrungsarme Zeiten kommt dann nicht der Kropf, sondern der Fettkörper in Frage.

Vielfach erfahren schon im Kropfe die Nährstoffe eine Erweichung und teilweise Verflüssigung, werden also in ihm einer Vorverdauung unterworfen.

Der einfache Kropf, welcher nichts weiter ist als eine allseitige Erweiterung des hinteren Ösophagusabschnittes findet sich hauptsächlich bei Orthopteren, Dermapteren und Coleopteren. Auch bei den Apiden ist er nach diesem Typus gebaut und insofern für die Angehörigen dieser Familie von Bedeutung, als in ihm der in Honig verwandelte Blütennektar vorläufig aufgespeichert wird. Übrigens wird der aufgesogene Zucker nicht (oder doch nur in geringem Maße) im Kropfe invertiert, sondern das hierbei tätige Ferment erweist sich hauptsächlich im Ösophagus als wirksam und dürfte nicht der Kropfwand, sondern den Speicheldrüsen entstammen. — Dieses auf Rohrzucker wirkende Ferment ist natürlich nicht ausschließlich den Bienen eigen, sondern wurde auch bei anderen Insekten nachgewiesen (*Vespa*, Dipteren, viele Lepidopteren, *Cicada*, Raupe von *Carpocapsa pomonella* L.); es fehlt dagegen der Seidenraupe [*Bombyx mori* L.], der Larve von *Musca carnaria* L. und zeigt eine schwache Wirkung bei *Carabus*, *Dytiscus*, *Melolontha*, *Blaps*, *Hydrophilus*, *Notonecta* (Axenfeld 1908).

Als meist rechtssseitig entwickelter Sack tritt der Kropf bei *Myrmeleon* und *Hemerobius* auf, jedoch ohne schon jene Ausdehnung zu

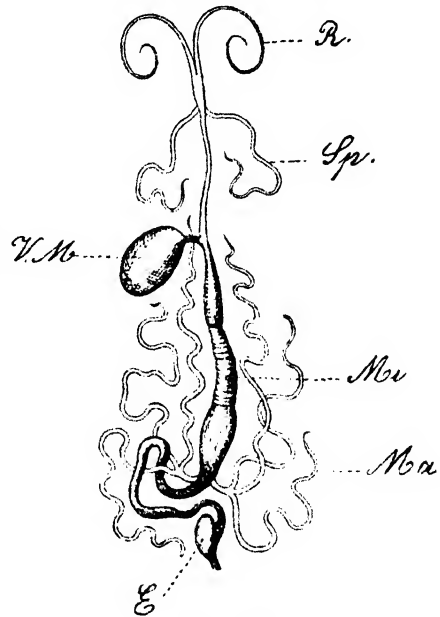


Fig. 160.

Darm von *Pieris brassicae* L., Imago (nach Hayek aus Rebel 1910).

R Rüssel; Sp Speicheldrüse; VM Kropf; Mi Mitteldarm; Ma Vasa malpighii; E Enddarm mit Coecum.

gewinnen, die er bei den meisten Lepidopteren (Fig. 160) und Dipteren erreicht. An dieser Kropfform in ihrer vollendetsten Entwicklung kann man das blinde aufgetriebene Ende als eigentliches Nahrungsreservoir von dem mehr oder minder langen und engen Kanal unterscheiden, welcher als Stiel den Hohlraum des Anhanges mit dem Darm lumen in Verbindung setzt. Man darf wohl vermuten, daß dieser gestielte Kropf stammesgeschichtlich aus einer ähnlichen Bildung hervorgegangen ist, wie sie *Gryllotalpa* und die genannten Neuropteren besitzen, d. h. aus einer einseitigen Aussackung der Ösophaguswand, welche schließlich die Gestalt des gestielten Kropfes annahm.

Bei vielen Lepidopteren, welche im Imaginalzustande keine Nahrung mehr aufnehmen, jedoch auch bei langlebigen Arten, welche häufig saugen, enthält der Kropf oft nur Luft, welche vielleicht in manchen Fällen zur Herstellung eines aerostatischen Apparates aufgenommen wird (Adelidae, Zygaenidae). — Zuweilen fehlt der Kropf da ganz, wo die Mundwerkzeuge verkümmert sind (Saturniiden, Cossiden, Psychiden) und auch bei manchen Asiliden und Oestriden soll er nicht entwickelt sein (Brauer).

Einige Autoren sind dafür eingetreten, daß schon im Kropfe eine teilweise Resorption stattfindet, wogegen die wohl zweifellos oft für Flüssigkeiten durchlässige, dünne Intima nicht sprechen würde. In man-

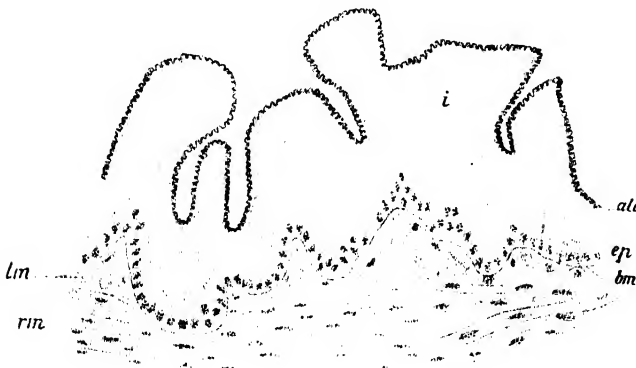


Fig. 161.

Teil eines Querschnitts durch den Kropf von *Cybister*, Imago.
Vergr. 125:1. (Deegener 1904.)

i Intima; ali innerste Intimalamelle; ep Kropfepithel; bm Basalmembran;
rin Ring-, lm Längsmuskeln.

chen Fällen aber erreicht die Kropfintima eine so beträchtliche Stärke (Fig. 161), daß man kaum noch an ihre Durchlässigkeit für flüssige Nährstoffe zu glauben geneigt ist; doch würde auch hier das Experiment das letzte Wort zu sprechen haben. Nach Petrunkevitch (1889) wäre sogar im Kropfe die Nahrungsaufnahme am intensivsten; nach Verfütterung von Fett treten in seinen Cuticularzellen zahlreiche Fetttropfen auf, und Karminfütterung scheint die Resorptionsfähigkeit dieses Abschnittes zu beweisen. Ob er bei allen Insekten diese Fähigkeit besitzt, würden künftige Untersuchungen zu lehren haben, die auch Petrunkevitch's Angaben nachzuprüfen hätten.

5. Der „Kauagen“ (Proventriculus).

Daß dieser Darmabschnitt, der vorwiegend bei den Insekten, welche harte Stoffe (Grylliden, Scolytiden) oder andere Tiere verzehren (Odonata, Mantidae, Locustidae, Carabidae, Dytiscidae, Formicidae, Panorpaten) entwickelt ist, seinen deutschen Namen mit Recht führe, ist schon von Goldfuß (1848) für die Orthopteren, von Emery für

die Ameisen sowie von Plateau u. a. bezweifelt worden. Auf Grund der Kenntnis des feineren Baues dieses Proventriculus (s. S. 246) wird man in vielen Fällen zunächst geneigt sein, ihn für einen Zerkleinerungsapparat zu halten; dafür spricht seine mächtige Muskulatur, seine feste Chitinauskleidung und die Form seiner gegeneinander wirkenden Falten (Fig. 168). Plateau fand indessen, daß eine Zerkleinerung der Nahrung im „Kau-magen“ nicht stattfindet, daß also dieser Abschnitt nichts anderes sei als ein hoch entwickelter, kompliziert gestalteter Sphinkter, welcher die Aufgabe habe, die Nahrung längere Zeit im Kropfe zurückzuhalten, damit sie von verdauenden

Flüssigkeiten vollkommener durchtränkt werde. Nach Plateau würde also der Proventriculus wesentlich nur den Übertritt der Nahrung in den Mitteldarm regulieren. — Sedlacek (1902) tritt dafür ein, daß der „Kau-magen“ (der Scolytiden) weder ein Kau- noch ein Siebeapparat sei, sondern daß er das Schlingen fördere und diese Aufgabe ihm da zufalle, wo, wie bei den Imagines im Gegensatz zu den kaumageulosen Larven, keine kontinuierliche Nahrungszufuhr stattfindet, die Nahrung also auch nicht durch stets neu zugeführte Massen nach hinten geschoben wird. Diese Weiterbeförderung des Darminhaltes bei diskontinuierlicher, auf längere Zeit unterbrochener Nahrungszufuhr falle dem Proventriculus zu.

Bei der großen Verschiedenheit der Ausrüstung des „Kau-magens“ erscheint die Annahme übrigens kaum berechtigt, daß seine Aufgabe in allen Fällen dieselbe sein müsse.¹⁾

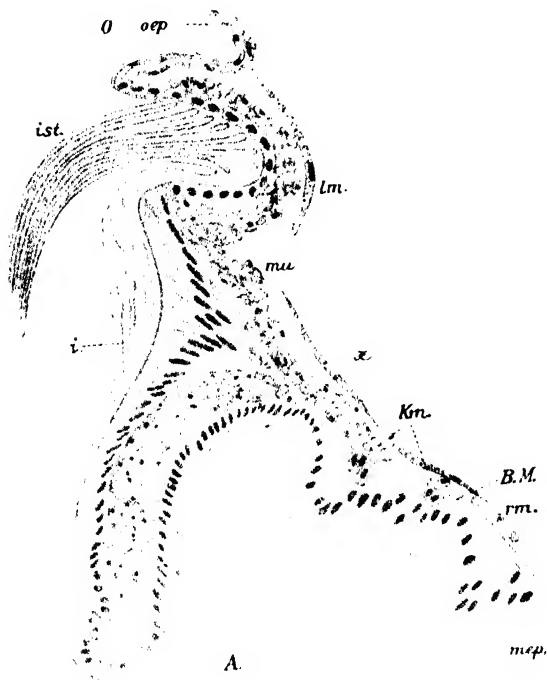


Fig. 162.

Längsschnitt durch die Cardia einer 10 Tage alten Puppe von *Anabolia*; die Puppenintima ist nicht gezeichnet. Vergr. 240:1. (Russ 1907.)

O oral; A anal; Oep Oesophagusepithel; ist Intimastacheln; lm Längsmuskeln; mu Muskulatur; i imaginale Intima; Kn Regenerationszellnester; B.M Basalmembran; rm Ringmuskeln; mep Mitteldarmepithel; x Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm.

¹⁾ Neuerdings kommt Ramme (Manuskript 1910) zu folgender Beurteilung des „Kau-magens“: Der Proventriculus ist in keinem Falle harte Nahrungsbestandteile zu zerkleinern imstande, wie Chitin, Mineralpartikel usw.; er trituriert nicht einmal Muskelfasern und hat überhaupt nicht die Aufgabe, eine nachträgliche Zerkleinerung zu bewirken. Die Bezeichnung „Kau-magen“ ist also unzutreffend. Bei allen von Ramme untersuchten Insekten findet ein Übertritt von Mitteldarm-

Ein dem Proventriculus vielleicht entsprechender Abschnitt findet sich auch bei manchen Larven; so fand Russ (bei Trichopteren) die Intima der hinteren Gegend des Vorderdarms mit Gruppen von spitzen, rückwärts gewendeten Zähnen besetzt; auf diesen Abschnitt folgt dann erst der Sphinkter (Cardia) mit zähnenfreier Intima. Bei der Imago nimmt dieser und der folgende Abschnitt die in Fig. 162 dargestellte Form an. Hinsichtlich der Einzelheiten muß auf die Arbeit von Russ (1907) verwiesen werden (s. auch Miall und Denny 1886).

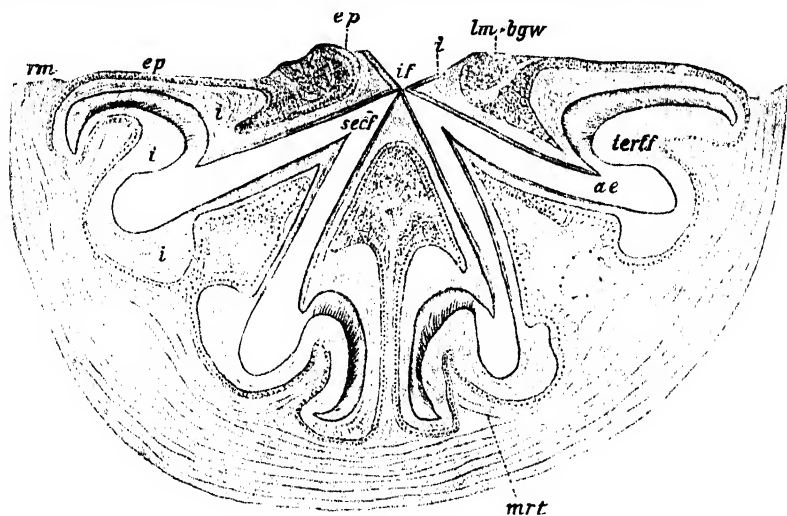


Fig. 163.

Querschnitt durch den Proventriculus von *Cybister*. Vergr. 38:1.
(Deegener 1904.)

rm Ringmuskeln; *mrt* spezielle Muskeln für die Tertiärfalten; *i* Chitintintima; *ep* Epithol; *if* innere Falten (Hauptleisten); *sect* Secundärfalte; *tert* Tertiärfalte; *ae* Darmlumen; *lm, bgw* Längsmuskeln und Bindegewebe.

Wir wollen im Folgenden einige Kaumagenformen kurz besprechen. Bei der *Chryso'pa*-Imago besitzt der Proventriculus die gewöhnliche starke Ringmuskulatur und bildet acht Längsfalten. Er besteht aus zwei Abschnitten; der vordere (Cuénot's „filtre oesophagienne“) hat zwischen den acht Hauptfalten ebensoviele Nebenfalten; erstere sind mit starken Chitinborsten ausgestattet und zwischen ihren Wänden von Längsmuskeln durchzogen, welche den letzteren fehlen. Die Intima ist stark und von dunkelbrauner Farbe. Dem hinteren Abschnitt fehlen die Intimaborsten und Nebenfalten; seine Epithelschicht ist höher als die des vorderen Teiles (McDunnough 1909).

sekreten oder Sekreten der Coeca in den Proventriculus und den Kropf statt. Der Proventriculus von *Macrodytes* (*Dytiscus*) hält alle unverdaulichen Bestandteile (Chitin usw.) zurück, und der Käfer gibt diese nach Auflösung der übrigen Nahrung mittels der in den Kropf gelangten Mitteldarmsekrete durch Erbrechen von sich. Bei *Carabus*, der nur schon vor der Aufnahme verflüssigte Nahrung genießt, spielt der Proventriculus, wie schon sein Bau vermuten läßt, eine ganz untergeordnete Rolle. Im Gegensatz zu *Macrodytes* passieren bei den von Rammé untersuchten Orthopteren alle Nahrungsbestandteile den ganzen Darm, und der Proventriculus vermittelt nur einerseits den Übertritt der Mitteldarmsekrete in den Kropf und bewirkt andererseits eine gründliche Vermischung des Nahrungsbreies mit den Sekreten und ihre allmähliche Überführung in den Mitteldarm (*Mantis*, Blattiden, Locustiden, Grylliden). — Näheres siehe Rammé (Vorl. Mitt. i. Zool. Anz. Bd. XXXVIII, No. 13, 1911).

Besonders zierlich und kompliziert ist der Proventriculus bei den Dytisciden (Fig. 163) entwickelt, deren Larven er vollständig fehlt, um erst während der Puppenperiode zur Entfaltung zu kommen. Hinsichtlich seiner Entwicklung und seines feineren Baus sei auf meine Mitteilung (1904) verwiesen.¹⁾ Der in Fig. 163 wiedergegebene Querschnitt trifft den „Kauagen“ ungefähr in seiner Mitte und zeigt dessen ausgesprochen vierteiligen Bau. Wir unterscheiden 1. vier Hauptleisten, welche bis zur Achse des Darms reichen und im Querschnitt die Form von Pfeilspitzen haben; ihr Chitin ist glatt und hart und an den gegeneinander gewendeten Kanten messerscharf und von brauner Eigenfarbe. — 2. Vier sekundäre Leisten, welche zwischen den Hauptleisten liegen und etwas niedriger sind als jene. — 3. Tertiäre Leisten, zwischen den Haupt- und sekundären Leisten gelegen; sie sind zu 2 mal 4 entwickelt, und ihre dicke Intima ist an der Seite, welche sich der gleichfalls mit Börstchen besetzten Wand der Hauptleisten zuwendet, mit langen Chitinborsten ausgestattet. — Wenn man sich die Wirkung der außerordentlich mächtigen Ringmuskeln vergegenwärtigt, wird man zunächst ebensowohl einen wirksamen Zerkleinerungsapparat wie eine sehr sicher wirkende Verschlussvorrichtung in diesem Kauagen zu erblicken geneigt sein. — Bei den Carabiden findet sich ein ganz ähnlicher Proventriculus wie bei den ihnen verwandten Dytisciden (Fig. 164).

Bei den Scolytiden scheint das braune Chitingerüst des Kauagens durch dessen kräftige Muskulatur hindurch. Er liegt in der Prothorakalregion und hat entweder überall gleichmäßige Breite oder ist (manche Hylesinen) im hinteren Teile stärker oder (manche Tomicinen) nach hinten verjüngt. Der Bau des Chitingerüsts ist bei den einzelnen Gattungen und Arten verschieden. Bei den Hylesinen ist der Proventriculus an seiner ganzen Innenfläche durch parallele Chitinleisten und Reihen dicht gestellter Zähnchen fein gestreift, während bei Scolytinen und Tomicinen der obere Teil ungestreift ist, da er aus Platten besteht, welche entweder mit kleinen Zähnchen spärlicher besetzt sind (Scolytinen) oder nur wenige Hervorragungen gegen das innere des Darms (Tomicinen) besitzen (Sedlaczek 1902).²⁾

Bei den Odonaten (Imagines) sind die Zähnchen der Intima je nach der Art in 4, 8, oder 16 Feldern angeordnet. Auch die Larven

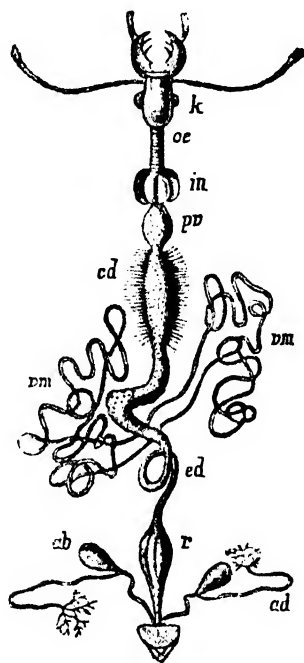


Fig. 164.

Darmtractus von *Carabus auratus* L. (nach Dufour aus Henneguy 1904).

k Kopf und dessen Extremitäten; oe Oesophagus; pr Proventriculus; cd Mitteldarm; vm Vasa malpighii; ed Dünndarm; r Rectum, ad Analdrüsen mit ab Reservoir. — Vergl.

¹⁾ Sowie auf die inzwischen erschienene Arbeit von Rungius (Zeitschr. f. wiss. Zool. 1911, Bd. 98).

²⁾ Vergl. auch die während der Drucklegung publizierte Abhandlung von Nüsslin (Phylogenie und System der Borkenkäfer. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie 1911, Bd. 7).

besitzen schon den „Kauagen“, dessen Innenwand mit scharfen chitinösen Kanten oder (*Calopteryx*) mit chitinösen Fasern ausgestattet ist.

Die Plecopterenlarven besitzen einen mit einem Ringe vorspringender Zähne besetzten Proventrikel, welcher bei der Häutung zur Imago verloren geht. Am Grunde dieses Abschnittes befinden sich je nach der Art sechs bis acht Blindsäcke.

Der „Kauagen“ der Blattiden ist sechsteilig gebaut und trägt an seiner Intima sechs ringförmig angeordnete, kräftige Zähne, zwischen welchen sich 12 flache Leisten befinden. Auch bei den Mantiden¹⁾ ist er hexagonal und von recht kompliziertem Bau. Den Phasmiden fehlt dieser Darmabschnitt ebenso wie den Acridia, ist indessen bei den Locustiden gut entwickelt und mit sechs aus drei Reihen von Zähnen zusammengesetzten Chitinstreifen ausgerüstet, zwischen welchen stets sekundäre Leisten verlaufen. Zwischen den Zähnen stehen zahlreiche

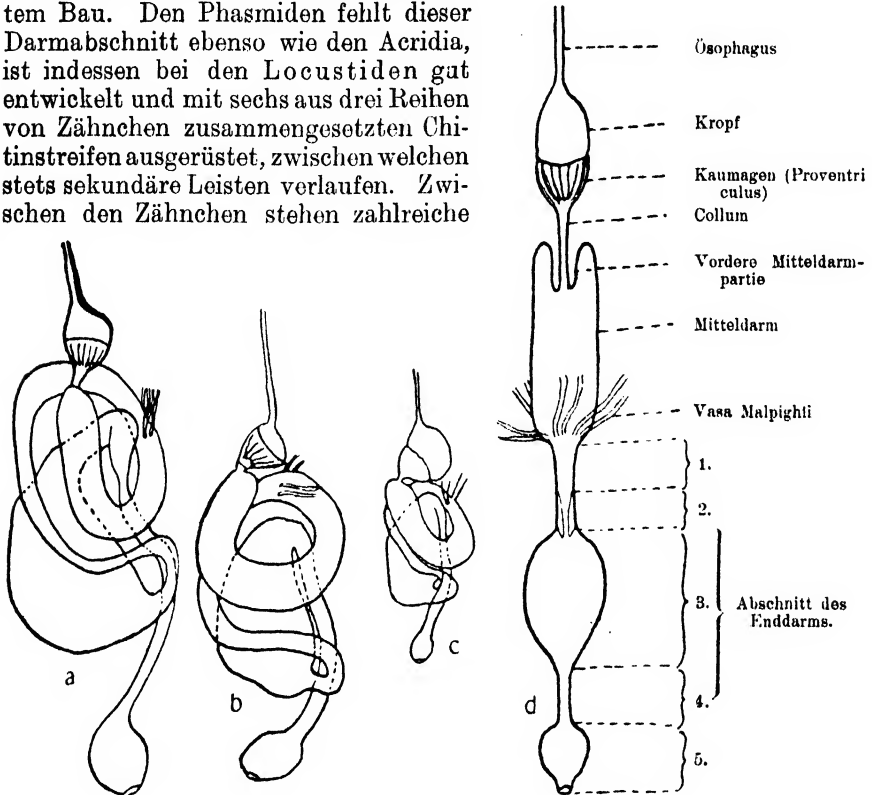


Fig. 165.

a Darmtractus einer Imago von *Eutermes chaquimayensis* Holmgr.; b eines Arbeiters; c eines Soldaten derselben Art; d Schema des Termitendarms. (N. Holmgren 1909.)

steife Borsten. — Recht kompliziert und gleichfalls sechsteilig stellt sich der Kauagen bei den Grylliden dar.

Der Proventriculus der Termiten, der sich breit an den Kropf anschließt (Fig. 165) enthält höhere, stärker chitinisierte Leisten, welche mit schwächeren abwechseln (Holmgren). Bei den Mallophagen (*Menopon*, *Trinotum*, *Tetrophthalmus*) fand Grosse (1885) am Ende des Kropfes in kreisförmiger Anordnung eine Gruppe von langen, platten, dicht gestellten, retroversen Zähnen. Durch diese wird bei gleichzeitiger

¹⁾ Vgl. Ramme, dessen Abhandlung voraussichtlich 1912 als Dissertation erscheint.

Muskelkontraktion der Eingang in den Mitteldarm gesperrt und so ein Entweichen der gefressenen Federteilchen aus dem Kropfe in den Mitteldarm verhindert, bevor sie gehörig erweicht sind (Grosse).

Bei den Vespiden bilden die dicken muskulösen Wände nach innen vier Längswülste (Fig. 166), welche vorn eine kreuzförmige Mündung in den Kropf begrenzen. Die chitinösen Borsten stehen an den Rändern hexagonaler Krypten von geringer Tiefe (Bordas 1905).

Interessant ist die Tatsache, daß auch manche Lepidopterenraupen einen Proventriculus besitzen. Bei der Larve von *Galleria mellonella* L. ist er mit großen Chitinzähnen ausgestattet. Metalnikoff (1908) hält ihn für einen Triturationsapparat.

Auch bei saugenden Insekten kann ein Proventriculus entwickelt sein, wie die Siphonapteren lehren. Bei *Pulex canis* Curt. fand nach anderen Forschern Lass (1905) diesen auch äußerlich deutlich erkennbaren Abschnitt (Fig. 167) mit langen, in das Lumen hineinragenden, schwach gebogenen und nach hinten gerichteten, im Querschnitt sechskantigen Zähnen und mit kräftiger Muskulatur ausgestattet. Er mündet trichterförmig in den Mitteldarm. Ferner besitzt die saugende *Sisyrha*-Larve einen Proventriculus von allerdings nur schwacher, aber doch vollkommen deutlicher Ausbildung (Lampe 1910, Manuskript).

Um einen Triturationsapparat kann es sich hier natürlich nicht handeln.

6. Der Sphinkterabschnitt (Cardia).

Als solcher wäre in manchen Fällen der „Kaumagen“ seiner Funktion nach zu bezeichnen; aber auch da, wo der Proventriculus deutlich entwickelt ist, geht seine hintere Grenze nicht unmittelbar in den Mitteldarm über, sondern zwischen beide schiebt sich noch ein kurzer Vorderdarmabschnitt ein, welcher mehrere (meistens wohl vier) Längsfalten bildet, und dessen Ringmuskulatur einen festen Verschuß seines engen Lumens ermöglicht, indem sie die freien Faltenkanten gegeneinander preßt. Wo dieser Abschnitt auf den Proventriculus folgt, ist er als Verschußapparat (Sphinkterabschnitt, Cardia) von diesem zu sondern. Dieses Ende des Vorderdarms entspricht derjenigen Stelle, an welcher bei den Larven die „imaginalen“ Zellen liegen (Imaginalring der Autoren), d. h. jene embryonalen Zellen, welche bei jeder Häutung in Tätigkeit treten, sich teilen und so das Wachstum des Vorderdarms wenigstens zum großen Teil (jedoch in manchen Fällen nicht ausschließlich) bewirken (z. B. Lepidopterenlarven, Larve von *Lasius flavus* Deg., *Cybister* u. v. a.). Bei den Termiten kann dieser Ab-

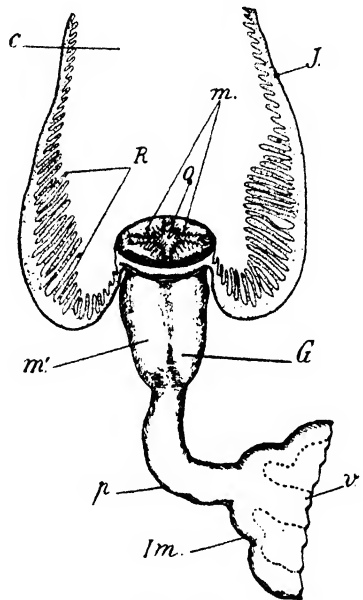


Fig. 166.

Kropf und Proventriculus von *Vespa crabro* L.; vergr. (Bordas-Schroeder 1905.)

Kropf längs durchschnitten (J); R Innenfalten der Kropfwand; C Lumen des Kropfes; G Proventriculus; m, m' Chitinleisten, m deren äußere Partie (Basis); p Pedunculus; Im Mitteldarm; v Lumen. (Halbschematisch.)

schnitt eine ziemlich beträchtliche Länge erreichen (Holmgren's „Collum“) und ist im Querschnitt dreiteilig.

Oft hängt, wo der Proventriculus fehlt, der Endabschnitt des Stomodaeums mehr oder minder tief in den Mitteldarm hinein, indem er eine starke einfache Ringfalte bildet (Anton Schneider's „Rüssel“), ein Verhalten, welches bei zahlreichen Hexapoden von vielen Autoren beobachtet worden ist. In diesem Falle reguliert das hintere Vorderdarmende nicht mehr den Übertritt der Nahrung in den Mitteldarm und kann um so weniger als Sphinkter bezeichnet werden, als seine Muskulatur nicht stärker, ja häufig schwächer entwickelt ist als die des übrigen Vorderdarms.

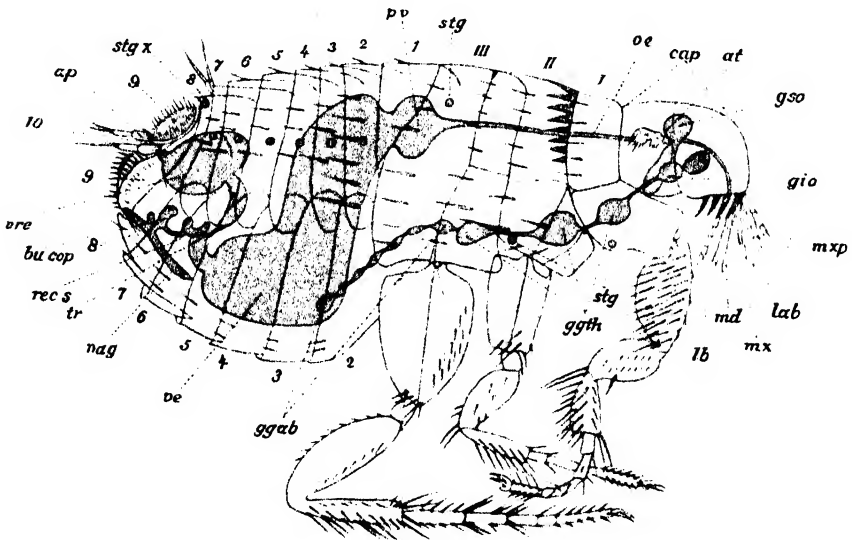


Fig. 167.

Pulex canis Dugès. ♀. Vergr. (Lass 1905.)

gio Unterschlundganglion; gso Gehirn; at Antenne; cap Kopf; oe Oesophagus; stg Spiraculum; pv Proventriculus; ap Appendices abdominales; vre Rectalblase; bu cop Bursa copulatrix; rec s Receptaculum seminis; tr Dünndarm; vag Vagina; ve Mitteldarm; ggab abdominales Ganglion; ggth Thoracalganglion; lb Labium; md Mandibel; mx Maxille; lab Labrum; mxp Palpus maxillaris. — I–III die Thoraxsegmente; 1–10 Abdominalsegmente.

Bei der Larve von *Anabolia* hat nach Russ (1908) der Verschlußapparat die Form einer gelappten doppelten Ringfalte, welche zipfelförmig in den Mitteldarm hineinragt und mit kräftiger Muskulatur ausgestattet ist.

Es wurde schon eingangs erwähnt, daß nicht alle von uns angeführten Teile am Vorderdarm jedes Insekts konstatiert werden können, wie einige Beispiele zeigen mögen. Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist das Vorderdarmrohr kurz, zylindrisch, schwach und dünn und in seiner ganzen Ausdehnung von gleichem Kaliber (Fig. 168). Der Pharynx unterscheidet sich vom Ösophagus durch seinen x-förmigen Querschnitt und den Besitz radiärer Muskeln, die sich einerseits an seine Intima, andererseits an das Chitin der Haut ansetzen. Wo die lange, in den Mitteldarm hineinhängende Ringfalte in das Epithel des Mitteldarms übergeht, liegt der Imaginalring (Karawaiew 1898). — Ebenso einfach stellt sich das Stomodaeum bei der *Anthrenus*-Larve, der *Dermestes*- und *Attagenus*-Larve dar (Möbusz 1897). Kaum komplizierter gestaltet

sich der Vorderdarm der Lepidopterenlarven (Fig. 159), an welchem nur folgende Abschnitte entwickelt sind: die vorn erweiterte, hinten stark trichterstielförmig verengte Mundhöhle geht ohne Vermittlung eines scharf gesonderten Pharynx in den kurzen flaschenförmigen Ösophagus über, welcher an seiner mit kurzen retroversen Stacheln besetzten Intima leicht zu erkennen ist. An ihn schließt sich der sehr expansionsfähige Kropf an, welcher weitaus den größten Teil des Vorderdarms ausmacht und durch eine Ringfalte in den Mitteldarm übergeht, an deren äußerer Faltenwand der Imaginalring liegt.

Anmerkung: Ein eigenartiges Verhalten des Stomodaeums beschreibt Karawaiew (1898) für die Larve von *Lasius flavus* Deg.: „Der Vorderdarm tritt in sehr innige Beziehungen zum Herzen, indem er durch dessen Lumen eine Strecke weit hindurchgeht. Obschon der Vorderdarm weiterhin ganz unabhängig und in ziemlicher Entfernung vom Herzen verläuft, bleibt er mit demselben mittels protoplasmatischer Fäden und sogar hier und da zerstreuter Zellen, deren feine Ausläufer mit einander netzförmig verbunden sind, in Zusammenhang. So entsteht zwischen dem Vorderdarm und dem Herzen eine unvollständige spinnwebartige Lamelle. Es ist merkwürdig, daß ihr auf der Bauchseite spärlich zerstreute kleine lamellenförmige Ausläufer des Hypoderms entsprechen, die auch in der Medianebene entwickelt sind.“ — Das Verhalten des Darms zum Herzlumen ist wohl einer eingehenden Untersuchung bedürftig.

Der Mitteldarm

(Chylusdarm, Magen, Mesenteron).

Die Länge, Weite und Ausbildung des Mitteldarms zeigt eine wohl erkennbare Abhängigkeit von der Beschaffenheit der Nahrung, die ihm zur Verarbeitung zugeführt wird. Im allgemeinen gilt hier dieselbe Regel wie überhaupt im Tierreich, daß die Fleischfresser einen kürzeren Darm besitzen als die Pflanzenfresser; und wenn schon die vegetabilische Nahrung höhere Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Mitteldarms stellt, so begreift man leicht, daß die Coprophagen einen ganz besonders wohl entwickelten Verdauungskanal besitzen müssen, um aus ihrer Nahrung, welche schon einmal den Darmtraktus eines anderen Tieres passiert hat, die für jenes nicht mehr verwertbar gewordenen Nährstoffe entnehmen zu können. Bei den coprophagen Lamellicornia ist der ganze Darm bis über zehnmal so lang wie der Körper.

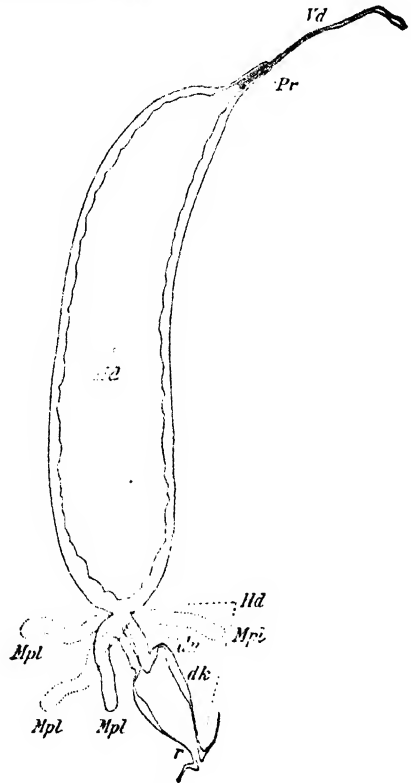


Fig. 168.

Darmkanal der jungen *Lasius*-Larve; schematisch. (Karawaiew 1898.)

VD Vorderdarm; Pr eingestülpte Ringfalte des Vorderdarmes; Md Mitteldarm; dn Dünndarm; dk Dickdarm; r Rectum; Hd Enddarm; Mpl Vasa malpighii.

Die phytophagen Lamellicornia, Hydrophiliden¹⁾ und Meloiden sind Beispiele für Pflanzenfresser, deren Mitteldarm fast die ganze abdominale Leibeshöhle ausfüllt und sich, um genügenden Raum in ihr zu finden, in zahlreiche Windungen legt. Bei den Scolytiden (Holz- und Rindenfressern) beträgt die Darmlänge $2\frac{1}{4}$ der Körperlänge (Sedlacek). Die Raubkäfer dagegen (Carabiden, Dytisciden) besitzen einen zwar oft ziemlich weiten, aber doch nur verhältnismäßig sehr kurzen Mitteldarm. Auch der leicht verdauliche vorwiegend aus Zucker und Wasser bestehende Nektar stellt nur geringe Anforderungen an den Mitteldarm, daher dieser bei den Lepidopteren nur schwach entwickelt ist, bei ihren Raupen dagegen bei beträchtlicher Länge eine sehr erhebliche Weite besitzt. Die schwache Entwicklung des Mitteldarms fällt auch bei den blütenbesuchenden Cerambyciden auf.

Immerhin gilt jedoch die Regel, daß die Darmlänge von der Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung abhängt, nicht ausnahmslos. So sind beispielsweise die pflanzenfressenden Lepidopteren- und Tenthredinidenlarven sowie die Acridiidae nur mit einem kurzen geraden Darm ausgestattet, dessen Leistungsfähigkeit jedoch durch seine beträchtliche Weite erhöht wird, während andererseits manche vorwiegend fleischfressende Locustiden einen langen aufgewundenen Verdauungskanal besitzen. Nach Werner wäre übrigens gerade bei den Orthopteren die Darmlänge weniger von der Ernährungsweise als von der Körperform abhängig: bei gestreckter Körperform ist der Darm wenig gewunden (Mantiden, Acridiidae), bei Verkürzung der Längsachse im Verhältnis zur Querachse des Körpers windet sich der Darm stärker und wird relativ länger (Locustiden, Grylliden, Blattiden).

Unzweifelhaft wirken bestimmend auf die gesamte Gestaltung des Darmkanals zugleich mehrere Faktoren; „unter allen Umständen aber muß sich die Kapazität des Darmrohres der Menge der aufgenommenen Nahrung, die wieder von der Ausnützbarkoit wesentlich bedingt wird, anpassen zeigen“ (W. Biedermann 1910). Daher finden wir nicht selten, daß die wachsende und daher stark fressende Larve einen weit mächtiger entwickelten Darm aufweist, als die der Nahrung in viel geringerem Maße bedürftige, weil nicht mehr wachsende Imago (Musciden, Lepidopteren).

Bei den Carabiden und Dytisciden begegnen wir einer auch bei einer größeren Anzahl anderer Hexapoden beobachteten Gliederung des Mitteldarms in zwei Abschnitte, welche indessen kontinuierlich in einander übergehen und durch keinen Sphincter gegeneinander abgeschlossen sind. Der vordere, etwas gebogene (*Dytiscus*, *Cybister*) und stark erweiterte Abschnitt ist außerordentlich dicht mit verhältnismäßig langen Blindschläuchen seiner Epithelwand ausgestattet, der sehr verschmälerte, enge, hintere Teil hat zwar wesentlich denselben geweblichen Aufbau, doch ist er viel spärlicher mit Blindschläuchen (Krypten) ausgestattet.

Bei den Scolytiden umfaßt der vordere Teil des Mitteldarms („Magen“) ein Viertel der Gesamtlänge, verläuft gerade, entbehrt der Anhänge, und sein Kaliber übertrifft das des zweiten Abschnittes ungefähr um das Dreifache; er liegt im Mesothorax. Der hintere engere Darmteil setzt sich nicht scharf, sondern in allmählichem Übergang

¹⁾ Dies gilt nur für den phytophagen Käfer; die Larve ist carnivor und ihr Darm kurz und gerade.

von dem vorderen ab, liegt im Metathorax und erfährt an seiner Übertrittsstelle ins Abdomen eine schwache Einschnürung, hinter welcher die Mitteldarmschlinge beginnt. Diese trägt Blindschläuche, bei den Tomiciden außer diesen noch nahezu kuglige Ausstülpungen (Fig. 169) und bildet etwa die Hälfte des ganzen Mitteldarms. Die Anzahl der Blindschläuche steht zur Körpergröße in bestimmter Beziehung, nicht aber zu der systematischen Stellung der einzelnen Arten. Sie sind weder anatomisch noch funktionell von der Darmwand wesentlich verschieden. — Hinsichtlich der Unterschiede im Bau des Darms der Hylesinen, Scolytinen und Tomiciden muß auf die Arbeit von Sedlacek (1902) verwiesen werden. Bemerkenswert ist noch, daß im vorderen Mitteldarmabschnitte die Krypten nur wenig tiefer liegen und nach dem Lumen hin unbedeckt sind, während im hinteren Abschnitte diese Anhänge nach außen gerückt und nach innen von den Epithelzellen überdeckt sind.

Ferner besteht unter den Coleopteren bei den Silphiden eine Sonderung in einen vorderen und hinteren Mitteldarmabschnitt: der weite vordere ist mit kurzen abgerundeten Höckern ausgestattet, der engere hintere trägt tubulöse Papillen, deren Länge fast dem Darmdurchmesser gleichkommt.

Auch der Mitteldarm der Larve von *Ptychopora contaminata* L. läßt zwei verschiedene Abschnitte erkennen (Fig. 170). Den vorderen bezeichnet van Gehuchten als Proventriculus (ein Name, der für den Kaumagen vergeben ist und deshalb hier vermieden werden sollte; man könnte diesen Abschnitt, wenn er in der Tat genetisch dem Mitteldarm angehört, als Promesenteron benennen); in ihn stülpt sich das Vorderdarmende ein. Vom Promesenteron (van Gehuchten's Proventriculus) durch eine Ringfalte getrennt folgt der zweite Abschnitt („ventricule chylifique“ v. Gehuchten), den ich Metamesenteron zu nennen vorschlagen möchte; er enthält sezernierende und resorbierende Zellen, letztere in einer mittleren Epithelpartie, welche zwischen einer vorderen und einer hinteren sezernierenden Epithelschicht liegen, und ist von einem Kranze von acht kleinen Drüsen umgeben (Fig. 170, S. 256).

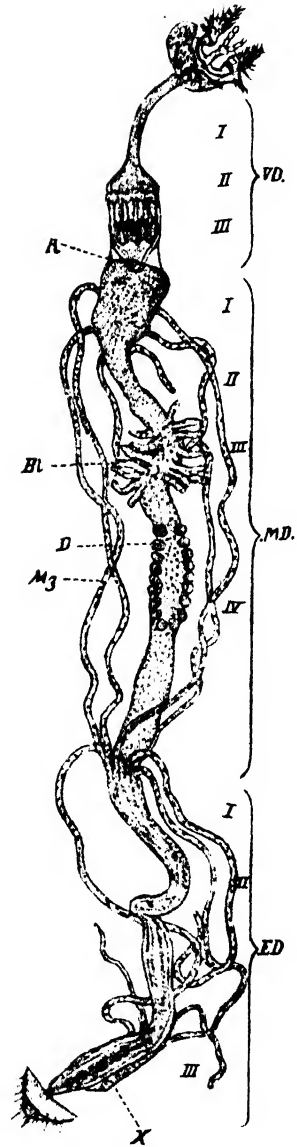


Fig. 169.
Darmkanal von *Tomicus curvidens* (Germ. Vergr. 30 : 1.
(Sedlacek 1902.)

VD Vorderdarm; I, II Oesophagus; III Proventriculus; R „Rüssel“; MD Mitteldarm mit Region I u. II Magen, III Blindschläuchregion (B Blindschläuche), IV Divertikelregion (D Divertikel); ED Enddarm (I–III dessen Abschnitte); X Vorwachsung der Vasa malpighii (M_3).

Bei den Muscidenlarven bezeichnet (Fig. 171) der sogenannte Proventriculus als muskulöse ovoide Erweiterung die vordere Mitteldarmgrenze; zwischen ihm und dem „Chylusdarm“ entspringen zwei Paare dünner und langer Anhangsschläuche. (Hinsichtlich der Mücken vgl. Thompson 1905.)

Ein Pro- und Metamesenteron, welche in ihrem feineren Bau etwas verschieden sind, lassen sich ferner bei *Nepa cinerea* L. unterscheiden.

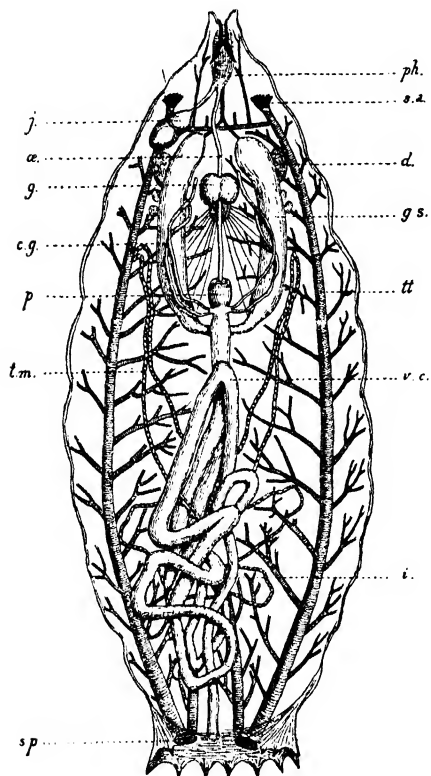


Fig. 171.

Verdauungsorgane der Larve von *Lucilia*; vergr. (Guyénot 1907.)

ph Pharynx; oe Oesophagus; j Kropf; gs Speicheldrüsen; cg Darmanhänge; p Proventriculus; ve Mitteldarm; tm Vas malpighii; i Enddarm; g Gangliennasse; tt Tracheenstamm; sa vorderes Spiraculum; sp hinteres Spiraculum.

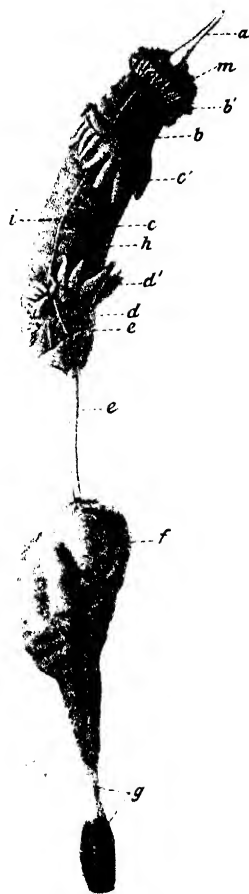


Fig. 172.

Larvendarm von *Oryctes nasicornis* L. Gr. 1:1. (Mingazzini 1889.)

a Oesophagus; m vordere Mitteldarmwand; b erster Mitteldarmabschnitt; b' vordere Mitteldarmanhänge; c' mittlere, d' hintere Mitteldarmanhänge; i laterale, h ventrale Linie des Mitteldarms; c zweiter Mitteldarmabschnitt; d dritter Mitteldarmabschnitt; e Dünndarm; f sackförmige Erweiterung des Enddarms; g Rectum.

Das Promesenteron erstreckt sich ungefähr bis zur Mitte des Abdomens, das Metamesenteron ist bedeutend enger, und sein Durchmesser beträgt kaum ein Drittel des Durchmessers des ersten Abschnittes (ordas 1905).

Am Mitteldarm der Lamellicornia-Larven unterscheidet Mingazzini (1889) und bei der Larve von *Anobium paniceum* L. Karawaiew (1899) sogar drei Abschnitte, die wir als Pro-, Meso- und Metamesenteron bezeichnen wollen. Die Form und Verteilung der Anhänge, welche in beträchtlicher Anzahl entwickelt sind, veranschaulicht Fig. 172.

Lokalisierte oder über die ganze Mitteldarmwand verstreute Anhangsschläuche (Krypten), deren Bau wir weiterhin kennen lernen werden, kommen auch dem Mitteldarm anderer Insekten zu. Als vordere Anhänge treffen wir sie bei den Orthopteren an; bei den Blattiden stehen sie in einer Doppelreihe von je sechs, bei *Gryllotalpa*¹⁾ und den Locustiden finden sich nur zwei, bei den Acridia sechs, den Mantidae acht. Da ihr Bau von dem der Mitteldarmwand abweicht, haben wir es mit besonderen Verdauungsdrüsen zu tun. Nach Hoppe-Seyler, Krukenberg und Platen entspricht die Wirkung des Sekretes dieser Divertikel etwa dem des Pankreassekretes der Wirbeltiere. — Die Anhänge der Phasmiden wurden von Müller (1825), Joly (1871), Heymons (1887), de Sinéty (1902), Bordas (1896, 1906) beschrieben. Bei *Phyllium crurifolium* Serv. ist nach Bordas das hintere Drittel des Mitteldarms durch die Anwesenheit fadenförmiger Anhänge charakterisiert, welche mit den Vasa malpighii eine gewisse äußere Ähnlichkeit haben und in sehr beträchtlicher Anzahl (ca. 130) entwickelt sind. Jede Anhangsdrüse besteht aus einem proximalen birnenförmigen, konischen oder zylindrischen Reservoir und einem distalen langen Kanal. Etwa 2 mm vor dem hinteren Ende des Mitteldarms verschwinden sie und werden von hier ab funktionell durch Epithelverdickungen ersetzt. Diese tubulösen Drüsen haben eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Malpighischen Gefäßen und vermögen wie diese wurmförmige Bewegungen auszuführen. Ihre Reservoirs sind mit feiner quergestreifter Muskulatur ausgestattet, welche ihren Ursprung in den Längsmuskeln des Mitteldarms hat und sich bis auf die Tubuli ausdehnt. Der histologische Bau der Anhangsdrüsen ist von dem der Darmwand verschieden, doch setzt sich deren Stäbchensaum, wenn auch unter Verkürzung der Stäbchen, in sie fort. Die Zellen des Reservoirs sind z. T. zweikernig. Das Epithel ruht auf einer sehr zarten Basalmembran, welcher außen die Muskelfasern aufliegen. Das ganze Organ ist von einer sehr zarten „peritonealen“ Membran umhüllt. Der Bau des Epithels der Tubuli gleicht ebenfalls sehr dem der Vasa malpighii. Jedenfalls sind also diese Mitteldarmanhänge ganz anderer Natur als die Anhangsschläuche der vorderen Mitteldarmpartie bei den übrigen Orthopteren, wie sich schon daraus ergibt, daß diese letzteren gleichzeitig mit den hinteren bei *Bacillus rossii* F. vorhanden sind in Gestalt nach vorn gerichteter, kleiner, lappenförmiger Aussackungen, welche nur undeutlich voneinander abgesetzt sind und bei der jungen „Larve“ erst in geringerer Anzahl (4—5) sowie deutlich gesondert auftreten (Heymons 1897). Die hinteren Anhangsdrüsen, welche in den mittleren Teil des hinteren Mitteldarmabschnittes einmünden, beschreibt Heymons als sehr lange, dünne, röhrenförmige Bildungen, welche auch bei dieser Art eine gewisse Ähnlichkeit mit den Malpighischen Gefäßen besitzen. Sie sind unregelmäßig verteilt, heften sich rings an die Darmwand an und wenden sich analwärts; weit über das Ende des Mitteldarms hinausreichend, verlaufen sie zwischen den V. malpighii. Entwicklungsgeschichtlich sind sie mit Heymons als den V. malpighii gleichwertige Organe anzusehen, welche vom Enddarm auf den Mitteldarm verlagert wurden und ihre ursprüngliche Funktion und Gestalt änderten. Wahrscheinlich sezernieren sie verdauende Substanzen.

¹⁾ Diese Aussackungen sollen den ganzen Mitteldarm repräsentieren, an welchen sich unmittelbar der chitinisierte Enddarm ansetze.

In einiger Entfernung vom vorderen Ende des Mitteldarms von *Ptychoptera contaminata* L. (Larve) befindet sich ein Kranz von acht tubulösen kleinen Drüsen, und an seinem Ende münden nach van Gehuchten in ihn zwei umfangreiche Anhangsdrüsen ein (Fig. 170). — Auf der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm sitzen dem Mesenteron der Plecopteren (Perliden) acht nach vorn gerichtete Blindsäcke auf (Fig. 173). Am vorderen Ende des Mitteldarms der Muscidenlarven finden sich vier zylindrische Blindschläuche, die stets im Bogen nach vorn gerichtet sind und in ihrer Lage durch besondere Bänder festgehalten werden; sie haben genau denselben Bau wie die Mitteldarmwand (Weismann 1864).

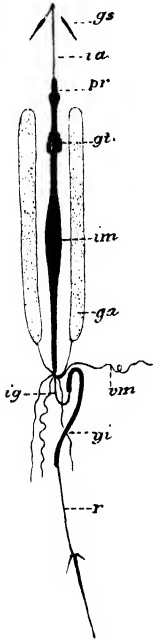


Fig. 170.
Darm der Larve
von *Ptychoptera*
contaminata L.;
vergr.
(van Gehuch-
ten 1890.)

ia Vorderdarm; im
Mitteldarm; gs Spei-
cheldrüsen; pr „Pro-
ventriculus“; gt tubu-
löse Anhangsdrüsen;
ga Anhangsdrüsen;
vm Vasa malpighii;
ig Dünndarm; gt Dick-
darm; r Rectum.

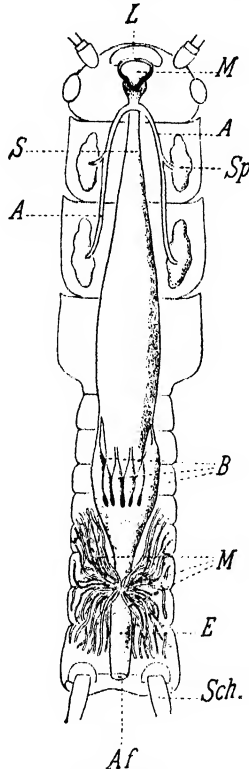


Fig. 173.

Darmkanal von *Perla*
maxima Scop (nach
Imhof aus Tümpel
1901).

L Oberlippe; M Mundhöhle;
Sp Speicheldrüsen, A doron
Ausführungsgang; S Vorder-
darm; B Blindsäcke; M Vasa
malpighii; E Enddarm; Af
After; Sch Appendices abdomi-
nales.

Bei den Mallophagen ist das vordere Mitteldarmende herzförmig ausgeschnitten infolge des Vorhandenseins zweier Blindsäcke, welche das Vorderdarmende seitlich überragen. Während bei geringer Füllung diese Blindsäcke die halbe Länge des ganzen Mitteldarms erreichen können, verschwinden sie bei starker Füllung und gutem Ernährungszustande fast vollständig (Grosse 1885). Ganz ähnliche Säcke sind auch bei den Läuse (Pediculiden) entwickelt, und außerdem findet sich fast genau in der Mitte des Mesenterons hinter der Vereinigung der beiden vorderen Blindsäcke ein Drüsenkörper von völlig kreisrunder oder breit elliptischer Gestalt, welcher durch die Körperwand hindurch erkennbar ist (Graber 1872).

Erwähnt seien ferner die aus dem embryonalen Suboesophagealkörper hervorgehenden vier blasigen Bildungen, welche mit dem Mitteldarm in offener Verbindung stehen und drüsigen Charakter haben. Ob diese bei der jungen *Donacia*-Larve vorhandenen Anhänge bestehen bleiben, ist unentschieden. Hirschler (1907) vertritt die Ansicht, daß es sich in dem auch anderen Insekten eigenen Suboesophagealkörper um Reste der bei den Hexapoden nahen wahrscheinlich entwickelt gewesenen Leberorgane handele.

Porta (1903) betrachtet neuerdings in Übereinstimmung mit älteren Autoren auf Grund der Pettenkoferschen Gallsäurereaktion und der spektroskopischen Analyse die Blindschläuche des Mitteldarms als gallebereitende Leberorgane.

Porta (1903) betrachtet neuerdings in Übereinstimmung mit älteren Autoren auf Grund der Pettenkoferschen Gallsäurereaktion und der spektroskopischen Analyse die Blindschläuche des Mitteldarms als gallebereitende Leberorgane.

Die Aufgabe des Mitteldarms, welcher nicht mit Chitin ausgekleidet ist,¹⁾ besteht darin, die oft durch die Einwirkung der Speicheldrüsensekrete und die zersetzenden Vorgänge im Kropfe schon vorbereitete Nahrung zu verdauen, d. h. in einen Zustand überzuführen, welcher die definitive Aufnahme in den Körper durch Resorption ermöglicht. Zu diesem Zwecke scheiden die Mitteldarmzellen Sekrete aus, welche gewöhnlich in Form von Tropfen in das Darmlumen gelangen, die ihre kuglige Gestalt noch einige Zeit nach ihrer Ablösung von der Zelle zu bewahren pflegen. Im Interesse der Herstellung einer größeren verdauenden Fläche ist das Mitteldarmepithel in der Regel mehr oder minder stark gefaltet, und man kann Längs- und Querfaltenbildungen unterscheiden. Wo die Basalmembran die Faltung nicht mitmacht, springen häufig Gruppen von Epithelzellen als Zotten in das Darmlumen vor. In manchen Fällen bleibt jedoch die Darmwand glatt und faltenfrei (*Chrysopa*-Larve u. a.).

Die Ausnutzung der Nahrung ist bei den Insekten eine recht unvollkommene, indem einmal brauchbare Stoffe nur zum Teil verwendet und ferner Zellulose und z. T. auch Chlorophyll bei den Pflanzenfressern im Darm keine Veränderung erfahren und ungenützt entleert werden (*Hydrophilus*, *Tenebrio molitor* L.-Larve, Lepidopterenraupen, nach Plateau und Biedermann). Von den Pollenkörnern, welche die Arbeitsbiene verzehrt, bleibt die Zellulosehülle zurück, und nur ihr Inhalt wird verdaut.

Wir wissen, daß die Sekrete der Speicheldrüsen (s. dort!) bei den Insekten vielfach imstande sind, Stärke in Zucker zu verwandeln. Diese Fähigkeit darf auch dem Mitteldarmsekret nicht abgesprochen werden, seit Frenzel und Biedermann das Vorhandensein eines amylolytischen Enzyms nachgewiesen haben und Biedermann konstatiert hat, „daß auch Dextrine ganz wie bei der Speichel- oder Pankreasverdauung der Wirbeltiere entstehen.“ Auch Plateau fand bei der Raupe von *Liparis dispar* L. ein alkalisches Sekret mit der Fähigkeit, Stärke in Zucker zu verwandeln.

Daß bei den carnivoren Insekten sowie bei den phytophagen Larven die Eiweißverdauung dem Mitteldarm zufällt, ist sicher nachgewiesen und muß auch für die pflanzenfressenden Imagines angenommen werden.

In vielen Fällen ist übrigens die Einwirkung der Mitteldarmsekrete auf die Nahrung nicht örtlich an das Mitteldarmlumen gebunden; vielmehr gelangen diese in den Vorderdarm und können hier bei längerem Verweilen der gefressenen Stoffe im Kropfe diese chemisch beeinflussen (*Dytisciden*, *Orthopteren*). In solchem Falle treten dann die Nährstoffe in schon gelöstem Zustande in den Mitteldarm über. Die im Kropfe aufgespeicherte, jedoch im Mitteldarm produzierte, verdauende Flüssigkeit zeigt eine neutrale, bisweilen alkalische Reaktion (*Dytiscus* nach Plateau 1874). Findet hier die Verdauung durch das Mitteldarmsekret im Vorderdarm statt, so kann bei gewissen Insekten dieses Sekret sogar, durch die Mundöffnung (oder die Saugzangen) entleert, außerhalb des Körpers schon seine Wirkung auf die Nahrung entfalten.

¹⁾ Neuerdings hebt Wester (1910) besonders hervor, daß auch im Mitteldarm oft Chitin gefunden wurde, „folglich die Hypothese, wenigstens dieser Teil enthalte nie Chitin und daher finde eben da die Resorption statt, nicht ganz richtig sein kann“.

Bekannte Beispiele hierfür sind die Dytiscidenlarven, welche wie die saugenden Larven der Neuropteren (*Myrmeleon*) eine Auflösung der Gewebe des Beutetieres noch außerhalb ihres Darmkanals zu bewirken vermögen (Nagel 1896, Portier 1909). Neuerdings wurde durch Jordan (1910) bei *Carabus auratus* L. eine extraintestinale Verdauung beobachtet. Der Käfer speit eine braune Flüssigkeit in die mit den Mandibeln hergestellte Vertiefung des ihm dargebotenen Fleisches, welches, von den Kiefern bearbeitet, ohne zerkaut zu werden, sich unter der Einwirkung der Flüssigkeit auflöst. Jordan gewann den Eindruck, „als drückten die Oberkiefer aus dem Fleische etwas heraus und als würde dieses Etwas unmittelbar nach dem Ausdrücken von den Unterkiefern gepackt und zum Munde geführt“. Er überzeugte sich experimentell von der auflösenden Wirkung des verdauenden Sekretes.

Die zum Erweichen des Kokons dienende Flüssigkeit, welche von manchen jungen Schmetterlingen durch den Mund entleert wird, stammt wahrscheinlich ebenfalls aus dem Mitteldarm. Bei *Dicranura vinula* L. besteht sie aus einer Lösung von kaustischem Kali (Latter 1892) und enthält fast 1 $\frac{1}{2}$ % freies KOH. Auch die ausschlüpfenden Imagines anderer Lepidopteren (*Dicranura bifida* Hb., *furcula* L., *Bombyx callunae* Palmer und *lanestris* L., *Saturnia carpinii* Schiff., *Limacodes testudo* Schiff., *Halias prasinana* L.) erweichen ihre Kokons durch einen alkalischen Saft (Latter 1895).

Übrigens sind die Insekten instande, mit Hilfe ihrer Darmsekrete die allerverschiedensten pflanzlichen und tierischen Stoffe zu verarbeiten, selbst solche, welche der Verdauung in der Regel widerstehen, wie Horn, Wachs, Chitin (vgl. Seillière, Metalnikoff, Möbusz u. a.).

Über die Natur der Darmsekrete liegen verschiedene Angaben vor. Zuerst fand Basch (1858) bei *Periplaneta orientalis* L. saure Reaktion des Vorderdarminhalt, neutrale im vorderen und alkalische im hinteren Mitteldarmabschnitt. Plateau (1874) war zunächst der Ansicht, daß die verdauenden Sekrete der Insekten immer alkalisch oder neutral seien, sprach sich aber später dahin aus, daß sie sich bei den carnivoren und omnivoren schwach sauer, dagegen bei den herbivoren alkalisch verhalten. Er weist mit Recht darauf hin, daß die Verdauung der Insekten in viel höherem Grade der Pankreasverdauung als der Magenverdauung der Wirbeltiere analog und die Säure, deren Vorhandensein vielfach nachgewiesen worden ist, nur akzessorischen Charakters sei. In Übereinstimmung hiermit spricht sich Biedermann (1910) dahin aus, daß man berechtigt sei, „ungeachtet der so ausgeprägten sauren Reaktion gegen Lackmus, das Mitteldarmsekret des Mehlwurmes dem Pankreassaft der Wirbeltiere zu vergleichen und zwar nicht nur im Hinblick auf die spezifische Wirkungsweise des proteolytischen Enzyms selbst, sondern auch mit Rücksicht auf die große Mannigfaltigkeit der überhaupt möglichen Wirkungen, welche das betreffende Sekret auszuüben vermag. — Die große Ähnlichkeit, welche die Sekretmasse im Mitteldarm des Mehlwurmes hinsichtlich ihrer verdauenden Wirkung mit dem Pankreassaft der Wirbeltiere zeigt, wird noch dadurch gesteigert, daß auch Fette in ganz analoger Weise in Fettsäure und Glycerin gespalten werden. Es kann daher entgegen der Annahme von Frenzel nicht bezweifelt werden, daß im Mitteldarm unserer Larve auch ein steatolytisches, sehr energisch wirkendes Enzym (Steapsin) enthalten ist. Nimmt man hinzu, daß auch noch zwei oxydierende Enzyme (Tyrosinase und Guajakperoxydase) im Mitteldarminhalt des Mehlwurms regelmäßig gefunden werden, so darf wohl behauptet werden, daß es sich hier um ein Sekret

handelt, welches zu den enzymreichsten gehört, die bisher überhaupt bekannt geworden sind". Nach Biedermann scheint es, daß diese Enzyme nicht schon als solche in den Zellen enthalten seien, sondern erst bei dem Sekretionsakte entstehen.

Nach Kowalewsky ist der Inhalt des Vorderdarms und des vorderen Mitteldarmendes bei den Fliegenlarven immer sauer. Sitovski (1905) fand bei *Tineola biseliella* Hummel die Reaktion des ganzen Darms alkalisch mit Ausnahme des sauer reagierenden Enddarms. Metalnikoff macht darauf aufmerksam, daß die saure Reaktion nicht nur durch freie Säuren, sondern auch durch zahlreiche Salze hervorgerufen werden könne, wie es Biedermann (1898) für die Larve von *Tenebrio molitor* L. nachgewiesen hat. Metalnikoff findet vier verschiedene Fermente im Darm der Raupe von *Galleria*.

Zu der Funktion der Auflösung kommt noch die der Resorption, über welche die Ansichten der Autoren geteilt sind. Bald wird sie dem Vorder- und Enddarm, bald dem Mitteldarm zugeschrieben. Nach Cuénot (1896) hat nur der Mitteldarm den histologischen Bau eines absorbierenden Organs, während die „undurchdringliche“ (? D.) Intima des Stomo- und Proctodaeums diese Darmteile für die in Rede stehende Leistung ungeeignet mache. Kowalewsky, Vangel, Voinow, Cuénot, Sitowski, Metalnikoff u. a. haben diese Frage durch Fütterung mit Farbstoffen zu entscheiden versucht und kommen zu dem Resultat, daß dem Mesenteron hauptsächlich die Tätigkeit der Resorption zufalle. Demgegenüber schreiben Petrunkewitsch, Plateau, Bellesme u. a. dem Kropfe den Hauptanteil an der Resorption zu. Nach den Versuchen von Sayce (1894) kann eine Osmose im Vorder- und Enddarm trotz der Anwesenheit der Intima stattfinden. Auch Metalnikoff (1896) beobachtete die Resorption von Eisensalzen im Enddarm der Schabe, trotz der hier entwickelten chitinösen Intima. — Die Resorption von Fett durch die Mitteldarmzellen wies Biedermann für die Larve von *Tenebrio molitor* L. nach, ist jedoch der Ansicht, daß wenigstens bei diesem Tier „Fett überhaupt nicht als solches in Form einer Emulsion resorbiert, sondern in den betreffenden Darmepithelien synthetisch aus den Spaltungsprodukten erzeugt wird, die durch hydrolytische Zerlegung des Fettes im Darm entstehen“.

Das Chlorophyll wird nach den Untersuchungen der Gräfin v. Linden bei den *Vanessa*-Raupen z. T. durch das Darmsekret verdaut. Es entsteht ein roter Farbstoff, welcher z. T. in das Blut übergeht und durch dieses im ganzen Körper verteilt wird. Nach Poulton (1890) wäre die Farbe aller grünen Larven auf den Genuß von Chlorophyll und fast aller gelben auf Xanthophyll zurückzuführen. Sie werden resorbiert, übrigens aber nicht ohne teilweise Veränderung (Metachlorophyll) in das Blut übergeführt. — —

Ein manchen Larven (Hymenopteren mit Ausnahme der Tenthrediniden, Pupiparen, Strepsipteren, *Hemerobius*, *Chrysopa*, *Myrmeleon*) eigentümliches Verhalten besteht darin, daß der Mitteldarm nicht mehr mit dem Enddarm kommuniziert, also blind endet. Dies hängt möglicherweise damit zusammen, daß diese Larven sich vorwiegend von flüssigen Stoffen nähren, welche bis auf geringe Reste verdaut werden; letztere sammeln sich, ohne öfter entleert werden zu müssen, im Mitteldarm an und werden (wie es scheint, jedoch nicht überall) erst am Ende des Larvenlebens ausgestoßen. Rengei (1908) wies nach, daß bei der Wespenlarve Mittel- und Enddarmwand kontinuierlich ineinander übergehen

und nur die Darmhöhle eine Unterbrechung erleidet. Mittel- und Enddarm sind daher nicht histologisch-morphologisch, sondern nur physiologisch blind geschlossen. An ihrer Grenze erhält sich der embryonale Zustand während des ganzen Larvenlebens unverändert (*Apis*, *Lasius*) oder nahezu unverändert (*Vespa*). Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist der Mitteldarm sehr lang und weit (Ganin, Nassonow 1886), und sein blindes Ende ist mit dem Enddarm verwachsen (Karawaiew 1898), vgl. Fig. 173a. Letzteres gilt auch für die *Chrysopa*-Larve,

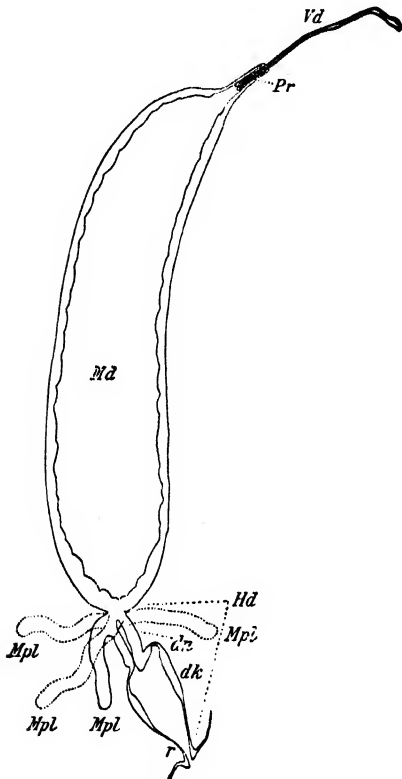


Fig. 173a.

Darmkanal der jungen *Lasius*-Larve; schematisch. (Karawaiew 1898.)

VD Vorderdarm; Pr eingestülpte Ringfalte des Vorderdarmes; Md Mitteldarm; dn Dünndarm; dk Dickdarm; r Rectum; Hd Enddarm; Mpl Vasa malpighii.

wo der Mitteldarm bei jungen Tieren auf das 5. und 4. Abdominalsegment beschränkt und sackförmig erscheint, mit dem weiteren Wachstum des Körpers aber sehr stark an Umfang gewinnt und bei der ausgewachsenen Larve von der Grenze zwischen Pro- und Mesothorax bis zum 7. Abdominalsegment reicht. Die Exkremente bleiben zu einem festen Ballen zusammengepackt im hinteren Teile des Mitteldarms liegen und werden erst nach dem Auschlüpfen der Imago entfernt (McDunnough 1909). — Eine sehr eigenartige Form nimmt der Mitteldarm bei dem parasitären Weibchen von *Sarcopsylla penetrans* L. an; er bildet einen zweigartigen Sack mit blinden, unregelmäßig zwischen den Organen des Abdomens gelegenen Fortsätzen. Anzahl, Form und Lage dieser Fortsätze sind nicht konstant. Bemerkenswert ist, daß ähnliche Formen eines ausgesackten Darmes hauptsächlich bei solchen Tieren gefunden werden, welche von Blut und Lymphe anderer Tiere leben (Acarina, Aranea, Pycnogoniden, Hirudineen u. a.); vgl. Schimkewitsch 1884.

Wir sind auf Grund der angeführten Beispiele zu dem Schluß berechtigt, daß dem Mitteldarm unzweifelhaft außer der sezernierenden

eine resorbierende Tätigkeit zufällt und ihm da zufallen muß, wo die Nahrung überhaupt nicht in den Enddarm übertritt, wie bei den Larven mit blindgeschlossenem Mitteldarm. Van Gehuchten beschreibt sogar besondere absorbierende Zellen, welche ringförmig die Mitte des Mesenterons umgeben und zweifellos bei den meisten Insekten nicht angetroffen werden. Cuénot schreibt dem ganzen Mitteldarm die Fähigkeit zu, Zucker, Fette und Peptone aufzusaugen. Möbusz (1897) meint, daß die Zellen sowohl sezernieren als auch resorbieren, wobei jede unabhängig von den anderen arbeiten zu können scheine. Als eine dem Mitteldarmepithel zuzuerkennende Funktion ist schließlich noch

seine Fähigkeit zu erwähnen, sowohl im Kern als auch im Plasma seiner Zellen Eiweißkristalloide für späteren Bedarf aufzuspeichern.

Bei den Ephemeriden hat der Mitteldarm (wie auch das Proctodaeum) seine ursprüngliche Aufgabe dadurch verloren, daß die Tiere im geschlechtsreifen (imaginalen) Zustande keine Nahrung mehr aufnehmen. Das Darmlumen ist dann mit Luft gefüllt. Auch unter den Lepidopteren gibt es solche (Bombyciden, Saturniiden pr. p., Lymantriiden, Hepialiden), welche als Imagines nicht mehr fressen. Weshalb sie trotzdem noch den wohl entwickelten Darmkanal besitzen, obwohl bei den Ephemeriden wie bei den genannten Faltern die Mundteile schon verkümmert sind, vermögen wir nicht anders als durch die Macht der Vererbung zu erklären, welche unbeeinflusst durch den (hypothetischen) Nachteil fortwirkt, den der überflüssige Darm für das Tier bedeuten mag. — Von einer ganzen Anzahl von Insekten ist es übrigens nicht bekannt, ob sie im imaginalen Zustande noch Nahrung aufnehmen müssen oder nicht.

Der Enddarm (Proctodaeum).

Der Enddarm läßt regelmäßige mehrere Abschnitte erkennen, von welchen in der Regel wenigstens folgende entwickelt zu sein pflegen:

1. Der Pylorus (hinterer Sphinkterabschnitt).
2. Der „Dünndarm“ („Ileum“).
3. Der Dickdarm (der vielfach fehlt).
4. Das Rectum (Mastdarm).

Holmgren (1909) unterscheidet bei den Termiten sogar fünf Abschnitte (vgl. Fig. 165).

Der Pylorus schließt sich unmittelbar an denjenigen Teil des Proctodaeums an, welcher, mit dem Mitteldarm in Verbindung tretend, als vorderstes Enddarmende bei der Larve die Wachstumszone enthält, den sogenannten hinteren Imaginalring. Man wird diesen Grenzabschnitt überall da zum Pylorus rechnen dürfen, wo er, wie bei den Imagines, wenngleich noch deutlich zu unterscheiden, doch kaum noch eine andere Rolle spielt, als die Verbindung zwischen End- und Mitteldarm herzustellen. Er kann als vorderer Pylorusabschnitt bezeichnet werden. Es scheint, als ob die Malpighischen Gefäße in der Regel hinter ihm in den Enddarm einmündeten. Funktionell entspricht der Pylorus dem Sphinkterabschnitt (Cardia) des Vorderdarms; er reguliert den Übertritt des Mitteldarminhaltes in den Enddarm, was sich z. B. deutlich bei den Larven der Lepidopteren beobachten läßt. Hier gestattet der Sphinkter immer nur einem Kotballen von ganz bestimmter Größe den Durchtritt, welcher erst etwas analwärts gewandert sein muß, bevor ein nächster in den Dünndarm gelangt, der aus diesem Grunde niemals vollkommen gefüllt erscheint, wie der Kropf und Mitteldarm. — Durch den Pylorus wird ferner ein Zurücktreten des Enddarminhaltes in den Mitteldarm verhindert. (Hinsichtlich der Ausstattung dieses Abschnittes mit besonderen Differenzierungen vgl. den Abschnitt über die Histologie des Darms. Über die blinde Endigung des Enddarms bei den Larven der Hymenopteren und Neuropteren siehe Mitteldarm.)

Der „Dünndarm“ (Ileum, Krummdarm [Leuckart, Möbusz], „Intestinum“).

Die vordere Grenze des Dünndarmes wird gewöhnlich durch die Einmündungsstelle der Vasa malpighii bestimmt. Er ist wie das ganze Proctodaeum mit Chitin ausgekleidet und unterscheidet sich vom Rek-

tum durch die Größe seiner Zellen und deren Kerne sowie den geringen Reichtum an Längsfalten. Der histiologische Aufbau dieses Abschnittes macht es sehr wahrscheinlich, daß er noch resorbierend tätig ist, wofür auch die beträchtliche Länge spricht, welche er in manchen Fällen erreicht (Dytisciden). — Am Dünndarm kann man oft zwei Abschnitte unterscheiden, welche durch eine Faltenklappe voneinander gesondert sein können. Über seine Funktion ist wenig bekannt, und unsere Kenntnis hat vielfach nur den Wert von Vermutungen, welche sich vorwiegend auf die morphologischen Befunde, aber nicht auf exakte Experimente stützen.

Während unter den Coleopteren bei den Dytisciden und Necrophoren der Dünndarm eine beträchtliche Länge erreicht, bleibt er bei den Cicindeliden und Carabiden sowie bei den Dipteren kurz und fehlt den Ephemeriden, Odonaten und manchen Rhynchoten ganz. Je nach seiner Länge verläuft er gerade gestreckt (bei den meisten Larven) oder schwach gebogen (Larve von *Lasius flavus* Deg.) oder endlich mehr oder minder stark gewunden (S-förmig gekrümmt: Larve von *Anthrenus*; *Dytiscus*, *Ptychoptera*-Larve u. a.). Sein Querschnitt ist dreiteilig (*Cybister* u. a.) oder zwei- bis dreiteilig (*Anthrenus*-Larve u. a.). Am Ende des Dünndarms ist bei manchen Insekten (Deegener, Mc. Dunnough) ein zweiter Sphinkter entwickelt, welcher den Übertritt der Nahrung in den nächstfolgenden Abschnitt reguliert, und in dessen Bereich sich die Darmwand bisweilen vorübergehend in den folgenden Darmteil einstülpt.

Dickdarm. Dieser vielen Insekten fehlende Abschnitt zwischen Dünndarm und Rektum ist z. B. bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. entwickelt, wo er nach van Gehuchten (1890) folgenden von dem der übrigen Darmabschnitte abweichenden Bau zeigt: seine Zellen sind groß und polygonal und besitzen einen großen Kern, ihr Plasma ist körnelig. An ihrer Oberfläche ist eine senkrecht gestreifte Intima entwickelt, welche dem Stäbchensaum des Mitteldarms nicht gleichwertig zu sein scheint. Van Gehuchten schreibt dem Dickdarm die Tätigkeit der Resorption zu.

Als Dickdarm wurde ferner von Ramdohr die starke sackförmige Erweiterung beschrieben, welche der Enddarm der Lamellicornialarven zwischen Dünndarm und Rektum erfährt, und welche bei der Larve von *Lucanus cervus* L. zweiteilig erscheint (vgl. Histiologie des Dünndarms). —

Das Rektum, welches sich durch kleinzelliges Epithel und gefaltete Intima auszeichnet und häufig vermöge seiner beträchtlichen Dehnungsfähigkeit große Kotmassen in sich aufspeichern kann, hat allem Anscheine nach in den meisten Fällen wesentlich nur noch die Aufgabe, die unverdaulichen Nahrungsreste durch den After nach außen abzuführen und durch seine große Aufnahmefähigkeit eine intermittierende Defäkation zu ermöglichen. Der Erhöhung dieser Aufnahmefähigkeit dient in vielen Fällen ein

Coecum, ein Blindsack, welcher dem Rektum als Wandausstülpung da anhängt, wo dieses durch eine den Durchtritt des Inhaltes regulierende Ringfaltenklappe vom Dünndarm geschieden ist. Das Coecum gehört also noch dem Rektum an, dessen histiologischen Bau es trotz mancher Abweichungen im wesentlichen wiederholt. Solche Blinddarmbildungen sind bei den Larven und Imagines der Dytisciden, den Silphiden, *Nepa*, den Cocciden und Lepidopterenimagines bekannt. Bei der *Dytiscus*-Larve scheint diesem voluminösen und enorm dehnungs-

fähigen, ganz frei in der Leibeshöhle gelegenen Coecum noch eine besondere Aufgabe zuzufallen. Seine gewöhnliche Länge und Lage bringt Fig. 174 zur Anschauung. Zur Zeit der Häutung aber und noch etwas über sie hinaus dehnt sich der Blinddarm derart aus, daß er sich, in fast gerader Linie über dem Mitteldarm hinziehend, bis in den vorderen Teil des Kopfes erstreckt. Er gelangt hierbei auf die linke Seite des Pharynx, unter dem er dann, sich scharf nach rechts wendend, vor den Schlundganglienkommissuren auf die rechte Seite zieht, um nach abermaliger Rechtswendung da, wo sich der Kopf in den Hals verjüngt, sein Ende zu finden (Rungius 1910¹⁾). Wie dieses auffällige Verhalten zu erklären sei, in welcher Beziehung es zu dem Häutungsvorgange stehe, ist noch nicht genügend aufgeklärt.

Die Coeca der Dytisciden hat neuerdings Bordas (1906) beschrieben. Der Rektalanhang von *Dytiscus* stellt eine umfangreiche Tasche dar, welche vorn (an ihrem blinden Ende) in ein konisches oder zylindrisches Blinddärnchen ausläuft und bei einer Breite von 3—5 mm eine Länge von 12—16 mm erreicht. Bei *Cybister* stellt das Coecum eine ovoide Blase dar, welche sich nach vorn in einen zylindrischen Blindschlauch fortsetzt. Bei *Agabus* ist das vordere freie Ende des Coecums rudimentär, und dieses mündet in das vordere Drittel des Rektums ein. Der vordere Anhang des Blinddarms von *Acilius* ist dagegen lang, und die Mündung liegt nahe dem Hinterende des Rektums. *Cybister* und *Dytiscus* nehmen hinsichtlich ihres Coecums eine vermittelnde Stellung zwischen *Agabus* und *Acilius* ein. Bordas schreibt dem Blinddarm der Dytisciden eine dreifache Funktion zu: 1. die eines hydrostatischen Apparates, einer Art Schwimmblase, welche es dem Tier gestatte, sich während der Luftaufnahme an der Wasseroberfläche im Gleichgewicht zu halten (? D.). — 2. Die eines Verteidigungsorgans, indem das Tier den flüssigen, im Coecum aufgespeicherten, stinkenden Kot gegen den Angreifer spritzt. — 3. Die Funktion eines Kotreservoirs.

Die Bedeutung des Coecums als statischer Apparat¹⁾ wäre für den Käfer wohl denkbar, aber in anderer Weise, als es Bordas sich vorzustellen scheint. Man beobachtet sehr häufig, daß gerade während der

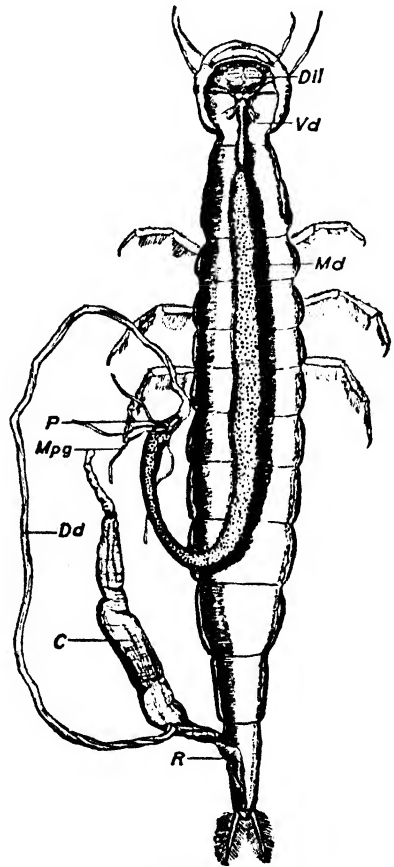


Fig. 174.

Erwachsene Larve von *Dytiscus marginalis* L., Rückendecke entfernt, Enddarm herausgelegt; Vergr. 2:1. (Rungius 1909.)

Dil Dilatoren des Pharynx; Vd Vorderdarm; Md Mitteldarm; P Pylorus; Mpg Vasa malpighii (abgeschnitten); Dd Dünndarm; C Coecum; R Rectum.

¹⁾ Vgl. auch Rungius 1911. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 98. Bd.)

Nahrungsaufnahme der Kot in kräftigem Strahl ausgespritzt wird. Das Gewicht des Körpers könnte nun wohl so reguliert werden, daß gleichzeitig mit der Füllung des Kropfes die Entleerung des Blinddarms stattfindet, der Blinddarm aber wieder in demselben Maße gefüllt wird, in welchem sich der Kropf während der Verdauung entleert. Man würde

dann verstehen, warum gerade der hungernde Käfer einen prallgefüllten Blinddarm zu haben pflegt und ihn erst freiwillig entleert, wenn er Nahrung aufnimmt oder fliegen will. Bei Käfern, welche abends Flugversuche unternommen hatten, fand ich das

Coecum regelmäßig leer. — Man könnte gegen die statische Nebenfunktion des Blinddarms geltend machen, daß der im Wasser befindliche Käfer sein spezifisches Gewicht leicht durch das Quantum der unter den Deckflügeln mitgeführten Luft regulieren könne, des Blinddarms also zu diesem Zwecke durchaus nicht bedürfe. Demgegenüber bleibt jedoch zu berücksichtigen, daß der Käfer ein um so geringeres und also für kürzere Zeit ausreichendes Luftquantum unter das Wasser mitzunehmen imstande wäre, je leichter er selbst schon wäre; denn der Auftrieb wird sonst so stark, daß er dem tauchenden Käfer Schwierigkeiten

macht. Mit Rücksicht hierauf könnte dem Blinddarm eine Bedeutung bei der Gewichtsregulierung wohl zuerkannt werden (Deegener 1910)¹⁾.

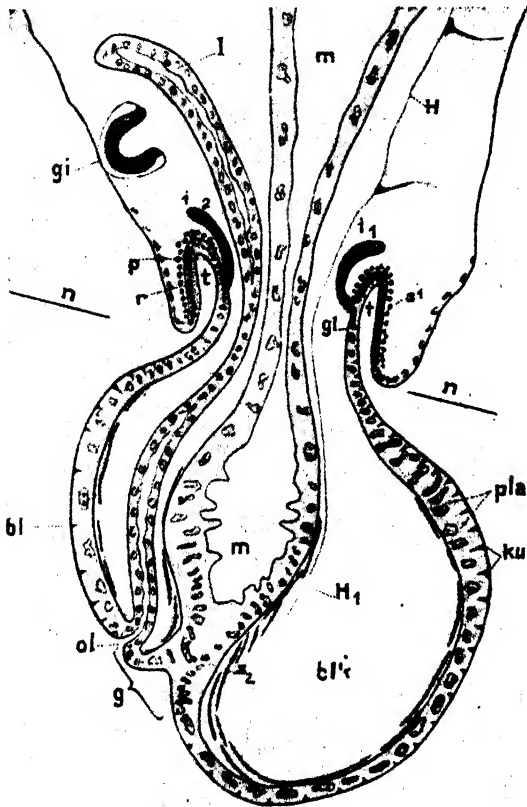


Fig. 175.

Sagittalschnitt durch das hintere Körperende und die Schwanzblase der Larve von *Apanteles glomeratus* L. Vergr. (Weißenberg 1909.)

m Mitteldarm; p Polkappe des Enddarmes; l larvales Vas malpighii; ol dessen Mündung; bl Schwanzblase; pla Plasmafortsätze; ku Cuticularkappen der Schwanzblasenzellen; n Niveaulinie der Analöffnung; t ringförmige Tasche, r deren äußere Wand, p deren innere Wand; i dorsales, v ventrales imaginales Vas malpighii; gl schmale Übergangsschicht zwischen Imaginalring und Schwanzblase; s zirkuläre Muskeln; s Längsmuskeln; gi Genitalanlage; H Herz; H₁ ventrale Herzwand in der Schwanzblase; bl₁ Blutraum der Schwanzblase.

¹⁾ Portier (1909) ist der Ansicht, daß der Blinddarm der *Dytiscus*-Larve das verdauende Sekret aufspeichere, welches diese Tiere ihrer Beute injizieren, um deren Weichkörper zu verflüssigen und aufzusaugen. (?! D.) 1911 betrachtet er ihn als eine Vorkehrung, durch welche der Kot ausgespritzt und so die Beschmutzung des Stigmenapparates vermieden wird (Arch. Zool. expér. 5. sér. t. 8, 1911).

Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. unterscheidet Karawaiew (1898) nur drei histiologisch und anatomisch verschiedene Abschnitte, den röhrenförmigen Dünndarm, welcher, vorn blind geschlossen, nie frei endigt (gegen Nassonow 1886), sondern mit dem Mitteldarm verwachsen ist, den Dickdarm und das Rektum.

Die *Anthrenus*-Larve läßt nach Möbusz sogar nur zwei Abschnitte des Proctodaeums erkennen, den „Krummdarm“ und das Rektum.

Ein sehr merkwürdiges Verhalten des Enddarms der Larve von *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae) ist neuerdings durch Weißenberg (1908) näher bekannt geworden, nachdem die vom Darm gebildete „Schwanzblase“ schon von Ratzeburg (1844) entdeckt und seither in mannigfacher Weise zu deuten versucht worden ist (von Seurat 1899 als hypertrophisches letztes Körpersegment), während Kulagin (1892) sie schon in ihrer wahren Natur erkannt hatte. Der Enddarm stülpt sich (außer Kommunikation mit dem Mitteldarm) in Form einer großen, kugelrunden, prall mit Blut gefüllten Blase aus der Afteröffnung vor (Fig. 175), welche sich wieder in den Körper hinein zurückstülpt, wenn die parasitär (in der Raupe von *Pieris brassicae* L.) lebende Larve ihr Wirtstier verläßt. Von Bedeutung ist die Tatsache, daß der Herzschlauch in diese „Schwanzblase“ hineinragt und aus ihr durch ein sehr großes Ostium Blut aufnimmt. Weißenberg deutet daher den Enddarm als „Blutkieme“, als ein Respirationsorgan, welches die Larve in dieser Form zur Ausbildung gebracht hat in Anpassung an ihre endoparasitäre Lebensführung. Damit, daß der Enddarm in den Dienst der Atmung tritt, steht übrigens die *Apanteles*-Larve nicht isoliert unter den Insekten, wie die darmatmenden Odonatenlarven lehren (vgl. Respirationsorgane). Im übrigen sei auf Weißenberg's Originalmitteilung verwiesen.

Endlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß der Larvendarm (Rektum) der Odonaten nicht nur zur Kotalausleitung und Respiration dient, sondern auch durch kräftige Kontraktionen seiner Muskulatur das in ihn eingepumpte Wasser plötzlich auspressen und durch den Rückstoß das Tier sprungweise vorwärts treiben kann.

Mit dem Foramen ani, welches gewöhnlich durch seinen Sphinkter geschlossen gehalten wird, geht der Enddarm, welcher genetisch eine Einstülpung des Ektoderms ist, direkt in die äußere Haut des Analsegmentes über, sein Epithel in das Hautepithel, seine Intima in die Chitinecuticula der Haut.

2. Der gewebliche Aufbau (Histiologie) des Darms.

Die Darmwand wird in ihrer Gesamtheit von zwei Gewebsschichten gebildet: dem Darmepithel und der Pleura (Entopleura). Wir werden zuerst das Epithel der drei Darmabschnitte besprechen.

Vorder- und Enddarm tragen den Stempel ihres unzweifelhaft ektodermalen Ursprungs histiologisch insofern, als sie (im Gegensatz zum Mitteldarm) mit einer Chitinintima ausgekleidet sind. Wie an der Oberfläche des Hautepithels entsteht auch hier (van Gehuchten 1890, Deegener gegen Bütschli und Möbusz 1897) diese Chitinschicht nicht, indem eine flüssige, später erhärtende Substanz ausgeschieden wird; sondern die Epithelzellen verwandeln ihr oberflächliches Plasma selbst in Chitin, wobei oft nur ein sehr geringer Rest des Zel-

körpers mit dem Kern übrig bleibt, ja (z. B. am Rektum von *Cybister* [Deegener] und nach Beauregard's [1885] und List's [1887] Beobachtungen am Ösophagus) sogar das ganze Epithel restlos zur Chitinbildung aufgebraucht werden kann. Dieses Verhalten erscheint jedoch im allgemeinen nur bei ausgebildeten Insekten möglich, die sich nicht mehr häuten und somit keiner Matrixzellen für den Ersatz des abgestoßenen Chitins mehr bedürfen. Bemerkenswert ist, daß bei der Larve von *Chrysopa* nach Mc.Dunnough (1909) dem ganzen Dünndarm die Chitinintima fehlt, dagegen in einem Teile desselben ein Stäbchensaum zur Entwicklung kommt.

Die Dicke, Festigkeit und Struktur der Intima wechselt sehr in den verschiedenen Darmregionen. Diese Verhältnisse im einzelnen darzulegen, gestattet der Raum nicht. Doch mögen die Cuticularbildungen erwähnt sein, welche in der vorderen Partie des Stomodaeums nicht selten auch in weiterer Entfernung vom Munde bei vielen Insekten in Form verschiedener borsten- und hakenförmiger, chitinöser Fortsätze auftreten, welche, in das Lumen vorragend, in der Regel die Aufgabe haben dürften, die Nahrung nach hinten befördern zu helfen, in manchen Fällen auch wohl zerkleinernd auf den Darminhalt wirken können (vgl. den Abschnitt über den Proventriculus). Auch am Anfang des Enddarms kommen (im Pylorusabschnitt) ähnliche Cuticularbildungen vor (Larve von *Cybister*, *Dytiscus*, *Tenebrio molitor* L. u. a.).

Epithel des Stomodaeums und Proctodaeums.

Die Epithelschicht beider Darmabschnitte pflegt in den meisten Teilen nur schwach entwickelt zu sein, und die sie aufbauenden Zellen sind gewöhnlich breiter als hoch, kubisch bis platt. Überall ist das Epithel durchaus einschichtig und mit Ausnahme gewisser Partien homomorph, d. h. von nur einer Zellart aufgebaut. Im Vorderdarm kann es durch Einlagerung einzelliger (Speichel-) Drüsen, im Enddarm durch die bei vielen Insekten entwickelten Rektaldrüsen polymorph werden.

Die Drüsenzellen des Ösophagusepithels werden als Speicheldrüsen gedeutet und sind bei *Melolontha vulgaris* Fabr., *Cetonia aurata* L., *Oryctes* (Sirodot 1858) gefunden worden; sie liegen als große ovoide Zellen außerhalb des Epithels, das nur ihr Ausführungsgang durchsetzt, um in das Ösophagustumen einzumünden. Mingazzini (1889) hat diese Drüsenzellen bei den Larven der Lamellicornia studiert; sie sind differenzierte Bestandteile des Epithels selbst, dem sie genetisch angehören, und liefern ein alkalisches Sekret. — Ich selbst konnte (1904) bei der Puppe von *Cybister* im Ösophagus später wieder verschwindende und der Larve fehlende, acidophile Drüsenzellen nachweisen.

Die Zellen des Epithels bilden zuweilen keine zusammenhängende Schicht, sondern werden (Mundhöhle und Kropf der *Chrysopa*-Imago) oft von größeren Interzellularräumen unterbrochen (Mc. Dunnough). Ähnlich verhalten sich die Zellen am Vorderdarm bei Raupen (*Malacosoma castrense* L.) Fig. 176. Eine Basalmembran fehlt hier, und die Zellen besitzen keine gemeinsame Basis und schließen sich nicht überall mit ihren Seitenflächen eng aneinander.

Der Imaginalring des Ösophagus, wohl überall bei den Larven und Imagines entwickelt, verdient diesen Namen eigentlich nicht, denn seine Proliferationen liefern nicht ausschließlich imaginale Zellen (während

der Puppenperiode), sondern auch larvale zum Wachstum des Vorderdarms. Immerhin kann die einmal eingebürgerte Bezeichnung für diesen Abschnitt beibehalten werden, welcher in ähnlicher Form und Bedeutung auch am vorderen Enddarmende entwickelt zu sein pflegt. Sein histologischer Aufbau charakterisiert ihn durch den Besitz der Intima als Teil des Stomo- bzw. Proctodaeums, und sein Epithel verhält sich regelmäßig mehr oder minder auffallend anders als das des ganzen übrigen Darms und besteht meistens aus zylindrischen Zellen, welche das Lumen etwas verengen, wenn nicht der sogenannte „Rüssel“ entwickelt ist.



Fig. 176.

Querschnitt durch den Pharynx einer Raupe von *Malacosoma castrense* L.
Vergr. ca. 80:1. (Deegener 1908.)

d Dilatoren; *m* Muskeln; *Ep* Epithel; *in* Intima.

Pylorus. Der histologische Bau des Pylorusabschnittes unterscheidet ihn ebenso wie sein Querschnittsbild, seine starke Muskulatur und nicht selten die Beschaffenheit seiner Intima von den übrigen Enddarmabschnitten. Ich fand in Übereinstimmung mit Mc.Dunnough's Bericht über *Chrysopa* (Imago), Russ' über *Anabolia* (Larve) und Rengel's über *Tenebrio molitor* L. (Larve) seine Intima mit Chitinhäkchen ausgestattet bei der Larve (nicht bei der Imago) von *Cybister* und bei der Raupe von *Malacosoma castrense* L. Bei *Chrysopa* und der Larve von *Cybister* sind sechs starke Längsfalten entwickelt. Die Anordnung der Ringmuskeln, welche hier z. T. von (äußerer) Faltenkante zu Faltenkante ziehen, veranschaulicht Fig. 177. In manchen Fällen (Lepidopterenlarven) schiebt sich zwischen den Imaginalring und den Pylorus noch ein kurzer differenter Abschnitt ein. [Seine Intima ist stärker als die des Imaginalringes, schwächer als die des Pylorusabschnittes, seine Wand ist zellenarm und dünn, eine Basalmembran fehlt. Nach dem Pylorus

zu werden die Zellen schnell höher und stehen dichter. Die Intima erhält einen dichten Besatz feiner Chitinhäkchen, und die starke Ringmuskulatur des Sphinkters ist auch hier entwickelt. Man kann jenen eingeschobenen Abschnitt als vorderen Pylorusteil bezeichnen.] Das Epithel ist bald ziemlich niedrig, bald höher bis hochzylindrisch (*Anabolia*-Larve).

Dünndarm. Die Zellen des Dünndarms sind oft von sehr beträchtlicher Größe, namentlich bei den Larven, deren Zellen überhaupt ganz allgemein größer zu sein scheinen als die entsprechenden der Imagines. Die großen Kerne geben den Dünndarmzellen eine gewisse Ähnlichkeit mit Drüsenzellen. Ihre Hauptachse scheint in der Regel kürzer zu sein als die

Nebenachsen, und eine parallel der Hauptachse verlaufende, also senkrecht auf der Ober- und Basalfläche stehende dichte und deutliche Streifung, welche aus der Form und dem Verlauf des plasmatischen Gerüstwerkes (Linos) resultiert, ist recht charakteristisch für diese Zellen (Fig. 178). Ubrigens kommt es vor, daß sie nicht in allen Teilen des Dünndarms vollkommen gleichförmig entwickelt sind; so finden wir beispielsweise die Wand seines vorderen und hinteren

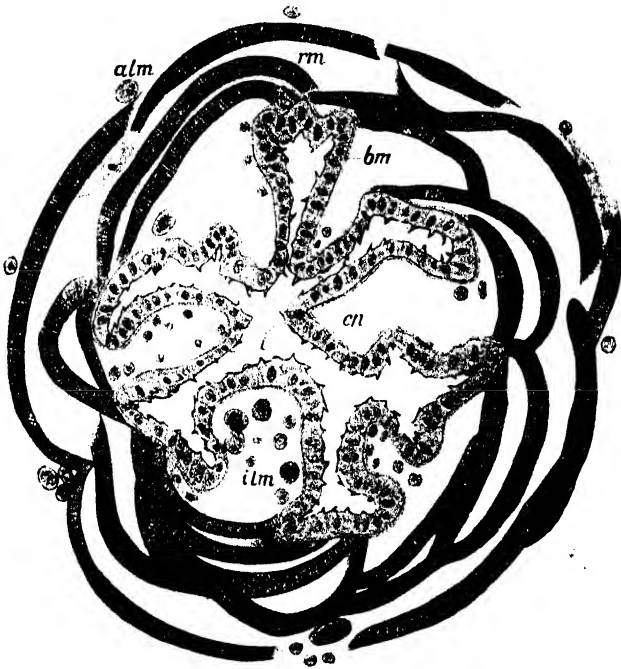


Fig. 177.

Querschnitt durch den Pylorusabschnitt einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 125:1. (Deegener 1904.)
alm äußere Längsmuskeln; ilm innere Längsmuskeln; rm Ringmuskeln; bm Basalmembran; ep Epithel; i Intima.

teren Abschnittes bei der *Cybister*-Larve übereinstimmend im Querschnitte, dreilappig gebaut und mit verhältnismäßig hohen Zellen ausgestattet, seine mittlere Partie dagegen im Querschnitte ausgeprägt sechslappig und von viel niedrigeren Zellen ausgekleidet. Bei der Raupe von *Malacosoma castrense* L. findet sich im Bereich des hinteren Dünndarmsphinkters, welcher das Rektum gegen den übrigen Darm abschließt, ein abweichender Bau der Epithelwand, deren große Zellen die charakteristische Streifung verlieren, während der Intima eine starke Innenlamelle aufgelagert ist.

Das morphologische Verhalten der Dünndarmzellen macht es sehr wahrscheinlich, daß sie ihre Tätigkeit nicht mit der Ausbildung ihrer Chitintima erschöpfen. Wenn man die geringe wirkliche Stärke der

Chitinschicht berücksichtigt, wird man in ihr kaum eine Vorkehrung erblicken dürfen, welche den Durchtritt gelöster Nährstoffe vollkommen unmöglich mache. Doch wurde von einigen Autoren die Resorptionsfähigkeit des Dünndarms unter Hinweis auf die Intima in Abrede gestellt. Für die Möglichkeit einer resorbierenden Tätigkeit dieses Darmabschnittes haben sich Frenzel, Möbusz, Deegener, Metallnikoff u. a. ausgesprochen. Mingazzini (1889) fand seine Intima vielfach von Poren durchsetzt und vertritt die Ansicht, daß die feinen ungelösten Nahrungsbestandteile durch diese hindurchtreten, dagegen gelöste Stoffe (Zucker, Salze) schon im Mitteldarm aufgesogen werden.

Die Fähigkeit, verdaute Stoffe zu resorbieren, erkennen Simroth (1878) und Mingazzini (1889) dem erwähnten sackförmig erweiterten Enddarmabschnitte zu, welcher den Lamellicornialarveneigen ist (Ramdohr's „Dickdarm“). Seine Intima trägt verzweigte Chitinbäumchen (Fig. 179), zwischen welchen sich zerstreute, sehr feine Poren vorfinden, die übrigens auch zu Gruppen vereinigt sein können (*Anomala*); diese sollen selbst von festen Nahrungsbestandteilen durchsetzt werden können (Mingazzini). Simroth betrachtet den Sack mit seinen auffallenden Chitinfortsätzen als einen Zerkleinerungsapparat, welcher den Inhalt für die Resorption vorbereitet. — Auch der Dünndarm der Muscidenlarven soll (Fett) resorbieren (Weismann).

Erwähnt sei an dieser Stelle ein von Möbusz (1897) bei den

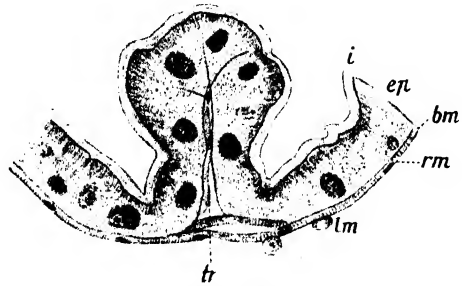


Fig. 178.

$\frac{1}{2}$ eines Querschnittes durch den Dünndarm von *Cybister* (Imago) nahe dem hinteren Ende. Vergr. 125 : 1. (Deegener 1904.)

i Intima; ep Epithel; bm Basalmembran; rm Ring-, lm Längsmuskulatur; tr Trachee.

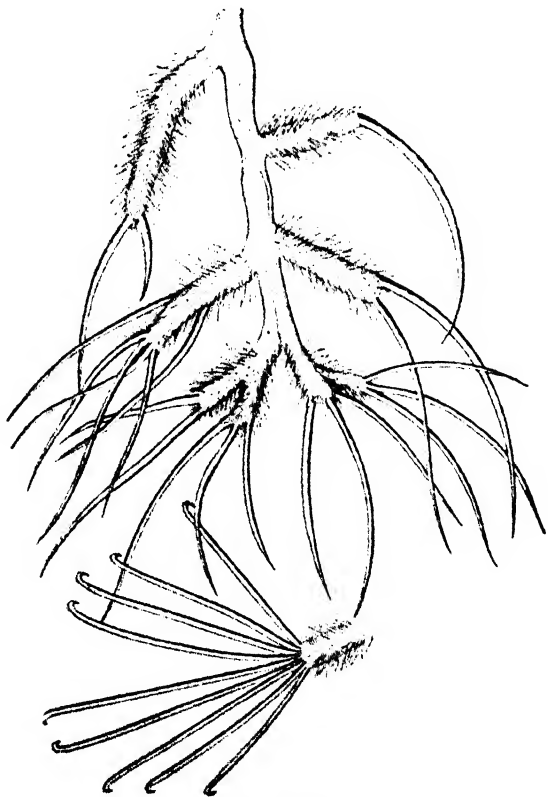


Fig. 179.

Chitinbäumchen aus der sackförmigen Erweiterung des Enddarmes von *Osmoderma eremita* Scop. (Larve). Vergr. (Nach Simroth aus Biedermann 1910.)

Larven von *Anthrenus* und *Attagenus* gefundenes eigenartiges Verhalten: der „Krummdarm“ besitzt einen nach hinten sich auswölbenden, ziemlich geräumigen Blindsack, dessen hintere Fläche epithelfrei bleibt, also nur von einer Chitinmembran (Intima) gebildet wird und ein kreisrundes „Fenster“ darstellt.

Bemerkt sei schließlich noch, daß der Dünndarm selbst wieder zwei differente Abschnitte aufweisen kann. Dies trifft nach Russ für die Larve von *Anabolia* zu. Der vordere Abschnitt ist mit Plattenepithel ausgekleidet, die Kerne sind platt und klein, die Intima zart. Das ganze Epithel bildet zahlreiche kleine Falten. Der zweite Abschnitt unterscheidet sich von ihm durch größere Falten, durch Zähne der vier- bis fünfmal stärkeren Intima, welche sich analwärts in sechs Längsstreifen anordnen, und durch die höheren Epithelzellen. Das Ende dieses Abschnittes ist oft fernrohrartig in den Dickdarm eingestülpt, sein Lumen ist enger, und seine Intima entbehrt der sechs gezähnten Streifen. — Ich kann mich

Russ in der Bezeichnung des von ihm „Dünndarm“ genannten Abschnittes

nicht anschließen und glaube vielmehr, daß er zum Pylorusabschnitt zu ziehen sei, welcher dann hier allerdings eine ziemlich komplizierte Beschaffenheit angenommen hat, aber wohl mit den bei den Lepidopterenlarven uns bezeugenden Verhältnissen in Vergleich gestellt werden kann (vgl. Pylorus). Der von Russ als Dickdarm beschriebene Abschnitt würde dann als Dünndarm zu bezeichnen sein, wobei der Name natürlich nicht in der Wortbedeutung zu verstehen ist, da gerade dieser Darmteil stark aufgetrieben (dick) erscheint. Für diese Auffassung spricht seine relative Länge ($\frac{1}{2}$ des



Fig. 180.

Querschnitt durch das Rectum einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 75:1. (Deegener 1904.)

rm Ring-, lm Längsmuskeln; ep Epithel; i Intima.

ganzen Proctodaeums), vor allem aber die Größe und senkrechte Streifung seiner großkernigen Zellen sowie die dünne Intima.

In den Dünndarm münden nach P. Mayer bei *Pyrrhocoris apterus* L. vor den Vasa malpighii kurze Anhänge ein, deren Sekret anscheinend dem der Speicheldrüsen gleiche.

Rektum. Am Rektum ist die sechslappige Faltenbildung in der Regel nicht so deutlich entwickelt wie im Dünndarm, sondern die Anzahl der Falten erhöht sich oft sehr beträchtlich. Sein Epithel, im wesentlichen mit dem seiner Ausstülpung, des Coecums, übereinstimmend, wird in demselben Maße niedriger, in welchem seine Intima an Dicke zunimmt. Daß in manchen Fällen bei den fertigen Insekten die Epithelschicht ganz fehlen kann, wurde schon erwähnt; aber auch bei den Larven

kann das Epithel so platt werden, daß es das Aussehen eines zarten plasmatischen Häutchens mit spärlich eingestreuten Kernen gewinnt (Fig. 180).

Rektaldrüsen. Von Swammerdam bei der Honigbiene schon gesehen, von Suckow bei *Vespra crabro* L., von Léon Dufour bei Orthopteren und Neuropteren, von Lyonet und Treviranus bei Lepidopteren gefunden, wurden diese Organe erst von Leuckart eingehender studiert und als Drüsen angesprochen. Von ihm stammt die Bezeichnung „Rektaldrüsen“. Leydig beschrieb sie zuerst genau von *Musca vomitoria* L. Gegenbaur deutet sie als Rudimente von Tracheenkiemen.

In vollendetster Ausbildung zeigen sich die Rektaldrüsen bei den Dipteren, wo sie ziemlich allgemein in der Vierzahl verbreitet zu sein scheinen und als konische Zäpfchen in den Darm hineinragen. Ihre

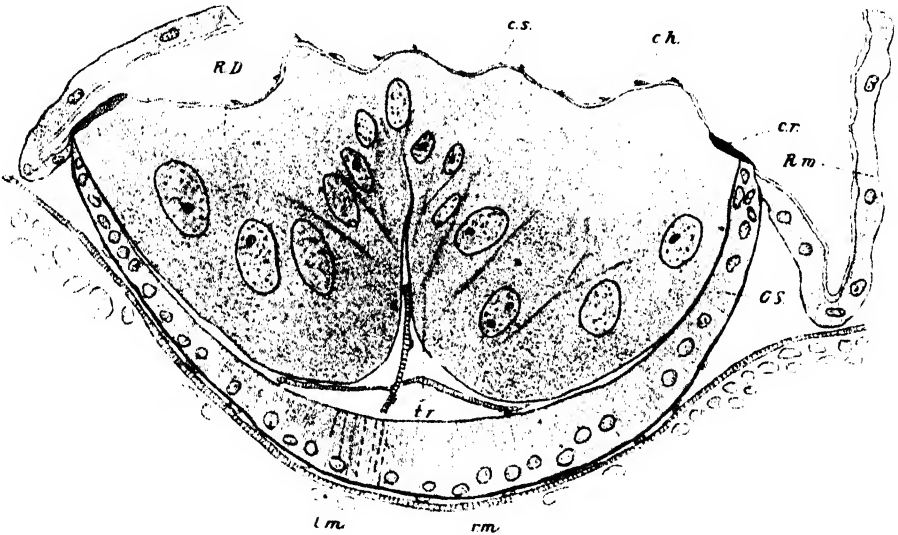


Fig. 181.

Längsschnitt durch die Mittelebene einer Rectaldrüse von *Chrysopa perla* L.
Vergr. 450:1. (Mac Dunnough 1909.)

RD Rectaldrüse; GS Zellen der Grenzschicht; Rw Wand des Rectums; cr Chittring; ch Chitinhäkchen;
tr Trachee; rm Ring-, lm Längsmuskeln; cs Intima.

Intima ist mit Chitinbörstchen besetzt. Die Höhlung jeder Rektaldrüse füllen Bindegewebe und reichliche Tracheen aus, und ein Nervenzweig tritt an sie heran.

Bei den Hymenopteren sind in der Regel sechs längliche, flache, von einem Chittring eingefasste Rektaldrüsen vorhanden, welche reich mit Tracheen versorgt sind und über welche die Rektalintima hinwegzieht. Das bei den Dipteren ausgiebig entwickelte Bindegewebe tritt hier stark zurück. Die Gestalt der Drüsen ist bei den Arten ziemlich verschieden, bald länglich (*Apis*, *Vespa*), bald kreisrund (*Formica*), der Bau indessen bei allen ziemlich übereinstimmend. Ihre Anzahl kann variieren. Nach Leuckart haben die Ichneumoniden teils vier, teils (*Ophion luteus* L.) zwölf.

Forficula hat sechs runde, die Orthopteren besitzen ebenso viele längliche Rektaldrüsen; das Gleiche gilt für die Odonaten und Neuropteren (Chun). Bei der Imago von *Chrysopa* treten gleich am Anfang

des erweiterten Rektums die Rektaldrüsen auf. Sie bilden drei Längsreihen von je zwei rundlichen Drüsen, welche, zapfenförmige Erhebungen der Rektalwand bildend, von einer mit zahlreichen kleinen Häkchen besetzten chitinösen Intima gegen das Darmlumen abgegrenzt sind, welche sich an der Grenze zwischen Drüse und Rektalwand zu einem starken Chitinring verdickt (McDunnough) Fig. 181.

Auch bei den Trichopteren sind diese Drüsen entwickelt, deren Entstehung während der Nymphase neuerdings von Russ (1908) studiert worden ist. Sie entstehen in sechs Gruppen aus Deszendenten des larvalen Epithels des „Dickdarms“, und im Ganzen sind mehr als 30 vorhanden; jede Rektaldrüse besteht aus mehreren großen Zellen (Fig. 182).

Bei *Lipeurus jejunos* Nitsch (Kramer 1896) und *Phthirus pubis* L. (Graber 1872) sind ebenfalls Rektaldrüsen nachgewiesen worden, deren sechs von eiförmiger Gestalt auch in dem stark erweiterten Rektum von *Pulex* entwickelt sind (Chun-Lass 1905).

Die Rektaldrüsen der Lepidopteren entstehen erst während der Puppenperiode aus dem proliferierenden Epithel des Enddarms (Dünndarms).

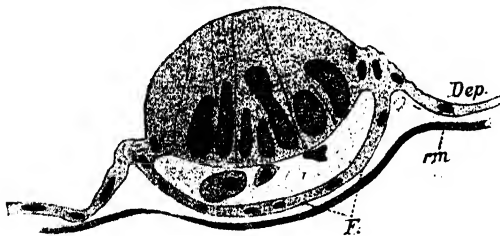


Fig. 182.

Junges Stadium einer sogenannten Rectaldrüse (aus dem Darm einer 5 Tage alten Puppe). Vergr. 275:1. (Russ 1907.)

Dep Dickdarmepithel; rm Ringmuskeln; F' basale Zellschicht der Rectaldrüsen.

Nach Verson (1905) sind bei *Bombyx mori* L. schon im Larvenzustande differente Komponenten des Epithels vorhanden, aus welchen die

Rektaldrüsen hervorgehen. Ich (1908) konnte dagegen bei *Malacosoma castrense* L. konstatieren, daß sich die Mutterzellen dieser Drüsen erst während der Epithelproliferation morphologisch differenzieren, also als solche bei der Larve noch nicht vorhanden sind. Ihre

Form bei der Imago gibt Fig. 183 wieder. Rektum und Coecum sind im ganzen mit 60—200 dieser Organe ausgestattet. Zellgrenzen sind in den Drüsen nicht nachweisbar.

Bei den Coleopteren (exkl. Silphidae), Rhynchoten und allen Larven fehlen diese Organe scheinbar ganz. Chun betrachtet sie als sezernierende Drüsen, nicht als Respirationsorgane.

Im Anschluß an die Rektaldrüsen mögen eigentümliche Anhänge des Enddarmendes Erwähnung finden, welche Chun (1876) von der *Eristalis*-Larve beschrieben hat. Es sind den After umstellende Blindschläuche, welche Ausstülpungen der Rektalwand darstellen und wie diese gebaut sind. An ihre Spitze setzen sich zwei Muskelfasern an, und ihre Wand ist von Tracheen umspinnen. Chun fand sie öfter mit Kot gefüllt. „Stülpt nun die Larve, jedenfalls dadurch, daß sie das Blut nach dem After preßt, die Drüsen aus, etwa wie man einen Handschuhfinger umstülpt, so kommen die Tracheen und die Muskeln in ihr Lumen zu liegen. Dabei findet nicht bloß eine Entleerung der Speisereste statt, sondern aller Vermutung nach auch ein respiratorischer Gasaustausch, wie daraus hervorgeht, daß die Schläuche längere Zeit nach dem Hervorstülpen im Wasser flottieren“ (Chun).

Mitteldarm.

Die Zellen des Mitteldarmepithels unterscheiden sich von den Vorder- und Enddarmepithelien durch die Unfähigkeit, eine Chitinintima zur Ausbildung zu bringen. Ihre Oberflächendifferenzierung scheint niemals chitinös¹⁾ zu sein, sondern erscheint von anderer stofflicher Zusammensetzung und tritt sehr häufig in Gestalt eines Stäbchensaumes (Rhabdioriums) auf. Die Stäbchen sind dicht gedrängt stehende, extrazelluläre Fortsätze der Zelloberfläche (Frenzel 1885), welche sich basalwärts in die Gerüstfäden des Plasmas fort- oder doch an diese ansetzen. An die Basis des

Stäbchensaumes schließt sich nicht selten eine einfache oder doppelte Körnerreihe an (*Dytiscus*, Lepidopterenlarven, *Chrysopa*-Larve u.a.); Fig. 184.

Die herrschende Ansicht sieht in den Stäbchen unbewegliche Bildungen, welche als solche von den Cilien (Wimpern) und Flagellen (Geißeln) wohl zu unterscheiden sind. Die letzteren beiden

Formen extracytärer Differenzierungen sind bei den

Insekten bisher nicht nachgewiesen

und scheinen dem ganzen Stamm der Arthropoden zu fehlen. Indessen wollen einige Autoren, so Mingazzini (1889) bei *Lamellicornia*-Larven eine langsame Bewegung der Stäbchen beobachtet

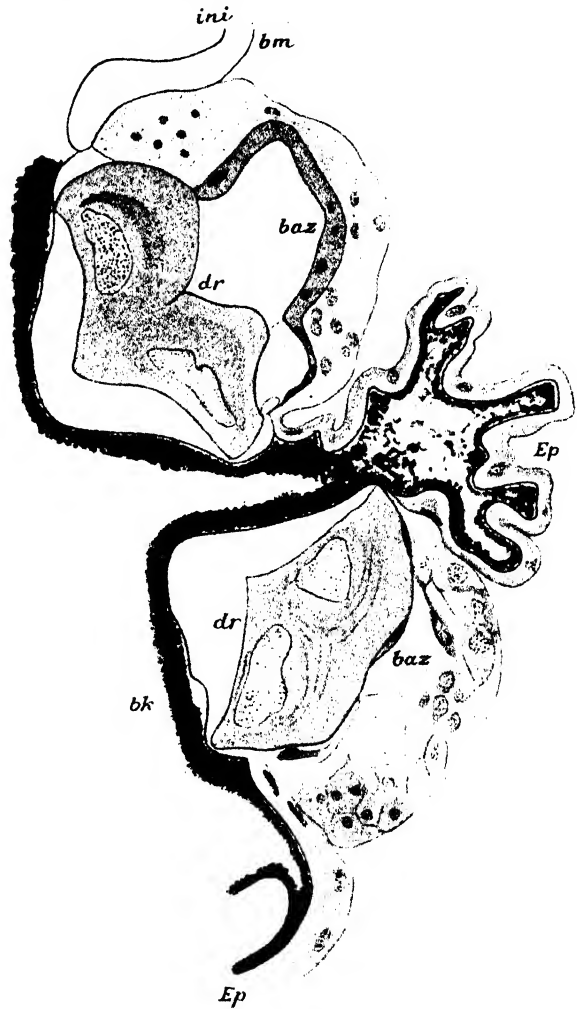


Fig. 183.

Stück eines Querschnittes durch die Darmwand einer jungen Imago von *Malacosoma castrense* L. ♀ mit Rectaldrüsen. Vergr. 340:1. (Deegener 1908.)

ini Intima; bm Basalmembran; baz Basalzellen; dr Rectaldrüsen; Ep Epithel der Darmwand; bk besophile Körnchen.

¹⁾ Dagegen kann eine basale Chitinmembran von ihnen gebildet werden (Hydrophiliden).

haben, welche sich dem Darminhalt mitteile. Die Frage nach der Bedeutung des Stäbchensaumes ist verschieden beantwortet worden. Van Gehuchten (1890) ist der Ansicht, daß der Stäbchensaum für die sekretorische Funktion der Zellen, die ihn tragen, nicht erforderlich sei, weil er, durch diese Tätigkeit zerstört, unbeschadet ihrer Fortdauer nicht neugebildet wird. Daß er mit der Sekretionsfähigkeit nichts zu tun habe, zeigt ferner der Umstand, daß die Stäbchen bei manchen Insekten überhaupt fehlen. Nach meinen eigenen Beobachtungen namentlich an der Larve von *Malacosoma castrense* L. (1908) und *Deilephila euphorbiae* L. (1909) schieben sowohl die Sekretkugeln als auch das diffuse Sekret der Epithelzellen bei ihrem Austritt die Stäbchen beiseite. Vielleicht ist das Rhabdorium eine Vorkehrung, welche auch dann den Weg für das austretende Sekret frei zu halten bestimmt ist, wenn der Darminhalt bei starker Füllung des Mesenterons der Epitheloberfläche eng anliegt. Als eine Schutzvorrichtung gegen Verletzungen durch die Nahrung (Frenzel) vermag ich die Stäbchen nicht anzusehen wohl aber spielen sie möglicherweise eine unterstützende Rolle bei der Resorption; denn wie sie das austretende Sekret nach Art eines Schwammes gleichmäßig über die Innenwand des ganzen Mitteldarms verteilen, könnten sie den verflüssigten Nahrungsbestandteilen gegenüber in ähnlicher Weise in Tätigkeit treten und so zur sicheren und schnelleren Aufsaugung der Nährlösung beitragen.

Eine Oberflächendifferenzierung kann auch in anderer Gestalt entwickelt sein, z. B. als einfache zarte Membran (Larve von *Lasius flavus* Deg. nach Karawaiew 1898). Die ältere Auffassung, nach welcher es sich in dem Rhabdorium um eine von Poren durchsetzte Chitinmembran handelt (Vangel, Beauregard, List, Bordas, Adlerz, Schiemenz u. a.) dürfte jetzt allgemein aufgegeben sein. — Bei der Larve von *Galleria mellonella* L. fehlt eine Oberflächendifferenzierung überhaupt (Metalnikoff). Da das Rhabdorium sich oft bei derselben Art, ja bei demselben Individuum verschieden verhalten und bald fehlen, bald deutlich entwickelt sein kann, empfiehlt Semichon (1903) zu seinem Studium solche Flüssigkeiten, welche (wie das Bouchardatsche Reaktiv) eine Koagulation des Albumins und Peptons und damit eine künstliche Veränderung des Stäbchensaumes nicht hervorrufen.

Das stets einschichtige Mitteldarmepithel besteht entweder nur aus einer Zellart (abgesehen von den Regenerationszellen an der Epithelbasis oder im Kryptenfundus), welcher dann sowohl die Sekretbildung als auch die Resorption (Plateau, Metalnikoff u. a.) obliegt, oder aus zwei verschiedenen Zellarten, welche beide sicher sekretorisch tätig sind, wenngleich sie verschiedene Sekrete produzieren. Da die Zellen, welche stets in der Mitteldarmwand angetroffen werden (Nährzellen) nach übereinstimmenden Angaben vieler Autoren in der Regel Sekretkugeln abscheiden, welche im Darmlumen noch längere Zeit ihre Form behalten können, sollte man sie unter einem bestimmten Namen (Frenzel nennt sie Zylinderzellen, ich habe den Namen Sphaerocyten vorgeschlagen) zusammenfassen und von den nur bei manchen Hexapoden (Lepidopterenlarven, *Cetonia aurata* L., *Gryllotalpa*, Ephemeriden, Aeschniden) entwickelten Becherzellen (Leydig, List u. a.) oder Calycocyten (Deegener) unterscheiden, deren acidophiles diffuses Sekret niemals in Kugelform auszutreten scheint. Auf diese Unterscheidung ist um so mehr zu dringen, als die Calycocyten und Sphaero-

cyten zwei morphologisch und physiologisch unzweifelhaft verschiedene Zellarten sind, zwischen welchen Übergänge nicht existieren.

Die Form und Plasmabeschaffenheit aller Mitteldarmzellen wechselt mehr oder minder im Anschluß an ihren jeweiligen Funktionszustand. Der Sekretionsvorgang der Sphaerocyten (Fig. 184) wurde von vielen Autoren, besonders eingehend von v. Gehuchten (1890) und mir (1909) studiert. In allen wesentlichen Punkten besteht Übereinstimmung bei den zahlreichen Insekten, welche beobachtet wurden. Fig. 184 a, b, c gibt drei Zustände der Sphaerocyten wieder: vor (a), während (b) und nach (c) der Ausstoßung der Sekretkugeln. Eine präformierte Öffnung für den Austritt des Sekretes existiert nicht. Indem die flüssige Sekretmasse durch das Rhabdorium, seine Stäbchen auseinanderdrängend, hindurchtritt, nimmt sie die Form einer

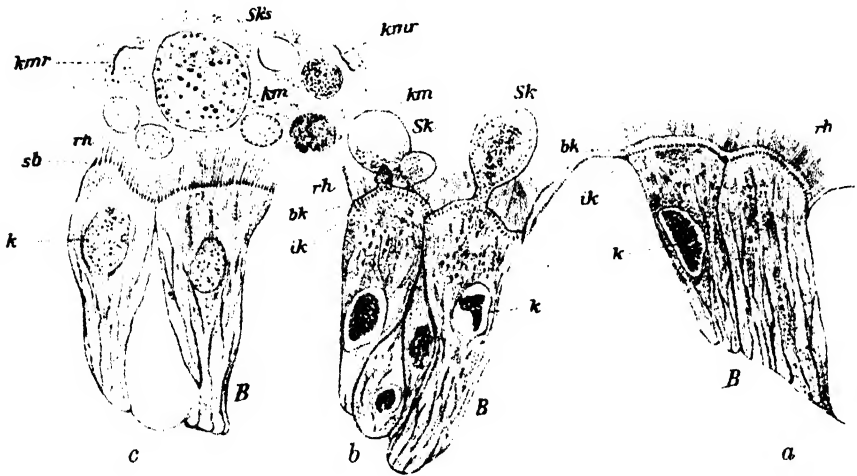


Fig. 184.

Zellen in verschiedenen Zuständen aus dem Darm einer normal ernährten Raupe von *Deilephila euphorbiae* L. nach 3 1/2 stündigem Hungern. Vergr. 340 : 1. (Deegener 1909).

B Zweite Zellart des Mitteldarmepithels (Sphaerocyten); *rh* Stäbchensaum (Rhabdorium); *k* Kerne; *ik* innere Körnerreihe; *bk* Basalkörnerreihe des Stäbchensaums; *Sk* Sekretkugeln; *Sks* Sekretkugelsekret; *km* Sekretkugelmembran; *kmr* Reste der Sekretkugelmembran; *sb* Stäbchenbasis. — Die Sekretionsphasen folgen aufeinander von rechts nach links (a—c).

Kugel an, welche sich peripherisch mit einem zarten Häutchen umgibt. Bald treten mehrere, bald nur eine Sekretkugel an jeder Zelle auf. Ihr von dem Häutchen umschlossener Inhalt erscheint (an fixiertem Material) entweder ganz hyalin oder körnelig. Unter der sich ablösenden und zuletzt nur noch durch einen Stiel mit der Zelloberfläche verbundenen Kugel schließt sich die Zelle (der Stäbchensaum und seine Basalkörnerreihe) wieder, während die Sekretkugel noch einige Zeit ihre Form behält, bevor sie im Darmlumen zerfällt. In anderen Fällen soll der Stäbchensaum während der Sekretion verschwinden.

Ganz anders verhalten sich die sogenannten Schleimzellen, für welche zutreffender der Ausdruck Becherzellen (Calycocyten) angewendet würde, weil ihr Sekret (wenigstens bei den Lepidopterenlarven) durchaus nicht schleimig ist. Während die Sphaerocyten,

wenngleich vielleicht nicht permanent, so doch in den Pausen zwischen je zwei Sekretionsphasen jedenfalls resorbierend tätig sind, haben wir in den Becherzellen allem Anscheine nach nur sezernierende Elemente vor uns. Ihr Sekret verdrängt bei vollständiger Füllung fast das ganze Plasma, welches dann die Sekretvacuole nur noch als dünne Schicht umhüllt, während der Zellkern in der Regel an der Basis liegt. Bei der Entleerung tritt an der Oberfläche der Zelle eine (sonst nicht vorhandene) Öffnung auf, durch welche das Sekret in das Darmlumen fließt. Der Austritt erfolgt nicht plötzlich, sondern allmählich, und der Kern folgt der Sekretvacuole bis zur Mitte der Zelle, jedoch nicht über diese hinaus, oberflächenwärts (Fig. 185 a, b, c). Jede dieser Zellen ist ebenso wie die Sphaerocyten zu wiederholten Sekretemissionen fähig.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, daß die Sekretentleerung nicht erst dann stattfindet, wenn das Tier Nahrung aufgenommen hat, sondern daß sie der Nahrungsaufnahme vorangeht, die Nahrung also das Sekret schon vorfindet. (*Deilephila euphorbiae* L. - Larve; *Dytiscus*-Imago.)

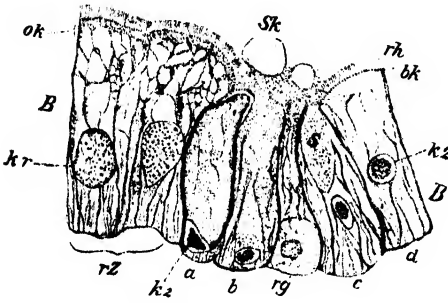


Fig. 185.

Darmepithel einer normal ernährten Raupe von *Deilephila euphorbiae* L. während der Nahrungsaufnahme; kombiniertes Bild. Vergr. 340:1. (Deegener 1909.)

a sekretgefüllte Calyocyte vor dem Sekretaustritt; b dieselbe während des Sekretaustrittes; c ein auf b folgender Zustand; d Übergangszustand von der Sekretabgabe zur Ruhe; B Sphaerocyten; k₁ Kerne; bk Basalkörnerreihe; rh Stäbchensaum; Sk Sekretkugel; ok Körnchenzone der Oberfläche der Sphaerocyten (B); k₂ Kern der ruhenden Zelle (rZ); rg Regenerationszelle.

Der Ablauf der Verdauung stellt sich nicht überall in der gleichen Weise dar. Während manche Raupen fast ununterbrochen fressen (Sphingiden) und schon eine Stunde nach vollständiger Sättigung sehr unruhig nach Futter suchen, obwohl der Kropf und Mitteldarm noch fast vollständig mit Nahrung angefüllt sind, verweigern Käfer (*Dytiscus*) oft noch länger als 24 Stunden nach der Sättigung die Nahrungsaufnahme. Bei ihnen wird die Nahrung im Kropfe verflüssigt

und tritt dann in den Mitteldarm über, wo die Verdauung fortgesetzt wird und die Resorption stattfindet, um möglicherweise erst im Dünndarm zum Abschluß zu gelangen. Obwohl Kropf und Mitteldarm nahrungseer sind, wird doch nicht immer sofort wieder zur Neufüllung geschritten. Dies hängt einerseits wohl mit dem verschiedenen Ernährungsbedürfnis zusammen, das bei Larven ausgeprägter zu sein pflegt als bei fertigen Insekten, andererseits mit der Beschaffenheit der Nahrung und schließlich mit der Leistungsfähigkeit der Verdauungsorgane, welche übrigens dem Ernährungsbedürfnis genau entspricht.

Es ist bekannt, daß Insekten (Larven wie Imagines) oft lange Zeit ohne Nahrungszufuhr leben können, ja daß manche Imagines überhaupt nicht mehr fressen. Diese Fähigkeit langen „Hungerns“ verdanken die Tiere in erster Linie ihrem reich entwickelten Fettkörper, welcher für längere Zeit ausreichende Reservenahrung enthält. Am längsten bleiben Larven vor der Verpuppung (*Lyda*, *Cim-*

bez u. a.) und Puppen ohne Nahrungszufuhr, indem sie oft nicht nur einmal überwintern, wie ja viele Larven und Imagines auch, sondern mehrere Jahre ohne Nahrung in ihrem Versteck ruhen. Über die Physiologie dieser Zustände sehr herabgesetzten Stoffwechsels ist nichts Näheres bekannt.

Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist der Mitteldarm von großen prismatischen großkernigen Zellen ausgekleidet und homomorph. Ob sie den Sphaerocyten gleichzusetzen seien, geht aus Karawaiew's (1898) Darstellung nicht hervor. Mit den Calyocyten sind sie jedenfalls nicht identisch. Ihre resorbierende Tätigkeit wird durch die in ihnen gelegenen zahlreichen Fettröpfchen wahrscheinlich gemacht. — Das Mitteldarmepithel der *Anthrenus*-Larve besteht aus einer Schicht hoher zylindrischer Zellen (Möbusz), das der *Chrysopa*-Larve aus großen polygonalen Zellen, welche am vorderen Ende des Darms lang gestreckt und etwas kolbenförmig sind, und deren Längsachse mindestens das dreifache der Querachsen beträgt, die jedoch analwärts platter und breiter werden und fast kubische Form annehmen (Mc. Dunnough). — Hochzylindrisch und schlank sind die Nährzellen bei *Anabolia laevis* Zett. (Larve); an der Basis stark verschmälert, oberflächenwärts mehr oder minder stark verbreitert und konvex vorspringend (keulenförmig) bei Raupen, Käfern u. a. — Bemerkt sei noch, daß bei *Anabolia* (Larve) zwar nur eine Zellart entwickelt ist, daß diese aber außer den Sekretkugeln noch andere (acidophile) Sekrete liefert. Ob diese letzteren mit jenen der Calyocyten als identisch angesehen werden können, ist nicht sicher aber wahrscheinlich, wenngleich Russ es für möglich hält, daß sie keine Sekrete, sondern Exkrete seien.

Eine ihrem Wesen nach noch nicht genügend aufgeklärte, genetisch wohl dem Mitteldarm zuzuschreibende, wenngleich auch in andere Darmteile sich erstreckende Bildung ist der Trichter (A. Schneider), eine zartwandige membranöse Röhre, welche aus Chitin besteht und die nicht verflüssigte Nahrungsmasse des Darms umschließt, also vom Epithel sondert. Die Ausdehnung des Trichters (der so wenig wie die peritrophische Membran mit dem Stäbchensaum identisch ist) ist sehr beträchtlich, da er von der Vorder-Mitteldarmgrenze bis zum After reicht, wo er jedesmal stückweise mit dem Kot abgestoßen wird. Nach Cuénot entsteht er am vorderen Mitteldarmende, wo er wahrscheinlich den Verlusten an seinem Ende entsprechend neu gebildet wird. Der ganze Schlauch liegt frei im Darmlumen. Der Trichter ist beschrieben von *Hydrophilus*, der Larve von *Chironomus plumosus* L., vorwiegend für kauende Insekten; aber auch bei Lepidopteren und Dipteren wurde er schon vor A. Schneider von Mecznikow, Wagner und Ramdohr gesehen. Nach Möbusz (1897) soll bei der *Anthrenus*-Larve die Intima des alten, während der Larvenhäutung abgestoßenen Epithels im Darm zurückbleiben und den Trichter bilden (?). — Rengel (1903) äußert sich, Schneider's Trichtertheorie verwerfend, wie folgt: „Da die Insekten nicht ununterbrochen Nahrung aufzunehmen imstande sind, so wechseln auch bei den Epithelzellen Zeiten sekretorischer Tätigkeit mit Zeiten, in denen die Sekretion nachläßt und ganz aufhört. Während solcher Ruhepausen überkleiden sich nun die Mitteldarmzellen an ihrer dem Lumen zugewandten Seite mit einer zarten Membran, einer wahren Intima, die bei wiederbeginnender Sekretion durch das Sekret abgehoben wird, dann frei in der Darmhöhle liegt und schließlich mit den Exkrementen durch den After aus-

gestoßen wird. Bei vielen Species bleiben diese Membranen so dünn, daß sie bald nach ihrer Loslösung durch die Bewegung des Darms zerrissen werden, wohingegen sie sich bei vielen anderen, z. B. der Imago von *Hydrophilus* und der Larve von *Vespa*, von großer Dauerhaftigkeit erweisen." — Ich selbst vermochte durch meine Beobachtungen an *Dytiscus*, *Deilephila euphorbiae* L. und *Malacosoma castrense* L. Rengel's Auffassung von der Entstehung des Trichters, den er vielleicht mit der peritrophischen Membran identifiziert hat, nicht zu bestätigen. Es wäre wünschenswert, daß Trichter und peritrophische Membran in ihrer Natur und Entstehung vergleichend genau studiert würden, wobei von dem Embryonalzustande ausgegangen werden müßte. Eine genaue morphologische und genetische Präzision dieser verschiedenen Oberflächenbildungen des Epithels erscheint zur Zeit noch nicht möglich. —

Peritrophische Membran. Diese von Balbiani so benannte Membran ist eine bei sehr vielen Insekten entwickelte, die Nahrung einscheidende Bildung, welche wohl nicht dem Trichter Anton Schneider's gleich gesetzt werden kann. Bei den Raupen (*Bombyx mori* L., *Malacosoma*, *Deilephila* u. a.) handelt es sich um einen zarten, wenngleich ziemlich festen, membranösen Schlauch, welcher den Darminhalt vom Epithel sondert und dieses vermutlich vor mechanischen Verletzungen durch die zellulosereiche Nahrung schützt. Sie scheint ein Produkt der Mitteldarmzellen zu sein und besteht (im Gegensatz zu dem Trichter) nicht aus Chitin. Übrigens gehen die Ansichten über ihre Herkunft auseinander. Während Balbiani, Verson, Mc. Dunning u. a. sie für eine Cuticularbildung des Mitteldarmepithels halten, soll sie nach v. Gehuchten und Cuénot das Produkt besonderer Zellen dieses Epithels sein, welche am vorderen Mitteldarmende liegen. Imms (1907) läßt sie im vorderen Abschnitte der Cardia entstehen. Dies scheint jedoch nicht für alle Insekten zuzutreffen, und in vielen Fällen ist die Entstehung der peritrophischen Membran dunkel. Sie dürfte mit der als „Cyste" (Ganin) von der *Myrmica*-Larve und (Karawaiew 1898) von der Larve des *Lasius flavus* Deg. beschriebenen Bildung identisch sein, die Karawaiew als dicke gelatinöse Masse schildert, welche den Darminhalt unmittelbar umhüllt und eine geschichtete Struktur zeigt. Sie kann fast die Dicke der Mitteldarmwand erreichen, wobei die Dicke der Schichten nach der Darmachse hin schnell abnimmt. Bei *Formica rufibarbis* F. ist die Verteilung der Schichten nach ihrer Dicke umgekehrt, d. h. die dickste Schicht liegt innen, der Darmachse am nächsten. — In der innersten Schicht wies Karawaiew große Fetttropfen nach. — Russ fand die peritrophische Membran bei der Larve von *Anabolia* und glaubt, daß sie zu dem Stäbchensaum in gewisser Beziehung stehe. Nach Stuhlmann (1907) wird sie (bei *Glossina*) periodisch an der ganzen Innenfläche des Darms gebildet. Die an Stelle des Stäbchensaaumes entwickelte Cuticula hebt sich ab, sobald die Funktion des Epithels beginnt.

Die Regenerationszellen.

Die Regenerationszellen sind in ihrer Natur als solche nicht von Anfang an richtig erkannt worden. Basch (1858) entdeckte sie zuerst bei *Blatta* und sprach sie als Drüsenkrypten an, eine Deutung, der sich Frenzel (1885), Faussek (1887), Visart (1894) anschlossen. Demgegenüber wurde dann von Miall und Denny (1886) die Drüsen-

natur der „Krypten“ bezweifelt, und Oudemans erkannte sie als Regenerationszellen, worin ihm alle neueren Autoren gefolgt sind, gestützt auf das inzwischen genauer bekannt gewordene Verhalten dieser Zellen.

Man findet die Regenerationszellen entweder an der Basis der Epithelzellen des Mitteldarms in ziemlich gleichmäßiger Verteilung über dessen ganze Wand zerstreut und unscharf von den benachbarten Nährzellen gesondert, bald einzeln (Larve von *Lasius flavus* Deg., Lepidopteren u. a.), bald zu kleinen Zellnestern oder Inseln (epithelial buds, Miall und Denny) vereinigt (*Anthrenus*-Larve, *Chrysopa*-Larve, Larve von *Anabolia*); oder sie liegen am blinden Ende der Divertikel, welche

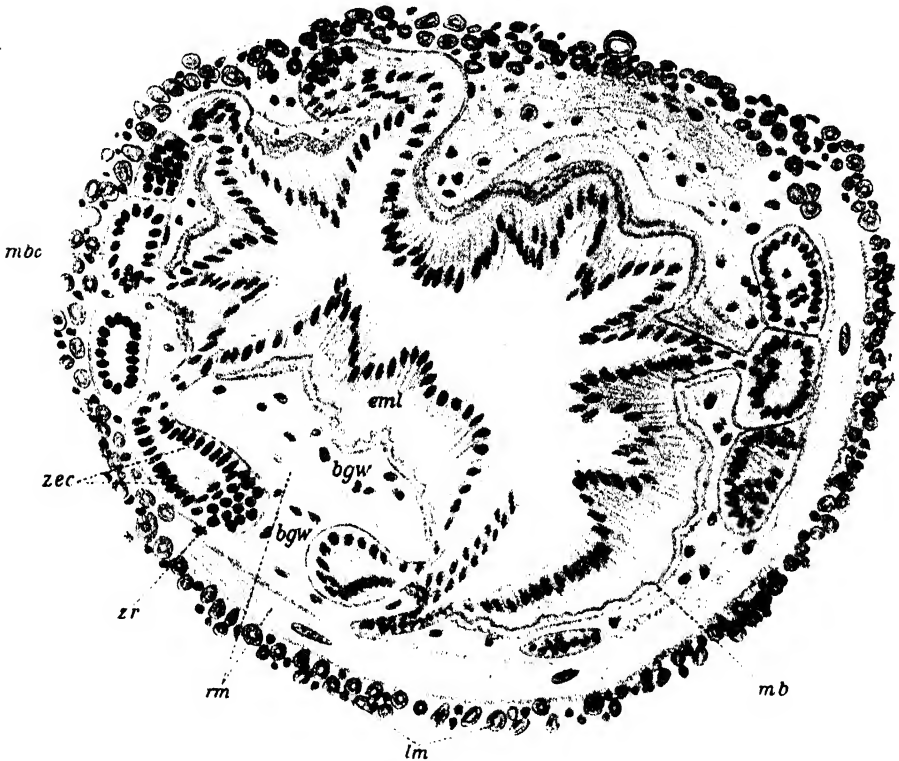


Fig. 186.

Querschnitt durch den Mitteldarm einer erwachsenen Larve von *Cybister*. Vergr. 125:1. (Deegener 1904).

eml Mitteldarmepithel (Stäbchensaum nicht eingezeichnet); bgw Bindegewebe; rm Ring-, lm Längsmuskeln; mb Basalmembran; zr Regenerationszellen; zcr Kryptenhalszellen; mbr Hüllmembran der Kryptenschläuche.

in größerer Anzahl im ganzen Bereiche des Mitteldarms mancher Insekten (Hydrophiliden, Dytisciden u. a.) entwickelt sind und lokale Ausstülpungen der Epithelwand darstellen. Diese Divertikel oder Krypten fallen insofern alle unter denselben genetischen Gesichtspunkt, als sie überall der epithelialen Wand des Mitteldarms angehören und an ihrem blinden Ende die Regenerationszellen enthalten; im übrigen aber können sie, soweit sie sonst in Tätigkeit treten, eine verschiedene Rolle spielen. Bei der *Dytiscus*-Larve stülpt sich die Darmwand, indem sie die Grenzlamelle vor sich hertreibt, zu zahlreichen Divertikeln aus, deren blindes Ende die Regenerationszellen in dicht gedrängtem Haufen

ausfüllen. Bei der Imago, deren Divertikel eine sehr beträchtliche Länge erreichen, beteiligen sich die Kryptenzellen wie bei der Larve mit Ausschluß der Regenerationszellen lebhaft an der Verdauung und sind mit einem deutlichen, niedrigen Stäbchensaume ausgestattet, welcher das hier stets vorhandene Lumen begrenzt. Das Epithel, welches an der Cryptenmündung direkt in das Nährepiethel übergeht, gleicht diesem morphologisch und physiologisch wesentlich und sezerniert (und resorbiert?) wie dieses (vgl. Fig. 186 und 187). Bei der *Hydrophilus*-Larve tritt wie bei *Dytiscus* das Kryptensekret in den Darm: bei beiden Tieren sind also die Krypten Verdauungsdrüsen, wenngleich nicht im Sinne spezialisierter Darmanhänge wie Leber, Pankreas usw. Dagegen haben sie bei der Imago von *Hydrophilus* diese Funktion nicht.

Der prinzipielle Unterschied, welchen Biedermann (1910) zwischen den Krypten des Mitteldarmepithels und den schlauchförmigen Divertikeln betonen zu müssen glaubt, gestützt darauf, daß „die ersteren

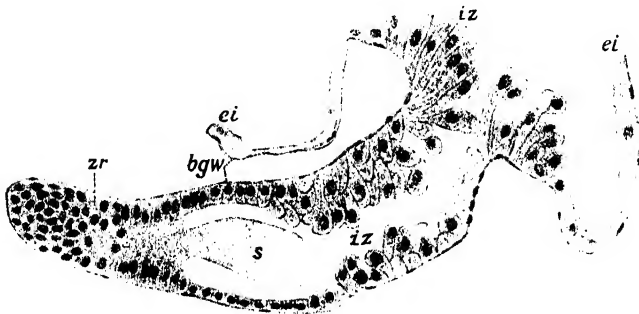


Fig. 187.

Längsschnitt durch einen Cryptenschlauch einer 19 Tage alten Puppe (während der Zellemission) von *Cybister*. Vergr. 100:1. (Deegener 1904.)

zr Regenerationszellen; bgw bindegewebige Hülle; ei Darmepithel, iz Darmzellen; s Secret der Cryptenzellen.

lediglich als Keimstätten des bei der Sekretion sich abstoßenden Mitteldarmepithels dienen, während jene Schläuche ohne allen Zweifel als Drüsen fungieren, welche ähnlich wie die „Leberschläuche“ vieler Crustaceen die Organe darstellen, in welchen hauptsächlich das Ver-

dauungssekret bereit wird“: läßt sich in dieser Fassung auf Grund der Tatsache kaum befürworten, daß z. B. bei *Dytiscus* die Zellen dieser Krypten, sofern sie nicht mehr indifferente Regenerationszellen sind, Sekrete liefern. Sie sind somit nicht lediglich Keimstätten, sondern außerdem auch Verdauungsdrüsen, wenngleich keine morphologisch und physiologisch differenzierten.

Die Regeneration des Mitteldarmepithels.

Sie findet nicht nur im Anschluß an die Häutungen und namentlich bei der Verwandlung der Larve in die Puppe statt, sondern vollzieht sich auch noch bei der Imago langlebiger Insekten, für welche sie zuerst von Bizzozero (1893) beobachtet und später von Rengel (1898) genau studiert (*Hydrophilus*, *Hydrous caraboides* L., *Hydrobius fuscipes* L.) und auch bei einigen Lamellicornia nachgewiesen wurde.

Der Mitteldarm der Hydrophiliden besteht aus dem einschichtigen Zylinderepithel, welches der Membrana propria aufliegt. Die Divertikel stehen nur nach der Abstoßung des alten Epithels mit dem Darm-lumen in offener Verbindung, sind dagegen während seiner resorbierenden und sezernierenden Tätigkeit von ihm abgeschlossen. Alle

Zellen der Darmwand (nicht des Divertikels) bilden an ihrer Basis eine Chitinmembran aus, welche das Darmepithel von den Krypten scheidet. Der Divertikelhohlraum ist mit Sekret gefüllt, welches Bizzozero für verdauendes hielt, während ihm Rengel diese Bedeutung abspricht. Bei der Abhebung des ganzen Mitteldarmepithels mit der basalen Chitinmembran von der Membrana propria tritt das Sekret trennend zwischen diese beiden Schichten. Die neuen, aus den Krypten stammenden Epithelzellen breiten sich dann auf der entopleuralen Grundlage als einschichtiges Epithel aus, doch bleibt ein beträchtlicher Rest von ihnen im Divertikel zurück. Die jetzt das Epithel bildenden Zellen waren (als Kryptenhalszellen) schon im Divertikel sekretorisch tätig, ohne daß ihr Sekret in das

Darmlumen gelangen konnte. Sie bilden eine neue basale Chitinmembran, und der Darm nimmt dieselbe Gestalt wieder an, die er vor der Regeneration seines Epithels hatte, während die Krypten ihren Zellverlust durch lebhaft Vermehrung wieder ausgleichen. Rengel glaubt die Haupttätigkeit bei der Abstoßung des Epithels der Längsfaserlage der Darmmuskulatur zuschreiben zu müssen. — Zur Zeit lebhaften Stoffwechsels (während der

Fortpflanzung) wird diese Regeneration alle 36 Stunden wiederholt (vgl. Fig. 188 und 189).

Bei *Dytiscus* beobachtete ich (1910) eine wesentlich andere Art der Epithelregeneration. Sie erfolgt hier nicht periodisch, sondern kontinuierlich, und ist nicht total, sondern es werden nur isolierte Zellen oder kleine Epithelfetzen ausgestoßen. Die Krypten sind nie durch eine Chitinmembran vom Darmlumen und Epithel gesondert, gestatten vielmehr zu jeder Zeit den Eintritt ihres Sekretes in die Darmhöhle und haben somit die Funktion von Verdauungsorganen. Die Muskulatur spielt bei der Epithelabstoßung keine Rolle. Mit den Hydrophiliden stimmt *Dytiscus* darin überein, daß am Ende der Divertikel die Regenerationzellen liegen, von welchen in letzter Linie (durch karyokinetische Teilung) der gesamte Epithelersatz ausgeht.

Auch vom larvalen Darm ist eine Erneuerung des Epithels beschrieben worden, doch sind die Angaben hierüber noch recht spärlich,

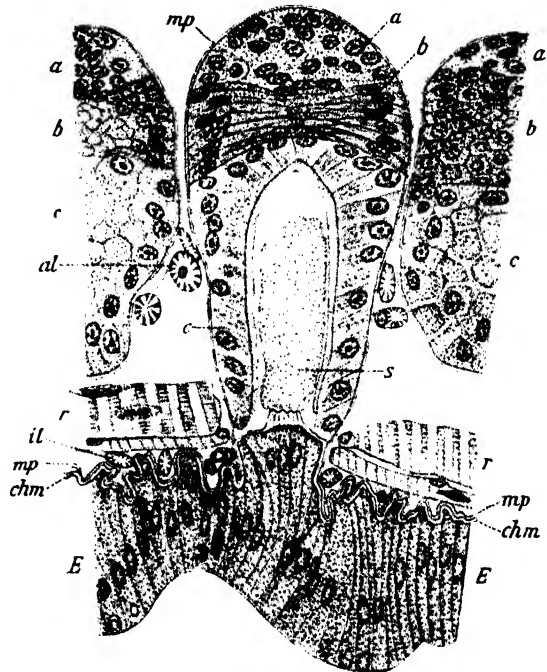


Fig. 188.

Schnitt durch den Mitteldarm von *Hydrophilus piceus* L. (Imago). Vergr. 320:1. (Rengel 1898.)

a Regenerationsherd; b und c zwei Generationen jugendlicher Epithelzellen; mp Membrana propria; al äußere Längsmuskeln; s Sekret; r Ringmuskeln; il innere Längsmuskeln; chm Chitinmembran; E Epithel der Darmwand.

und es ist zur Zeit noch nicht möglich zu entscheiden: 1. ob die Erneuerung des Epithels nur während der Häutungen stattfindet; 2. ob eine totale, simultane oder partielle kontinuierliche Erneuerung erfolgt. — Möbusz (1897) fand bei *Anthrenus* und *Dermestes*, daß auch während des Larvenlebens und zwar zugleich mit den Häutungen totale Epithelregenerationen im Mitteldarm stattfinden. Sie spielen sich nach seiner Darstellung in genau derselben Weise ab wie während

der Nymphose, und das neue Epithel wird von Regenerationszellen gebildet. Auch die Basalmembran des alten Epithels soll in das Darmlumen abgestoßen werden. Eine Nachprüfung dieser Angaben durch ein ausgedehntes vergleichendes Studium dieser Verhältnisse wäre sehr erwünscht.¹⁾ Hinsichtlich der Abstoßung und Neubildung des Mitteldarmepithels während der Metamorphose muß auf das betreffende Kapitel verwiesen werden. —

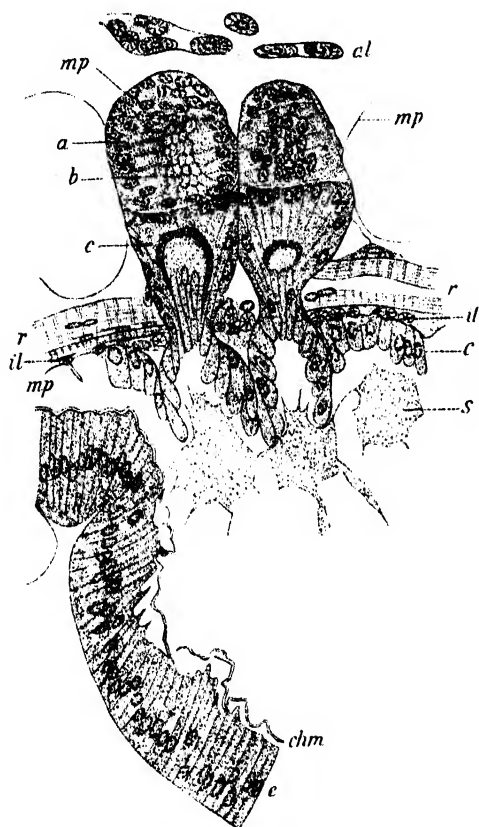


Fig. 189.

Querschnitt durch den Mitteldarm von *Hydrophilus piceus* L. (Imago) während der Abstoßung und Neubildung des Epithels. Vergr. 200:1. (Rengel 1898.)

al äußere Längsmuskeln; mp Membrana propria; a Regenerationsherd; b, c zwei Generationen junger Epithelzellen; r Ringmuskeln; il innere Längsmuskeln; s Sekret; chm Chitinnmembran; e abgestoßenes Epithel.

salmembran zur Pleura, verweisen jedoch auf den Abschnitt über die Grenzlamelle, S. 284.

3. Die Entopleura

(das Darmfaserblatt, Splanchnopleura).

Der epitheliale Darmschlauch kann in allen seinen Abschnitten von Zellen oder deren Derivaten umgeben sein, welche, der mittleren Körperschicht angehörig, in der Regel als Mesoderm bezeichnet werden und die Entopleura bilden, deren wichtigster Bestandteil die Darmmuskulatur ist. Die Entopleura hat ein mehr oder minder lockeres Gefüge und pflegt an den einzelnen Darmabschnitten verschieden entwickelt zu sein. Wir rechnen hier aus praktischen Gründen auch die Basalmembran zur Pleura,

¹⁾ Nach Sommer (1885) findet bei *Macrotoma plumbea* L., nach Prowazek (1900) bei *Isotoma* und *Achorutes viaticus* Fourcr. und nach Folsom und Welles (1906) bei den Collembolen eine periodische Abstoßung des Mitteldarmepithels während der Häutungen statt. — Verwiesen sei auf eine im Manuskript vorliegende Arbeit von Max Braun, die sich mit der Epithelregeneration beschäftigt. (Inzwischen als Dissertation in Berlin erschienen: Das Mitteldarmepithel der Insekten-Larven während der Häutung. Dezember 1911.)

Die Muskulatur ist namentlich mächtig im Bereiche derjenigen Grenzbezirke ausgebildet, welche durch Ringmuskeldruck abgeschlossen werden können, also da, wo sie die Bedeutung von Sphinkteren besitzt (Vorder-Mitteldarmgrenze, wo häufig der muskulöse Proventriculus entwickelt ist; Pylorus, Analsphinkter). Am Pharynx besonders spezialisiert, das Eintreten der Nahrung in den Mund zu bewirken, reguliert die Muskulatur am Anus die Kotentleerung. Begreiflicherweise ist bei den saugenden Imagines und Larven (Neuroptera, Diptera, *Dytiscus*) die Pharynxmuskulatur besonders gut entwickelt, weil sie hier nicht nur schluckend, sondern auch Nährflüssigkeit einpumpend zu wirken hat. — Ein Sphinkter mit stärkerer Muskulatur kann ferner an der Grenze zwischen Dünndarm und Rectum auftreten (Larve von *Cybister*). Radiäre Muskeln (Dilatatoren) kommen nur in der vorderen und hinteren Darmpartie vor (Pharynx, Rectalende). Das übrige, den Darm umspinnende Muskelnetz hat die Bewegung der Nahrung in der Darmhöhle zu besorgen.

Am Vorderdarm findet man innere Längsmuskelfasern und äußere, jene umfassende Ringfasern; ferner radiäre Muskeln als Erweiterer des Pharynx. — Am Mitteldarm liegen die Längsmuskeln außen, die Ringmuskeln innen. Der Enddarm hat eine äußere und innere Ringfaserlage, welche die Längsfasern zwischen sich fassen. Es kommen jedoch vielfach Abweichungen von diesem Schema vor. So hat der Mitteldarm von *Hydrophilus* eine innere Längs-, mittlere Ring- und äußere Längsfaserlage (Rengel 1898). Die kräftigen äußeren Längsfasern verlaufen zwischen zwei der hier entwickelten Divertikel und legen sich mit seitlichen und Endverästelungen teils an die Kryptenschläuche an, teils treten sie an die innere Muskellage heran. Ferner sind besondere Kryptenmuskelzellen nur lateral an deren Fundus entwickelt und schmiegen sich ihm eng an. Jedem blinden Kryptenende kommt eine Anzahl solcher verästelter sternförmiger Muskelzellen zu, welche einschichtig geordnete Myofibrillen in sehr verschiedener Verlaufsrichtung zur Ausbildung bringen (K. C. Schneider 1902). Auch der Grenzlamelle des Darmschlauches liegen ähnliche sternförmige Zellen innig an.

Bei der Larve von *Lasius flavus* Deg. ist der Vorderdarm nur mit Ringmuskeln ausgestattet, ebenso das Ösophagusende der *Anthrenus*-Larve. Nach Mingazzini (1889) liegen bei den Lamellicornia-Larven die Ringmuskeln innen, die Längsfasern außen. Die *Anthrenus*-Larve hat am Mitteldarm nur eine äußere Längs- und eine innere Ringfaserlage (Möbusz), ebenso das Vorderende des Enddarms der *Anabolia*-Larve (Russ). Beaugregard findet die umgekehrte Lagerung der Muskelschichten, kurz es treten mannigfache Verschiedenheiten auf.

In den meisten Fällen sind die Darmmuskeln quergestreift und nach dem Typus der Myen gebaut. Doch sind einige Autoren dafür eingetreten, daß auch Muskelfasern vorhanden seien, welche der Querstreifung entbehren (Frey, Leuckart, Sirodot, Minot, List, Vosseler, van Gehuchten, Leydig); solche erkennt Mingazzini (1889) nur den Larven zu.

Zwischen der epithelialen Darmwand und der Muscularis findet man, gewöhnlich in verschiedener Anzahl und zuweilen in beträchtlicher Häufung, freie oder miteinander locker verbundene Zellen verschiedener, vielfach nicht hinlänglich bekannter Natur, wie sie auch sonst in den

Leibeshöhlenräumen angetroffen werden. Nur z. T. dürften sie als besondere spezifische Elemente der Entopleura angesehen werden müssen.

Wir finden ferner folgende Bestandteile der Entopleura: die Grenzlamelle, Basalmembran (*Tunica propria*), eine nur selten vorhandene seröse Hülle und die in sie eindringenden Endverzweigungen der Tracheen, welche oft den Darm auffallend reich umspinnen (z. B. Lepidopterenraupen, Enddarm der darmatmenden Odonatenlarven) und an das Epithel herantretend auch in dieses einzudringen scheinen.

Die Grenzlamelle kann vollständig fehlen (z. B. Vorderdarm von *Malacosoma castrense* L. Raupe und Imago, Larve von *Lasius flavus* Deg., *Anthrenus* [Enddarm], Enddarm von *Hydrophilus*). Bei *Cybister* und *Dytiscus* ist sie am Mitteldarm deutlich entwickelt, übrigens aber bei der Larve und Imago nicht identisch, da sie während der Metamorphose mit dem Epithel abgestoßen und durch eine neue zellige Lamelle ersetzt wird, welche auch die Kryptenschläuche außen umhüllt. — Es wäre im Interesse einer eindeutigen Terminologie wohl besser, von einer Basalmembran nur da zu sprechen, wo es sich um ein kernfreies Häutchen an der Basis der Zellen handelt, welches genetisch auf das Epithel selbst zu beziehen ist und eine extracytäre basale Differenzierung bindiger Natur darstellt; von einer Grenzlamelle dagegen nur dann, wenn der pleurale Ursprung durch entwicklungsgeichtliche Untersuchung nachgewiesen worden ist. Als indifferenten Ausdruck, der es unentschieden läßt, ob dieser oder jener, oft nicht ohne weiteres erkennbare Ursprung vorliegt, könnte man dann die Bezeichnung *Tunica propria* wählen.

Bei *Tenebrio molitor* L. (Larve) und *Anabolia laevis* Zett. (Larve u. Imago) bildet die Basalmembran eine kern- und strukturlose Hülle von beträchtlicher Stärke.

Seröse Hülle. Sie erscheint z. B. bei der Larve von *Hydrophilus* (Rengel, Deegener) als strukturlose Membran, welche den Mitteldarm nach außen von der Muskulatur und den Divertikelenden umgibt, ohne jedoch, wie es scheint, lückenlos geschlossen zu sein. Sie wird in später embryonaler Zeit gebildet; ob sie aus embryonalen Bindezellen hervorgeht, die sich aneinanderlagern und unter Verlust der Kerne zu einem hyalinen Strange ausziehen, ist nicht sicher ermittelt. Auch scheint es, als ob diese seröse Hülle oft nur unvollständig entwickelt sei oder nur zeitweise auftrete (*Cybister*), ohne ein zusammenhängendes Häutchen zu bilden. Mc. Dunnough (1909) fand bei *Chrysopa* (Larve u. Imago) eine seröse Hülle am Mitteldarm, welche sich zwischen die innere Ringmuskelschicht und die äußere Längsmuskellage einschiebt. Den meisten Insekten dürfte sie ganz fehlen. Übrigens sah sie Mc. Dunnough auch am Dünndarm der *Chrysopa*-Imago zwischen Muskulatur- und Basalmembran, und ich konnte sie am Vorderdarm der *Cybister*-Larve als sehr dünnes, mit Säurefuchsin färbbares Häutchen außerhalb der Muskulatur nachweisen. Neuerdings hat sie auch Russ (1908) bei der Larve von *Anabolia* gefunden, wo sie als kernlose Membran außerhalb der Muskulatur den ganzen Darmkanal umhüllt, jedoch nicht lückenlos abschließt.

4. Anhänge des Darmkanals usw.

Die Anhänge des Mitteldarms (Divertikel, Kryptenschläuche) wurden schon behandelt, daher hier nur die Speichel- und Spinndrüsen, die Malpighischen Gefäße und die Analdrüsen besprochen werden sollen.

Speicheldrüsen.

Die Speicheldrüsen treten regelmäßig in bestimmten topographischen Beziehungen zum Vorderdarm und dem Munde auf, ohne jedoch bei allen Insekten entwickelt zu sein; sie fehlen vielen Käfern ganz und treten bei anderen nur in Gestalt einzelliger Drüsen auf, welche dem Ösophagusepithel angehören. Die gesonderten Speicheldrüsen münden entweder in den Vorderdarm selbst ein, oder sind außer jedem Zusammenhang mit ihm. Ob beide Formen unter den gleichen genetischen Gesichtspunkt fallen, ist zweifelhaft.

Erwähnt seien hier kurz die von Gazagnaire (1886) beobachteten Unterlippendrüsen von *Hydrophilus*, welche Mingazzini für Hautdrüsen von ähnlicher Art hält, wie die von Leydig für Wasserkäfer beschriebenen Integumentaldrüsen.

In den meisten Fällen bilden die Speicheldrüsen besondere selbständige Organe, welche zu einem oder mehreren Paaren entwickelt sind. So haben die Apiden vier paarige und eine unpaare Drüse (Schiemenz, Knüppel):

1. Ein Paar von Kopfspeicheldrüsen, welches sich aus einzelligen, mit ihren Ausführungsgängen in einen stark chitinierten Kanal einmündenden Drüsen aufbaut; der chitinierte Kanal mündet in den Pharynx.

2. Paarige, ebenfalls im Kopfe gelegene, aus acinösen Drüsen bestehende Speicheldrüsen, deren Ausführungsgang sich mit dem des dritten Drüsenpaares vereinigt.

3. Ein thorakales acinöses Drüsenpaar.

4. Ein an der Basis der Kiefer gelegenes Paar in Form kleiner Drüsensäcke.

5. Die unpaare, im Rüssel liegende, aus einer Gruppe einzelliger Drüsen (Adenocyten) bestehende Speicheldrüse.

Die Bienen sind (wie auch die Musciden) instande, mit Hilfe ausfließenden Speichels feste Stoffe (Zucker) aufzulösen und dann durch den Rüssel aufzusaugen. Nach Bordas (1894) steigt die Anzahl der Speicheldrüsen bei den Ichneumoniden auf sechs Paare, welche ihrer Lage nach als thorakale, supracerebrale, mandibulare, sublinguale und maxillare unterschieden werden. — Bei *Andrena* finden sich noch mehr Speicheldrüsen, deren Lage und Bezeichnung obenstehende Fig. 190 wiedergibt.

Bei allen Orthopteren sind paarige Speicheldrüsen vorhanden und bilden jederseits ein traubiges Drüsenorgan von größerem oder geringerem Umfang, welches sich aus einer wechselnden Anzahl ovaler Säckchen aufbaut. Die Ausführungsgänge, welche mit einem chitinenen Spiralfaden ausgestattet sind (L. H. Fischer 1853), vereinigen sich miteinander, um schließlich in den gemeinsamen Kanal einzumünden, welcher den Speichel dem Munde zuführt. Eine größere Speichelmenge sammelt sich für den gelegentlichen Gebrauch in einem ziemlich umfangreichen,

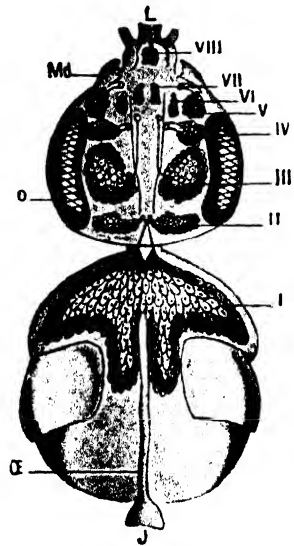


Fig. 190.

Speicheldrüsen von *Andrena*, vergr. (Nach Bordas aus Henneguy 1904.)

I thorakale Drüsen; *II* Postcerebraldrüsen; *III* Supracerebraldrüsen; *IV* Lateropharyngealdrüsen; *V* Mandibulardrüsen; *VI* Internomandibulardrüsen; *VII* Sublingualdrüsen; *VIII* Lingualdrüsen; *Md* Mandibeln; *L* Zunge; *O* Komplexaugen; *E* Ösophagus; *J* Kropf.

sackförmigen Reservoir, welches bald dem Ausführungsgang anhängt, bald unmittelbar hinter dem Munde sich in diesen öffnet, bald ganz fehlt (Acridiidae, Phasmidae). Sehr wohlentwickelt sind die Speichelorgane bei den Locustiden, Grylliden, Mantiden, Blattiden, sehr schwach dagegen bei den Acrididen (Dufour 1834). Die Speicheldrüsen der Man-

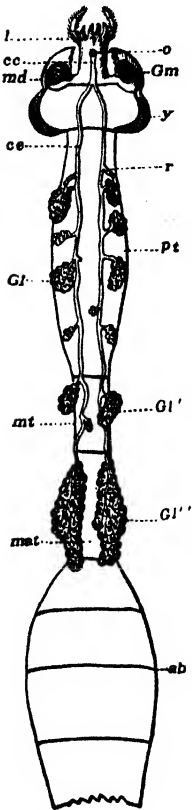


Fig. 191.

Die Speicheldrüsen von *Mantis religiosa* L. (Bordas 1907.)

ab Abdomen; ce unpaarer Ausführungsgang; ce paarige Ausführungsgänge; Gl prothorakale Drüsenlappchen; Gl' kleine Drüsenlappchen; Gl'' große Drüsenlappchen; Gm Mandibulardrüsen; l Labium; mat Metathorax; o Speicheldrüsenmündung; pt Prothorax; r Endpartie der rudimentären Reservoirs; y Complexaugen.

tiden sind etwas abweichend gebaut (Fig. 191). Sie setzen sich aus einer größeren Anzahl gesonderter Trauben zusammen, welche in den drei Thoraxsegmenten liegen, und deren letzte noch mit ihrem Ende die abdominale Leibeshöhle erreicht. Die paarigen seitlichen Ausführungsgänge vereinigen sich im Kopfe miteinander, und der gemeinsame kurze Endkanal mündet, ventral vom Ösophagus verlaufend, in der Medianlinie des Submentums, nachdem er vor seiner Mündung eine kleine kuglige Blase gebildet hat. Die Kürze des gemeinsamen Ausführungskanals läßt vermuten, daß ursprünglich die rechte und linke Drüsengruppe gesondert mündeten. Jedenfalls sind die Speicheldrüsen außer jedem Zusammenhange mit dem Darm. Auf ihrem Wege nach vorn nehmen die paarigen Gänge die kurzen Ausführungskanäle der einzelnen Drüsen auf. Diese letzteren sind nur schwach und in Gestalt kleiner Säckchen entwickelt, welche, konisch oder abgerundet, blind endigen. Den histiologischen Bau der Drüsensäckchen veranschaulicht Fig. 192. Jeder Acinus besitzt außen eine zarte kernführende Hülle, eine einfache Schicht großer Drüsenzellen und eine hyaline chitinöse Intima; diese letztere setzt sich in die ausführenden Kanälchen fort, deren Wand aus abgeplatteten Zellen besteht. In den Kanälchen ist die Intima mit jenem Spiralfaden ausgestattet, welcher hier oft (wie bei den Tracheen) das Lumen versteift und zum Austritt des Speichels stets offen erhält (Bordas 1907).

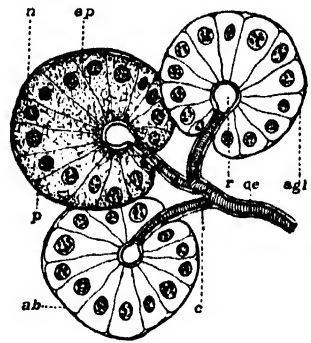


Fig. 192.

Querschnitt durch 3 Läppchen (agl) der Speicheldrüsen von *Mantis religiosa* L.; vergr. (Bordas 1907.)

ab Tunica propria; ce gemeinsamer Kanal der drei Lobuli; c spezieller Ausführungsgang eines Drüsenlappchens; ep Drüsenepithel; n Kerne der Epithelzellen; p Cytoplasma; r zentraler Hohlraum der Acini.

Bei den Termiten sind Labral-, Mandibular- und Labialdrüsen entwickelt, welche Holmgren (1909) als umgewandelte Coxaldrüsen auffaßt. Die Labraldrüsen sind einfache Hautdrüsen, welche zusammen in einer Gruppe ausmünden. Die beiden anderen stellen zusammengesetzte Drüsen dar, die jedoch unter sich verschieden sind. Im Mandi-

bularsegment liegt die unpaare „Fontanellendrüse“ (vgl. Hagen 1858, Grassi 1893, Pérez 1894, Holmgren 1909).

Die Mallophagen besitzen paarige Speichelorgane, welche aus Drüse und Reservoir bestehen, die beide von kugel-, bohnen-, nieren- oder schlauchförmiger Gestalt sind. Sie liegen dem Kropf oder Mitteldarm an. Die Speichelbehälter sind mit einer zähflüssigen Substanz gefüllt (Näheres bei Grosse 1885).

Sehr merkwürdige Verhältnisse haben sich bei den Rhynchoten ausgebildet. Die Heteropteren haben zwei Paare von Speicheldrüsen: 1. die Hauptspeicheldrüse, deren Ausführungsgang zu der „Speichelpumpe“ führt; 2. die accessorischen Drüsen, deren bisweilen sehr langer und gewundener Ausführungskanal in den der Hauptspeicheldrüse einmündet. Die Hauptdrüsen liegen im Thorax auf gleicher Höhe mit dem „Magen“.

sind zwei- oder mehrlappig, und ihre zellige Wand umschließt einen weiten Hohlraum. Die schnurförmigen accessorischen Drüsen sind in der Halsregion aufgeknaeuelt, ihr sehr langer Ausführungsgang bildet einen Kopf- und einen Abdominalschenkel, der oft geschlängelt verläuft.

— Bei den Hydrocores liegt die Hauptspeicheldrüse entweder im Kopfe oder im Thorax, ist in der Regel zweilappig und englumig; die accessorische Drüse gehört dem Thorax an und dient im Gegensatz zu den Geocores als Speichelreservoir. Die Ausführungsgänge sind kurz und mit einfacher Membran ausgekleidet. — Bordas (1905) beschreibt für *Nepa cinerea* L. zwei gesondert ausmündende Speicheldrüsenpaare: die cephalothorakalen und die thorakalen Drüsen. Die voluminösen Thorakaldrüsen liegen zu beiden Seiten des Vorderdarms und des vorderen Mitteldarmendes (Fig. 193).

Jede von ihnen besteht aus einem zylindrischen s-förmig gekrümmten Hauptteil, der zahlreiche in ein gemeinsames Lumen sich öffnende Acini enthält und von dessen vorderem Ende drei Gänge ausgehen: der Ausführungsgang der Drüse, der Gang des Speichelreservoirs und ein Gang zu der accessorischen Drüse. Hinsichtlich der Einzelheiten sei auf die Fig. 193 und auf die Mitteilung von Bordas verwiesen. — Die cephalothorakalen oder Maxillardrüsen sind bei *Nepa* schwach entwickelt und von den thorakalen ganz verschieden. Sie erstrecken sich bei einer Länge von $2\frac{1}{2}$ mm vom vorderen Prothoraxdrüsen bis zur Schnabelwurzel, und jedes Organ besteht aus einem sezernierenden distalen sackförmigen Abschnitt und einem sehr kurzen zylindrischen Ausführungskanal.

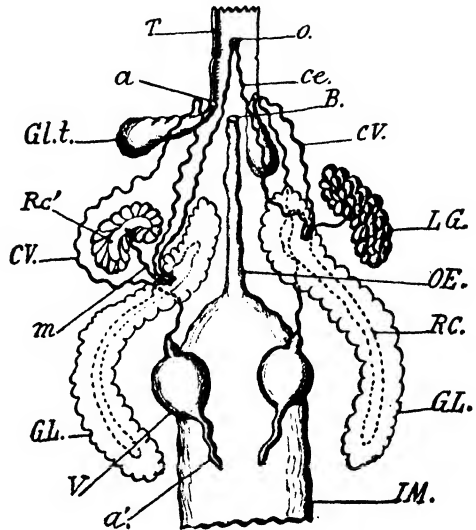


Fig. 193.

Speicheldrüsen von *Nepa cinerea* L., wenig aus ihrer natürl. Lage verschoben. Vergr. (Bordas 1905.)

B Mundöffnung; OE Oesophagus; IM Mitteldarm; GL Speicheldrüsen; RC Sammelreservoir; LG sekundärer Drüsenlappen; Rc' sein Reservoir; ce Ausführungsgang der Speicheldrüsen; o Drüsenmündung; T Schnabel; CV Ausführungsgang des Reservoirs; V, a' dessen tubulöser Anhang; m Kanal des sekundären Drüsenlappens; GL cephalothorakale Drüse, a ihre Mündung.

Die Fulgoriden besitzen drei Paare von Speicheldrüsen: die Hauptspeicheldrüse, deren Gang zur Speichelpumpe führt, sind klein und liegen im Hals. Von den beiden anderen Drüsenpaaren ist das eine sehr umfangreich, durchsetzt den Thorax und reicht bis zur Mitte des Abdomens. Die drei Kanäle vereinigen sich miteinander.

Die Wirkungsweise der Speichelpumpe (Wanzenspritze) ist aus Fig. 194 leicht zu erkennen. Dieses Organ liegt an der Ventralseite des Kopfes unter dem Pharynx. Die Aufgabe des eigenartigen Apparates besteht darin, die in den (eine Muskelpleura entbehrenden) Ausführungsgängen enthaltene Flüssigkeit in den von ihm ausgehenden Kanal einzupumpen. Dieser Kanal mündet zwischen Labium und Maxille I aus und läßt das durch die Pumpe eingetriebene Speicheldrüsensekret in die mittels der Stechborsten hergestellte Wunde fließen.

Bei *Cicada plebeja* Scop., *Tettigonia orni* Scop., *Cicadatra hyalina* Fabr. und *atra* Ol. und *Cicadetta montana* Scop. verbinden sich die obere und untere tubulöse Drüse jederseits durch einen Gang miteinander. Die untere Drüse entsendet zwei Kanäle, deren einer sich mit dem entsprechenden der anderen Seite verbindet und somit einen gemeinsamen Ausführungsgang bildet, welcher zu der „Wanzenspritze“ führt. Der andere Kanal wendet sich dagegen nach vorn, durchsetzt einen Komplex runder einzelliger Drüsen, zieht unter Schlingenbildung nach unten, dann nach hinten und endet nach vorn umbiegend blind (Gadd 1909).

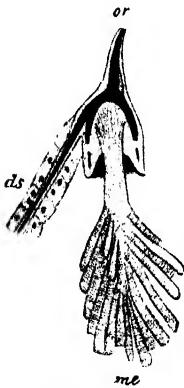


Fig. 194.

Saugpumpe (Wanzenspritze) von *Pyrhocris apterus* L. Vergr.

(P. Mayer 1875.)

me Pumpmuskel; ds Speichelgang; or Mündung in den Rüssel.

Der Speichel der phytophagen Hemipteren zeigt alkalische Reaktion und scheint die doppelte Aufgabe zu haben, einmal den Zufluß des Saftes zu der gereizten Stelle zu bewirken und ferner die Zellulose aufzulösen und vielleicht die Verdauung zu beginnen. Die Blutsauger (*Cimex*, Reduviiden, Hydrocores) haben weniger stark entwickelte accessorische Drüsen (Bugnion 1907).

Die weitgehenden Verschiedenheiten in der Ausbildung der Speicheldrüsen bei den Rhynchoten treten uns auch in der Gruppe der Pflanzenläuse entgegen, bei welchen diese Organe auf folgenden

Grundtypus zurückgeführt werden können: sie sind paarig, schlauchförmig, mehr oder minder gelappt und münden durch einen gemeinsamen Ausführungsgang vor der Mundhöhle aus. Dieser Grundform entspricht noch am meisten *Chionaspis* (Fig. 195), bei welcher die beiden symmetrisch gelegenen Drüsenschläuche mit stark verdickten Wandungen einen engen chitinösen Kanal umschließen, an zwei oder drei Stellen geknickt sind und am blinden Ende gewöhnlich eine Bifurkation erfahren. Bei *Aspidiotus* treten die Anschwellungen zwischen den Einschnürungen schärfer hervor, und die Bifurkation des blinden Endes erstreckt sich meistens nur auf das Kanallumen. Bei den Aphiden schwillt das blinde Ende der Drüse birnenförmig an, während sich das Lumen nach der Mündung hin verschmälert. Bisweilen sind zwei oder mehrere solche Anschwellungen vorhanden, die in verschiedenem Grade entwickelt, zu beiden Seiten liegen können. Am stärksten weichen *Lecanium*, *Coccus*, *Dortheisia* von der Norm ab, indem sich bei ihnen das blinde Drüsenende

in mehrere Zweige spaltet, deren jeder an seinem Ende einen fast sphärischen Körper trägt, welche den birnenförmigen Anhängen der Aphiden entsprechen. Der Schlauch ist zu einer engen gleichmäßigen Röhre geworden und dient als Ausführungs-gang (Mark 1877, auf dessen detaillierte Darstellung hier verwiesen sei).

Die Psylliden haben zwei im Prothorax zu beiden Seiten der Unterlippe gelegene Speicheldrüsen von kuglicher Gestalt (Witlac-zil 1885).

Bei *Chermes* sind nach Cholodkowsky die Speichelorgane am stattlichsten bei der gallenbildenden Fundatrix entwickelt, und ihr Sekret übt den gallenbildenden Reiz auf die Nährpflanze aus. Die in einem Paare vorhandenen Drüsen gehören der Vorderbrust an und münden mit gemeinsamem Ausführgang an der Basis des Labiums in die Mundhöhle. Jede Drüse (Fig. 196) besteht aus drei rundlichen Acini. Dem

von je drei Acini abtretenden, gemeinsamen Ausführgange hängt eine accessorische Drüse an. Jeder Acinus besteht aus zwei großkernigen Zellen. Die drei Acini jeder Hauptdrüse sind von einer zarten, bindegewebigen, wenige kleine Kerne führenden Haut umschlossen. Das Lumen des gemeinsamen Ausführganges erweitert sich an der Mündung unter Verdünnung seiner Cuticula zu einem Speichelreservoir.

Bei der Larve von *Chrysopa* sind paarige Kopf-speicheldrüsen entwickelt, welche als lange dünne Schläuche zu beiden Seiten des Ösophagus liegen und gesondert an der Basis der Kieferzangen in die Kanäle münden, welche durch die Verbindung von Mandibeln und Maxillen entstanden sind. Ihr

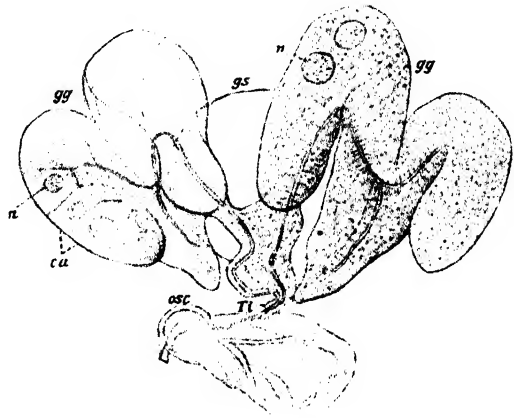


Fig. 195.

Speicheldrüsen von *Chionaspis aspidistrae* Signoret, umgeschlagen, um ihre Unterseite zu zeigen; Vergr. 175:1. (Mark 1877.)

ca Zellen; n deren Kerne; gg paarige Speicheldrüsen; gs unpaare Speicheldrüse; ti Intima.

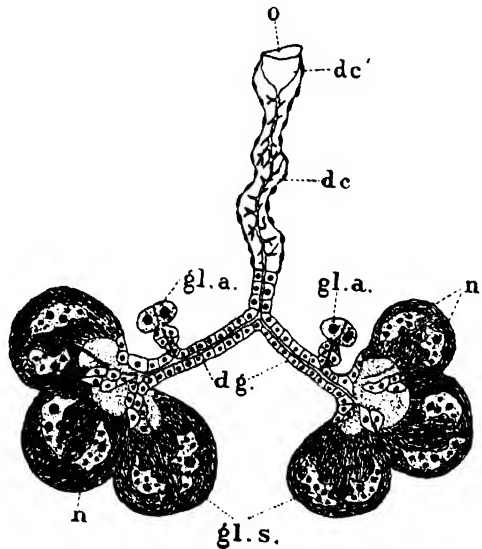


Fig. 196.

Speicheldrüsen einer Fundatrix von *Chermes lapponicus* Chldky.; halbschematisch. Vergr. (Cholodkowsky 1905.)

gl s Acini; gl a Anhangsdrüsen; n Kerne der Acini; dg Äste des Ausführganges dc; dc' Speichelreservoir; o Mündung des Ausführganges.

blindes Ende liegt im Vorderteil des Prothorax. Das Speichelsekret mischt sich mit der aufgenommenen Nahrung direkt vor dem Eintritt in die Mundhöhle (McDunnough 1909).

An der Kopfspeicheldrüse der *Chrysopa*-Larve unterscheidet McDunnough (1906) eine dünne Membrana propria, eine Schicht sezernierender Zellen und eine zarte Chitinintima. Zwischen letzterer und den Drüsenzellen befindet sich ein Hohlraum (Schrumpfungslücke?). Der Ausführungsgang wird ausschließlich von der Intima gebildet. Die sezernierenden Zellen sind stark vakuolisiert, die Kerne oval oder rund. Die Kopfspeicheldrüsen sind von Meinert auch für die *Myrmeleon*-Larve nachgewiesen. Außer ihnen beschreibt McDunnough noch besondere

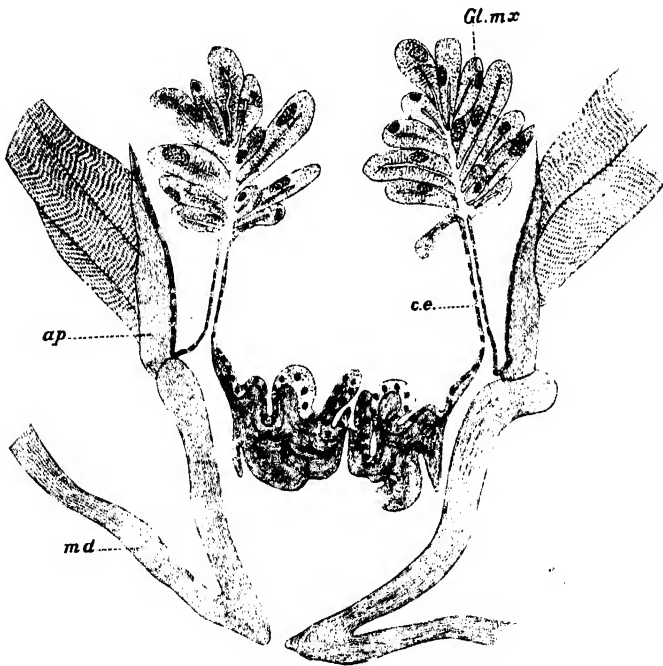


Fig. 197.

Schiefer, fast horizontaler Schnitt durch den Kopf von *Linophilus flavicornis* Fabr., die Maxillendrüsen betreffend. Vergr. (Henseval 1895.)

Gl. mx Drüsen; c.e. Ausführungsgang; ap Apodem für die Mandibularmuskeln; md Mandibeln.

verflüssigt (vorverdaut) und so ermöglicht, daß auch diese (nicht nur das Blut) aufgesogen werden können. Diese Drüse dürfte auch der *Myrmeleon*-Larve eigen sein.

Die *Chrysopa*-Imago besitzt ebenfalls zwei Speicheldrüsenpaare: ein Paar, welches zu beiden Seiten des Ösophagus im Vorderkopfe liegt und gesondert mündet (Unterkieferdrüsen), und ein zweites Paar (schon von Ramdohr und Dufour beobachtet), das dorsal vom Darm im Prothorax liegt (Thorakaldrüsen) und, von bedeutenderer Größe, durch einen unpaaren Ausführungsgang an der Basis des Labiums mündet. Hinsichtlich der feineren Details sei auf McDunnough (1906) verwiesen. —

Bei den Trichopterenlarven existieren zwei Paare von Speicheldrüsen: Mandibular- und Maxillardrüsen. Erstere münden am Außen-

Unterkieferdrüsen, welche in kleinen basalen Anschwellungen der Maxillen liegen. Der stark chitinierte Ausführungsgang verläuft bis in die Spitze der Kieferzange und mündet dort aus. Die Funktion dieser Drüse kann nach McDunnough entweder darin zu suchen sein, daß ihr Sekret giftig ist und die lebend ergriffene Beute lähmt, oder daß es, in das Beutetier eindringend, dessen Gewebe

winkel der Mandibeln in einer Basalfurche aus und liegen in einer ziemlich weiten Seitenhöhle des Kopfes. Die Maxillardrüsen münden in der Furche, welche die Mandibeln von den Maxillen trennt (Fig. 197), und liegen unter dem Ösophagus so nahe beieinander, daß sie einander in der Medianebene berühren. Die Struktur beider Drüsenpaare ist fast die gleiche; es handelt sich um einzellige Drüsen, die um ein gemeinsames Lumen gruppiert einen gemeinsamen Ausführungsgang besitzen, welcher an der Maxillardrüse ziemlich lang, an der Mandibulardrüse dagegen sehr kurz erscheint. Die Drüsenzellen sind annähernd birnenförmig, ihr Kern ist sehr groß und chromatinreich; sie enthalten einen zarten chitinösen elastischen Kanal, der in das gemeinsame Drüsenlumen mündet und im Zellplasma von radiären zarten Stäbchen umgeben ist (*Anabolia nervosa* Leach). Bei *Limnophilus flavicornis* Fabr. fehlt die Mandibulardrüse, und bei *Phryganea grandis* L. ist keins der beiden Paare entwickelt. Das Sekret scheint mit dem der Gilsonischen Drüsen identisch zu sein (Henseval 1897).

Nach Russ (1910) kommen die Drüsen des 4. und 5. Kopfsegmentes in zwei verschiedenen Formen vor: 1. Als aus einer Gruppe von Zellen bestehende Drüsen, bei denen die mehr oder weniger voneinander getrennten Zellen in den Ausführungsgang einmünden: Limnophiliden-Typus. — 2. Als tubulöse Drüsen, bei welchen die Drüsenzellen eng aneinandergeschmiegt sind und eine radiäre Anordnung um den Zentralkanal aufweisen: Rhyacophiliden-Typus. — In beiden Fällen handelt es sich um plurizelluläre zusammengesetzte Drüsen, da sie aus einem Aggregat von sezernierenden, mit besonderer Struktur ausgestatteten Zellen und einem gemeinsamen Ausführungsgang bestehen. — Russ fand bei *Rhyacophila obliterata* McLach. ein überzähliges Drüsenpaar, welches allen bisher untersuchten Arten fehlt. Es liegt in der Gegend der Mandibelbasis und ragt noch in diese Extremität hinein. Ein eigentlicher Ausführungsgang existiert nicht, ihr Zentralkanal, welcher die längere Achse der Drüse einnimmt, mündet direkt nach außen. Die Öffnung liegt gegenüber der Ausmündungsstelle des Ausführungsganges der eigentlichen Mandibeldrüse. Der Drüsenkörper besteht aus einem einzigen Acinus. Russ nennt dies Organ die „innere Mandibulardrüse“. —

Bei den Imagines der Lepidopteren findet man paarige langgestreckte schlauchförmige Speicheldrüsen, welche, zu beiden Seiten des Darmes gelegen, sich durch den Kopf und Thorax erstrecken und durch einen unpaaren Gang am Munde ausmünden. Ihr Sekret ist alkalisch und vermag wie bei den Dipteren (pr. p.) feste Stoffe (Zucker u. a.) aufzulösen und dadurch dem Tier zugänglich zu machen.

Die meisten Lepidopterenraupen besitzen außer den Spinnrüsen noch ein Paar von Mandibulardrüsen, welche am Innenwinkel des ersten Kieferpaares ausmünden und keine Seide produzieren. Sie sind bei *Cossus cossus* L. besonders wohl entwickelt und von Henseval (1897) studiert, jedoch von Lyonnet (1767) schon gefunden worden, der ihrem Sekret die Eigenschaft zuschrieb, das Holz anzugreifen, von welchem sich die Raupe nährt. Man kann an ihnen eine tubulöse sezernierende Partie, ein Reservoir und den Ausführungsgang unterscheiden (Fig. 198). Ihre Struktur gleicht nach Henseval der der Gilsonischen Drüsen der Trichopteren (siehe diese im Kap. üb. d. Haut!). Der sezernierende Abschnitt ist von einer dicken, konzentrisch geschichteten Intima ausgekleidet, welche keine Poren hat. Das Plasma der Zellen, die einer einfachen kernhaltigen Grenzlamelle aufliegen, ist von der

Basis zur Oberfläche stark gestreift. Das Reservoir ist ein erweiterter Abschnitt von ähnlichem Bau wie die Drüse, doch sind seine Zellen nicht gestreift und die Kerne verzweigt. Die den ganzen Apparat umspinnenden Tracheen sind besonders zahlreich in der Umgebung des Reservoirs und dringen in dessen Wand ein. An den sezernierenden Abschnitt treten Nervenfasern heran; Muskeln fehlen. Das Sekret ist eine Emulsion von unangenehmem Geruch und wird in beträchtlicher

Menge produziert; eine erwachsene Raupe kann 4 Dezigramm besitzen. Es besteht aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Schwefel. Henseval wies (gegen Lyonnet) nach, daß es das Holz nicht angreift, wohl aber tödend oder schwächend auf *Oospora cinamomea* (Aut.?) wirkt, einen Pilz, der Insekten befällt. Es ist möglich, daß hierin der Nutzen des Sekretes für die Raupe liegt; vielleicht schützt auch der unangenehme Geruch das Tier vor tierischen Feinden (Ichneumoniden, Tachinen), um so mehr, als er sich den Fraßgängen mitteilt. Giftige Eigenschaften hat das Drüsensekret nicht.

Bei der Raupe von *Stauropus fagi* L. liegen diese Drüsen an der Außenseite der Mandibeln als sackförmige Organe, deren jedes einen kurzen zylindrischen Ausführgang entsendet, welcher sich bis zur Achse des Basalgliedes eines langen zweigliedrigen Fortsatzes der Außenseite des Kopfes fortsetzt und an dessen Innenseite in Form einer ovalen Spalte ausmündet. — Die kurzen sackförmigen und hinten abgerundeten Mandibulardrüsen der Larve von *Papilio alexanor* Esp. dringen mit ihrem Ausführgang in einen Fortsatz ein, welcher in geringem Abstände nach außen von den Mandibeln liegt (Bordas 1904). Das Sekret dieser Drüse beschreibt Bordas (1905) bei *Pleretes matronula* L. als blaßgelbe, ölige, mit Wasser nicht mischbare, geruchlose Flüssigkeit von scharfem Geschmack. Es spiele entweder bei der Verdauung oder als Verteidigungsmittel eine Rolle.

Der histiologische Bau der Mandibulardrüsen der Raupen, welche übrigens recht umfangreich werden können (Fig. 199), gleicht

in großen Zügen dem der Spinndrüsen. Wie bei diesen ist das Cytoplasma fibrillär, und der Kern erscheint, wenn auch weniger stark, doch deutlich ramifiziert und unregelmäßig begrenzt. Sie besitzen eine zarte „Tunica propria“ mit platten Kernen. Die chitinöse Intima erscheint konzentrisch geschichtet. Das Sekret dieser Drüsen hat nach Henseval ungefähr die Formel $O_{22}H_{35}S$ (Bordas 1909).

Mandibulardrüsen scheinen übrigens bei den Insekten in ziemlich weiter Verbreitung vorzukommen. Bordas (1907) beschreibt sie

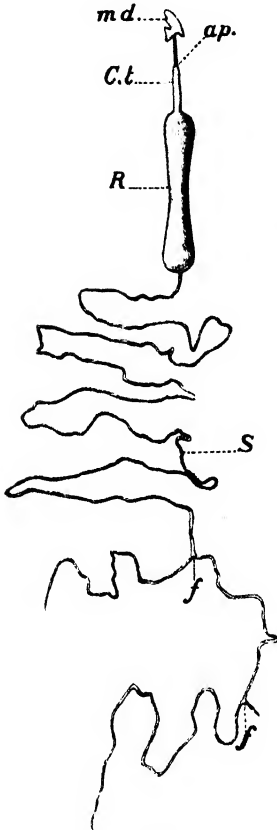


Fig. 198.

Mandibulardrüse von *Cossus* L.; vergr. (Henseval 1897.)

md Mandibeln; ap Apodem für die Mandibulärmuskeln; C.t. Canal; R Reservoir; S Drüsen Schlauch, dessen Vergabelungen.

auch für *Mantis religiosa* L. Bei anderen Orthopteren sind sie bisher nicht gefunden worden, außer bei *Phyllium* (Bordas); sie liegen an der Basis der Mandibeln etwas vor der Insertion dieses Extremitätenpaares am Kopfe, sind konisch, ovoid, zuweilen kuglig, ihr blindes Ende wendet sich der Außenseite der Mandibel zu, der kurze Ausführungsgang mündet durch eine enge Öffnung am basalen Innenrande der Mandibel dicht vor der Mundöffnung (Fig. 200). Ihr histologischer Aufbau ist einfach; eine äußere dünne Hülle, aus bindegewebigen und muskulösen Fibrillen in unregelmäßiger Anordnung aufgebaut, eine zarte kernhaltige bindegewebige Hülle und das Drüsenepithel bilden ihre Wand. Die Zellen des letzteren sind hochzylindrisch, ihre Oberfläche trägt eine zarte Chitinmembran (die sich aus sehr kurzen, mit einander verklebten Stäbchen aufbauen soll. Bordas 1907). —

Bei der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. mündet ein Speicheldrüsenpaar in das vordere Ende des Ösophagus selbst ein

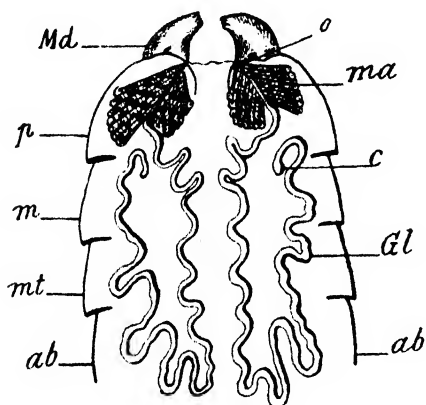


Fig. 199.

Mandibulardrüsen von *Pterodes matronula* L. Vergr. (Bordas 1909.)

Gl Drüsen; c doren blindes Ende; Md Mandibeln und ma ihre Adductoren; p Prothorax; m Mesothorax; mt Metathorax; ab erstes Abdominalsegment; o Drüsenmündung.

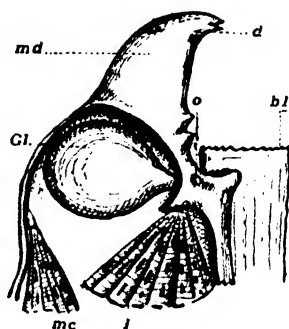


Fig. 200.

Mandibel (md) von *Mantis religiosa* L., z. T. geöffnet, um die Lage der Mandibulardrüse (Gl) zu zeigen. Vergr. (Bordas 1907.)

bl Labialbasis; d Zähnchen der Mandibel; mc, 1 Mandibularmuskeln; o Drüsenmündung.

(van Gehuchten). Das gleiche gilt für die beiden Speicheldrüsenpaare, welche bei den Perliden entwickelt sind (Fig. 201). Wegen des sehr eigenartigen Baus ihrer Kerne mögen hier auch die Speicheldrüsen der *Chironomus*-Larve erwähnt werden. (Näheres über sie findet man bei Korschelt 1884, Erhardt 1910 u. a.)

Die tierischen Kadaver, welche von Fliegenlarven bewohnt werden, lösen sich in ihren weichen Bestandteilen viel schneller auf, als unter dem alleinigen Einfluß fäulnisregender Mikroorganismen, eine schon lange bekannte, von Fabre näher studierte und neuerdings von Guyénot (1907) genauer auf ihre Ursachen hin geprüfte Tatsache. Die Larven sind auf flüssige Nahrung angewiesen; ohne die Fähigkeit, feste Substanzen kauend zu zerkleinern (denn die Mundhaken dienen nur zur Fixierung und Bewegung des Körpers), müssen sie diese noch vor ihrem Eintritt in die Mundöffnung verflüssigen (vgl. die *Dytiscus*-Larven), wie die am Zucker saugende Fliege diesen. Das geschieht nun bei der Fliegenlarve nicht durch das Speichelsekret, dem jede

auflösende vorverdauende Wirkung fehlt; es besteht vielmehr eine echte Symbiose zwischen den Larven und den Mikroben: diese letzteren lösen die eiweißhaltigen Nährstoffe auf, welche die Larve einsaugt, während die Larve die Mikroben unter die günstigsten Vermehrungsbedingungen bringt, indem sie sie an immer neuen Stellen ansiedelt, während sie sich in den Kadaver einbohrt (Guyénot 1907). — Die Larven der Musciden besitzen zwei mächtige Speicheldrüsen, welche in den vorderen Teil des Stomodaeums einmünden. Ihre Ausführungsgänge vereinigen sich dicht hinter dem Schlundkopfe zu einem unpaaren Speichelgang, welcher zwischen dem Gestell und dem x-förmigen Mittelstück des Hakenapparates (vgl. Pharynx!) in den Pharynx mündet. Die abgerundeten Enden beider Speicheldrüsen sind durch ein breites Band verbunden und reichen fast bis zur Mitte der Körperlänge. Die Intima des ausführenden Abschnittes ist spiralg verdickt. Die Imagines sind ebenfalls mit paarigen Speicheldrüsen ausgestattet (Weismann 1864).

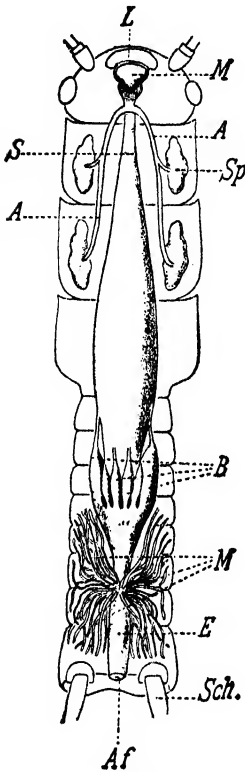


Fig. 201.

Darmkanal von *Perla maxima* Scop. (nach Imhoff aus Tümpel 1901.)

L Oberlippe; M Mundhöhle; Sp Speicheldrüsen, A deren Ausführungsgang; S Vorderdarm; B Blindsäcke; M Vasa malpighii; E Enddarm; Af After; Sch Appendices abdominales.

Unter den Apterygoten besitzen die Protapteriden nur ein Paar bläschenförmiger Drüsen im hinteren Teile des Kopfes. Berlese (1909) entdeckte bei den Eosentomiden und Acerentomiden drei Paare von Drüsen: die Glandulae maxillares praecerebrales, welche an den Maxillen münden; die Gl. maxillares genales, deren Ausmündung der Unterlippe angehört¹⁾; die hinteren Gl. labiales, welche unter dem prothorakalen Ganglion liegen und gleichfalls am Labium ausmünden.

Ob alle als Speicheldrüsen beschriebenen Organe unter den gleichen phylogenetischen Gesichtspunkt fallen, ist zweifelhaft. Sie können z. T. ursprünglich Anhänge des Darms, aber auch erst sekundär mit diesem in Verbindung getreten sein. Letzteres dürfte das Wahrscheinlichere sein. Henseval (1897) betrachtet sie als Coxaldrüsen, welche den gleichen Organen des *Peripatus* und den Parapodialdrüsen der Anneliden homolog seien. Lang ist der Ansicht, daß die Spinndrüsen den *Peripatus*-Coxaldrüsen homolog, die Speicheldrüsen aus umgewandelten Nephridien hervorgegangen seien.

Über die Funktion der Speichelorgane, über welche schon gelegentlich der Besprechung ihrer Anatomie einige Angaben gemacht wurden, sei noch folgendes kurz mitgeteilt: Plateau ist der Ansicht, daß der Speichel der kauenenden Insekten bei alkalischer Beschaffenheit dieselbe Wirkung auf die Nahrung ausübe wie bei den Wirbeltieren, indem er Stärke in Dextrin und Traubenzucker verwandle.

Kühne, Krukenberg, Biedermann konstatierten ebenfalls

¹⁾ Hinsichtlich dieser Drüsen vgl. das Kapitel über die Vasa malpighii, S. 305.

eine alkalische Reaktion des Speicheldrüsensekretes (Blattiden) sowie dessen Unfähigkeit, auf Eiweißstoffe zu wirken. J. de Bellesme wies durch Versuche die Umwandlung von Stärke in Zucker durch den Speichel nach (*Periplaneta*), ebenso Plateau auch für die Locustiden. Immerhin aber erscheint es nicht als ausgeschlossen, daß in manchen Fällen die Speicheldrüsen ein eiweißlösendes Sekret produzieren, z. B. bei der *Corethra*-Larve (Weismann); [vgl. die Speicheldrüsen der Fliegenlarven].

Bei den saugenden und stechenden Insekten produzieren diese Drüsen ein Sekret, welches, in die Wunde einfließend, nach der früher allgemein herrschenden Ansicht einen vermehrten Zufluß von Blut oder Säften (Pflanzen) bewirken sollte. Dies trifft jedoch nach Schaudinn's Untersuchungen wenigstens für die blutsaugenden Mücken nicht zu, bei welchen nicht der Speichel die Schwellung und den Juckreiz hervorruft, sondern ein Enzym eines im Darm lebenden kommensalen Pilzes (welcher, wie es scheint, der Gruppe der Entomophthoraceen nahe steht), dessen sehr kleine Fruchtform auch in den *Culex*-Eiern gefunden wurde, woraus sich ergibt, daß er wahrscheinlich erblich übertragen wird. Das Vorkommen von Sproßpilzen im Darm ist auch für andere Insekten bekannt geworden (*Sarcophaga*, *Musca* nach Prowazek). In bestimmten Zellen der Aussackungen des Promesenterons von *Anobium paniceum* L. leben kommensale Sproßpilze, Saccharomyceten, welche wahrscheinlich bei der Verdauung eine Rolle spielen und vielleicht auch durch die Eier übertragen werden. Wir dürfen diese Saccharomyceten für Symbionten des Käfers und seiner Larve halten (Karawaiew, Escherich).

Eine sehr eigenartige Verwendung findet das Speichelsekret bei den Blattläusen. Während die Saugborsten in das Pflanzengewebe eindringen, umgeben sie sich mit einer Scheide, welche von dem erhärtenden Speichelsekret gebildet wird. Man darf jedoch vermuten, daß dem Speichel auch außerdem noch eine chemische Wirkung auf den Inhalt der Pflanzenzelle eigen sei.

Bei den Bienen (vgl. Kropf) invertiert der Speichel den Nektar (welcher vorwiegend Rohrzucker enthält) in Honig (der Trauben- und Fruchtzucker enthält), welchem regelmäßig etwas Ameisensäure beigemischt ist, die ebenfalls in den Speicheldrüsen produziert wird. Jedenfalls ist aber damit die Bedeutung des Sekretes der gerade bei den Hymenopteren stark entwickelten Speicheldrüsen noch nicht erschöpft, sondern es spielt, außer bei der Verdauung, „auch sonst im Leben der sozialen Insekten eine außerordentlich wichtige Rolle“. Die „Speicheldrüsen liefern den Kitt und Mörtel bei Herstellung der Nester, haben ferner bei der Brutpflege wichtige Funktionen (Bespeicheln der Eier und Larven bei den Ameisen) und dienen zum Teil wohl auch dem gegenseitigen Erkennen (Escherich). So dürften speziell die Mandibularspeicheldrüsen der Ameisen und Bienen hauptsächlich die Flüssigkeit liefern, welche zum Verkleben der abgenagten kleinen Partikel von Holz oder Sandkörnchen, die zum Nestbau verwendet werden, sowie (bei den Bienen) zum Wachskneten nötig ist“ (W. Biedermann 1910). Während der Futtersaft der Bienen, der zur Ernährung der Brut dient, aus dem Mitteldarm stammt und ihm nur Speichel vor dem Erbrochenwerden beigemischt werden dürfte, kann nach Grassi bei den Termiten in manchen Fällen der Futtersaft allein von den Speichelorganen geliefert werden.

Bei den saugenden (nicht stechenden) Dipteren und Lepidopteren ermöglicht der auf feste Körper (Zucker, Brot usw.) ausfließende Speichel, indem er sie z. T. auflöst, deren Aufnahme auch durch den auf flüssige Nährstoffe eingerichteten Rüssel. (Hierzu vgl. das über die *Chrysopa*-Larve Gesagte.)

Spinndrüsen.

Die Spinndrüsen sah man früher allgemein als besonderen Zwecken dienende und diesen entsprechend umgebildete Speicheldrüsen an; und wenn sie auch phylogenetisch größtenteils unter denselben Gesichtspunkt fallen wie die Speichelorgane und ursprünglich zu dem Darm in keiner genetischen Beziehung stehen, so braucht doch die Vorstufe der Spinndrüse keineswegs die Speicheldrüse gewesen zu sein, sondern sie haben sich möglicherweise auch direkt aus Nephridialorganen oder Coxaldrüsen unter Veränderung ihrer Funktion herausgebildet.

Das Sekret der Spinndrüsen findet in recht mannigfacher Weise Verwendung. Es tritt in Gestalt eines Fadens, zu welchem die Flüssigkeit an der Luft schnell erstarrt, aus der engen Öffnung des Ausführungsganges nach außen. Der Seidenfaden dient zum Festhalten des Tieres an der Futterpflanze, zur Herstellung von gemeinsamen Wohngeweben bei sozialen Raupen (Raupennester); er ermöglicht das Emporsteigen an glatten Flächen, die mit einer Straße von Seidenfäden übersponnen werden; mit seiner Hilfe lassen sich die Tiere von Bäumen auf die Erde herab, fertigen Brücken über freie Räume oder Hindernisse (Nonnenschleier), stellen eine schützende Hülle für sich her zur Zeit der Häutung, in welcher die Larven gegen äußere Einflüsse begreiflicherweise sehr empfindlich sind (Verspinnen von Blättern) und benutzen am Schluß der Larvenperiode das Spinnsekret zum Aufbau des Kokons, der Schutzhülle für die Puppe, mit oder ohne Benutzung fremder Substanzen (vgl. später: die Beteiligung des Inhalts der Vasa malpighii am Aufbau des Kokons); ferner zur Fixierung der Puppe an Rinde und dgl. (Rhopalocera), zum Bau von Wohngehäusen für die Larven (Psychiden, Phryganeiden u. a.).

Die Spinndrüsen sind bei den Larven der Lepidopteren, vieler Hymenopteren, der Trichopteren, Siphonapteren, einiger Coleopteren (*Donacia*, *Haemonia*) entwickelt, haben also eine ziemlich weite Verbreitung (Enddarm-Spinndrüsen siehe später! — vgl. das Kapitel über die Spinndrüsen der Embiiden unter Hautdrüsen).

Der seidebereitende Apparat der Lepidopterenraupen besteht aus zwei langen Drüsenschläuchen, welche seitlich unter dem Darm in der Leibeshöhle liegen. Da sie oft viel länger sind als die Körperlängsachse, müssen sie sich, um Raum zu finden, in Windungen legen; diese reichen bis nahe an das hintere Körperende. An jedem Schlauch unterscheidet man eine dünne, kompliziert gewundene, hintere Partie mit dem blinden Ende, einen mittleren, ein- oder zweimal u-förmig gebogenen Abschnitt von größerem Durchmesser und endlich einen verschmälerten, nach vorn und innen verlaufenden Teil (Fig. 202). Der dritte Abschnitt vereinigt sich mit dem der anderen Seite zu einem gemeinsamen unpaaren Ausführungsgang. Nahe dem Ende der paarigen Schläuche kurz vor ihrer Mündung in den unpaaren Gang sind zwei Anhangsdrüsen von geringer Größe entwickelt, deren je einer Seidendrüse eine zukommt und die bisweilen ihre Ausführungsgänge in den un-

paaren Abschnitt eintreten lassen. Sie wurden zuerst von de Filippi beschrieben, jedoch schon vor ihm von Lyonet (1762) gesehen (Lyonetsche oder de Filippische Drüsen der Autoren). Der Ausführungsgang des ganzen Drüsenapparates mündet an der ventralen Fläche der Unterlippe (Labium) und bildet vorher eine Anschwellung von eigenartigem Bau.

Die Wand des mittleren und hinteren Drüsenabschnittes hat nahezu den gleichen Bau und enthält die produzierenden Seidenrüsen, große, etwas abgeplattete Zellen mit verzweigten Kernen, deren Ramifikationen am reichsten in der mittleren erweiterten Partie der Drüse entwickelt sind. Hinsichtlich des feineren Baus dieser Kerne sei auf Meves' (1897) Untersuchung hingewiesen. Das Zellplasma ist opak, dicht und fein granulös und von der Oberfläche zur Basis von parallelen Fäden durchzogen, welche netzartig miteinander verbunden sind. Die Seidenzellen liegen basal einer

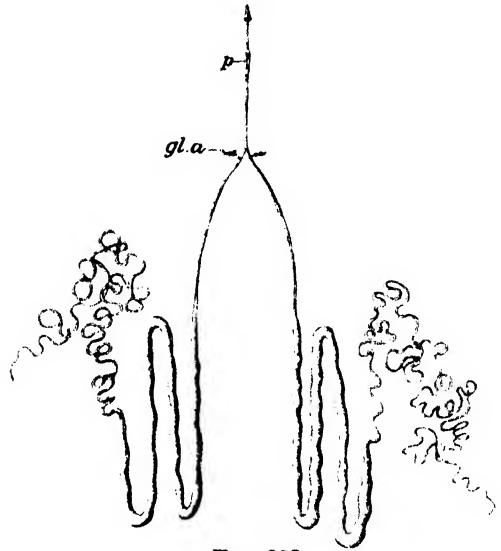


Fig. 202.

Schwach vergrößerte Seidendrüsen von *Bombyx mori* L. (Gilson 1890.)

gl. a Lyonetsche Drüsen; p mittlere Partie des unpaaren Ausführungsganges (cf. Text!).

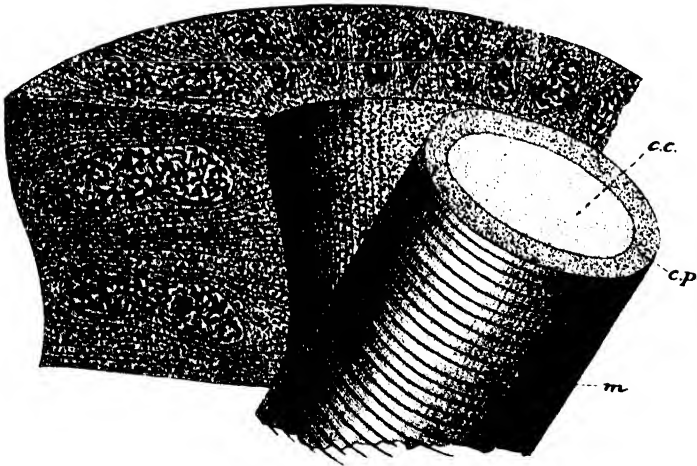


Fig. 203.

Stück der Seidendrüse von *Bombyx mori* L.; vergr. (Gilson 1890.)

cc zentraler Zylinder; cp Wandschicht; m Membran (Intima); links die Seidenzellen.

dünnen Grenzlamelle auf und haben oberflächlich eine feinretikuläre Intima mit stärkeren zirkulären Fäden (Fig. 203), welche mehrere

parallele Spiralen zu bilden scheinen. — Der Ausführungsgang hat in seinen Zellen unverzweigte Kerne und eine dickere Intima. Die Lyonetschen Drüsen sind weder azinös, noch tubulös; ihre sekretführenden Hohlräume sind Vakuolen, d. h. intrazelluläre Hohlräume. Ihr Ausführungsgang verläuft gewunden und ist mit einer dicken Intima ausgekleidet. Die Funktion dieser Anhangsorgane ist nicht bekannt. Mutmaßlich sezernieren sie entweder eine beide Seidenfäden miteinander verklebende Flüssigkeit, oder ihr Sekret bewirkt die Erhärtung der flüssigen Seide.

Der hintere Abschnitt des unpaaren gemeinsamen Ausführungsganges der Seidendrüsen ist ebenso gebaut wie der dritte Abschnitt der paarigen Ausführungsgänge. Seine mittlere Partie zeigt dagegen einen komplizierten

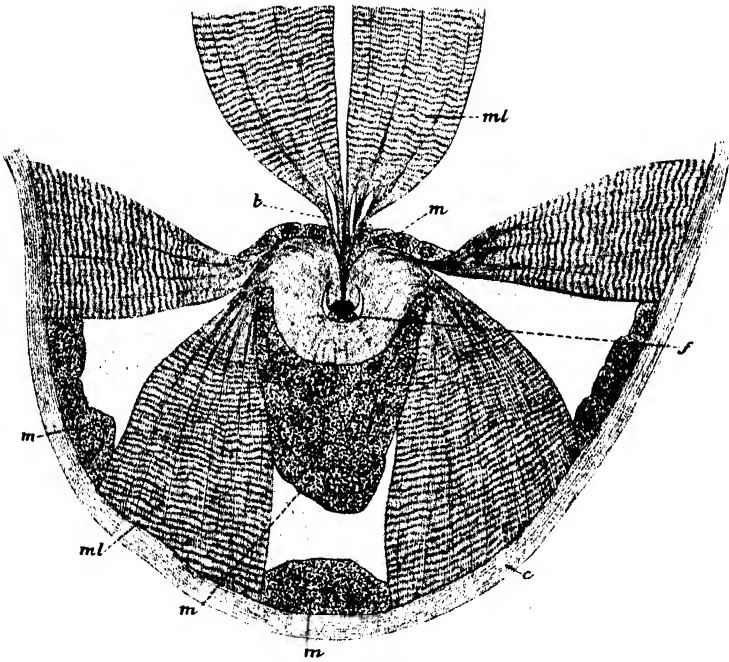


Fig. 204.

Querschnitt durch den Muskelapparat des Ausführungsganges der Seidendrüsen von *Bombyx mori* L. Vergr. (Gilson 1890.)

ml die drei Muskelpaare (Dilatoren); m Matrixzellen; b Sehnen; f Seidenfäden; c Cuticula der Haut.

Bau, welcher aus der Fig. 204 leicht zu erkennen ist: in der Mitte befindet sich ein unregelmäßig zylindrischer, chitinoser Körper mit halbmondförmigem Hohlraum und fein lamellöser Wand. Der in das halbmondförmige Lumen hineinragende Zapfen ist an seiner freien Kante stark pigmentiert. An die Wand dieser Chitinröhre setzen sich drei Paare sehr starker Muskeln an, deren anderes Ende an der Cuticula der Haut befestigt ist. Die Oberfläche des Chitinzyinders ist von einer mehrschichtigen Zellenmasse umkleidet, durch welche die Muskeln hindurchtreten. Frei im Lumen liegen die beiden Seidenfäden, deren jeder aus einer Drüse stammt. — Die Struktur des Endabschnittes des unpaaren Kanals ist der des ersten Abschnittes ähnlich.

Die aus dem Spinnporus austretende Seide ist eine klebrige, erhärtende und dann recht feste Substanz, welche flüssig in einen sehr dünnen, biegsamen und elastischen Faden ausgezogen werden kann, dessen sich die Tiere zu den schon erwähnten Zwecken bedienen. Im Lumen der Drüse erweist sich die Seide als um so dicker und zäher, je näher sie der Mündung liegt, ohne jedoch in irgend einem Teile wirklich dünnflüssig zu sein. Gilson vertritt daher die Ansicht, daß die Seide aus den Zellen in Gestalt einer Flüssigkeit von anderer Beschaffenheit (séricigène) aus- und durch die Intima osmotisch in das Lumen fließe, wo sie erst ihre dickflüssige Beschaffenheit annehme.

Nach Gilson's Untersuchungen sind viele Raupen in einer gewissen Periode ihres Lebens zum Spinnen unfähig. Ihre Spinnröhen enthalten dann nur wenig granulöse Flüssigkeit ohne die Eigenschaften der Seide und ähnlich den Resten, welche man in den Drüsen spinnender Raupen nach der Herstellung des Kokons antrifft. Die Angaben des genannten Autors stützen sich auf Untersuchungen an Noctuiden, *Acherontia atropos* L., *Bombyx mori* L., verschiedenen Sphingiden und *Vanessa*-Arten.

Welche Rolle das Sekret der Lyonetschen Drüsen für die Seide spielt, ist nicht sicher bekannt. Sie treten in verschiedener Entwicklung auf und sind von Bordas (1909) ebenso wie die Seidendrüsen bei zahlreichen Raupen studiert worden. Die stark entwickelten Anhangsdrüsen von *Saturnia pyri* Schiff. gibt Fig. 205 wieder; jede besteht aus 8—10 Drüsenläppchen von länglicher ovoider oder kuglicher Gestalt.

Die Hauptfunktionen des mittleren Teiles des unpaaren Ausführungsganges (Fig. 204) dürften folgende sein: 1. dem Seidenfaden seine abgeplattete Form zu geben und seine Stärke nach dem Bedürfnis der Larve zu regeln; 2. den Faden festzuhalten, wenn sich die Raupe an ihm aufhängen, ihn zerreißen oder straff spannen will.

Gilson studierte auch die Spinnröhen der Trichopteren-Larven, welche ja zu den Raupen der Lepidopteren mancherlei Beziehungen erkennen lassen, die auf eine nähere Verwandtschaft hin deuten. Auch hier besteht der Drüsenapparat aus zwei langen gewundenen Schläuchen, welche sich unter und neben dem Darm weit nach hinten erstrecken. Sie vereinigen sich im Kopfe, also viel weiter vorn als bei den Raupen, nahe vor ihrer Ausmündung auf dem Labium mit einander und besitzen ebenfalls jenen muskulösen Apparat als Hilfsorgan beim Spinnen. Die Lyonetschen Anhangsdrüsen fehlen ebenso wie der hintere Abschnitt des unpaaren Ganges. Die Seide entsteht in derselben Weise wie bei den Lepidopteren (vgl. auch Vm. S. Marshall and C. T. Vorhies 1906).

Über die Spinnröhen der Blattwespen berichtet Poletajeff

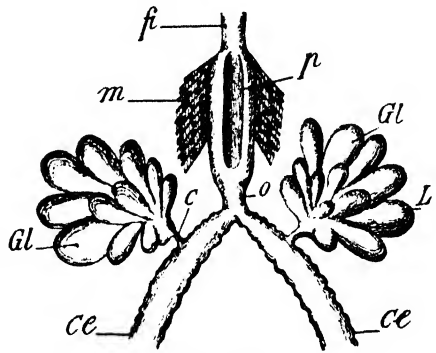


Fig. 205.

Endpartie der Seidendrüsen und Anhangsdrüsen von *Saturnia pyri* Schiff. Vergr. (Bordas 1909.)

Ce Ausführungsgänge der Seidendrüsen; Gl Lyonetsche Anhangsdrüsen, C deren Ausführungsgang; O unpaarer Seidengang, p dessen Muskelapparat; m Muskelbündel; fi Spinnwarze; d Lappchen der Anhangsdrüse.

(1885), daß ihr eigentümlicher Bau bei keinem anderen Insekt vorkomme. Jede der beiden mehrfach gewundenen Drüsen besteht aus einer Anzahl (vielen Tausenden: *Cimex*, mehreren Hunderten: *Tenthredo*) kleiner chitinoser Kügelchen, die mit seidebereitenden Zellen erfüllt sind und traubenweise oder einzeln angeordnet mit ihren Ausführungskanälchen in den gemeinsamen Gang einmünden. Jede komplexe Drüse ist 4—5 mal länger als der Larvenkörper. Der Seidenfaden ist nicht doppelt, sondern einfach.

Die Larve von *Apanteles glomeratus* L. besitzt ein rechtes und ein linkes Paar von Spinnrüsen. Im ersten Abdominalsegmente vereinigen sich je ein dorsaler und ein ventraler Schlauch miteinander, während der gemeinsame unpaare Ausführungsgang erst vor dem unteren Schlundganglion beginnt. Der histiologische Bau der Drüsen gleicht wesentlich dem der gleichen Organe bei Lepidopteren und Trichopteren. Die de Filippischen Drüsen sind nicht entwickelt, und die Presse zeigt eine andere Anordnung ihrer Muskeln. Der Seidenfaden ist doppelt. Bei der ausgewachsenen Larve nehmen die vier Drüenschläuche fast das ganze Abdomen ein und sind mit Sekret angefüllt; in diesem Zustande dürften sie nur noch als Reservoirs für die Seide dienen (Matheson 1907).

Die Ameisen-Larven besitzen ebenfalls Spinnrüsen, deren Sekret in manchen Fällen von den Imagines benutzt wird. Chun (1903) fand bei der *Oecophylla*-Larve sehr stark entwickelte Spinnorgane, welche aus vier langen, den ganzen Körper durchziehenden Schläuchen bestehen, die mit einem gemeinsamen Ausführungsgange auf der Unterlippe ausmünden. Die Spinnrüsen der Larve von *Polyrhachis Mülleri* Forel sind ziemlich dünn, haben aber einen sehr verwickelten Verlauf. Bei der *Tetramorium*-Larve sind die Ausläufer der Drüsenverzweigungen verhältnismäßig kurz, im Zusammenhange damit, daß die Tiere keinen Kokon spinnen (Karawaiew 1906).

Malpighische Schläuche.

Die Vasa malpighii als Ausstülpungen des Enddarms¹⁾ nahe seinem vorderen Ende hinter dem „Imaginalring“ sind für die Insekten so charakteristisch, daß es auffallen muß, wenn sie einigen Apterygoten und Pterygoten fehlen, wie es bei Campodeiden und Collembolen sowie bei den Blattläusen der Fall ist. Die Gattung *Campodea* besitzt keine eigentlichen Malp. Schläuche, sondern an ihrer Stelle einen Zellring, der sich aus verhältnismäßig wenigen exkretorischen Zellen aufbaut.

Allen übrigen Insekten sind diese Organe in Gestalt mehr oder minder langer Blindschläuche eigen, die in sehr verschiedener Anzahl entwickelt sein können. Dabei besteht eine gewisse Beziehung zwischen der Länge und der Anzahl dieser Schläuche derart, daß entweder viele verhältnismäßig kurze oder nur wenige lange V. malpighii vorhanden sind.

Die Larven mancher entomophager Hymenopteren besitzen nur zwei V. malp., ebenso *Coccus cacti* L. Bei den Mallophagen, Dipteren, Siphonapteren, Thysanopteren, vielen Hemipteren, den Larven der Apiden, Vespiden und Formiciden sind 4, bei den Coleopteren 4—6²⁾,

¹⁾ Bei der Larve von *Pyrrhocrou coccinea* L. münden die sechs Malpighischen Schläuche auffallender Weise nahe der hinteren Grenze in den Mitteldarm ein (W. Hartwig, Manuskript 1911).

²⁾ Die Coleopteren, welche vier Vasa malpighii besitzen, faßt Kolbe (1901) als Tetranephria zusammen; es sind dies die Dytisciden, Gyriniden, Carabiden,

bei den Lepidopteren in der Regel 6, seltener 2 oder 4, bei den Neuropteren 4—8¹⁾, bei den Plecopteren ungefähr 30—50 (bei den Larven nur 20—50), bei den Blattiden 80—100, den Mantiden ca. 100, den Locustiden über 100, den Acridiiden und Odonaten ca. 50—60, den Hymenopteren 16 bis etwa 100 Vasa malpighii entwickelt.

Bei den Orthopteren nimmt mit dem Wachstum des Insekts die Anzahl der Malp. Schläuche allmählich zu. Die Larven von *Cyphon* und *Helodes* haben deren weniger (4) als die Imagines (6) [Rolph 1873], während bei *Melolontha* das umgekehrte der Fall sein soll. Bei den Termiten besitzen die Jugendformen mehr Malp. Schläuche als die fertigen Tiere.

Die Vasa malpighii münden entweder jedes für sich und auf gleicher Höhe oder zerstreut in der Regel im Bereiche des Pylorusabschnittes in den Enddarm ein, oder sie besitzen gruppenweise einen gemeinsamen Ausführungsgang (*Gryllotalpa*, Lepidopteren-, Dipteren-Larven und -Imagines), welcher zu einer Blase (*Pentatoma*, *Cimex*, *Velia*, *Gerris*, *Haltica*, *Donacia*, *Heterogenea limacodes* Hufn.-Larve) anschwellen kann. Bei den Raupen der Lepidopteren ist der jederseits entwickelte Ausführungsgang von je drei Malpighischen Schläuchen mit einer eigenen Muskelpleura ausgestattet und wiederholt in seinem Bau ein miniaturen den Bau des Pylorus, reguliert also den Eintritt der Exkrete in den Darm. Die Einmündung dieser Kanäle liegt (*Malacosoma*) am hinteren Ende des Pylorusabschnittes. Wie die V. malp. in den Enddarm einmünden, lehrt ein Blick auf Fig. 206.

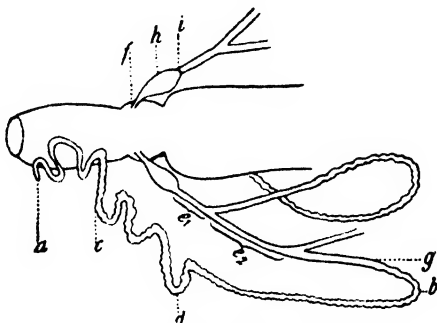


Fig. 206.

Schematische Darstellung des Verlaufes der Vasa malpighii einer Raupe von *Heterogenea limacodes* Hufn. Vergr. 10:1. (K. Samson 1908.)

a-b aufsteigender Schenkel; a-c erster, d-g dritter Abschnitt; b-i absteigender Schenkel; e Endstück zweiter Ordnung; f Endstück erster Ordnung der Vasa malpighii; f-f Enddarmaussackung; h Harnblase f Mündung in den Enddarm.

Sind die Malp. Schläuche von beträchtlicher Länge, so verlaufen sie in Schlingen gelegt am Darm rückwärts und vorwärts und erreichen den Ösophagus einerseits, das Rectum andererseits. Ihr verschiedener Verlauf in der Leibeshöhle, in welcher sie dem Blute frei zugänglich sind, bietet im einzelnen nur geringes vergleichend-anatomisches Interesse und soll deshalb hier nicht ausführlich beschrieben werden.

Histiologischer Bau der V. malpighii.

Die großen, das Lumen auskleidenden und die Wand bildenden Zellen, welche normalerweise nie alle gleichzeitig in Tätigkeit treten

Staphyliniden, Silphiden, Pselaphiden, Scydmaeniden, Trichopterygiden, Scaphidiiden, Histeriden, Lucaniden, Scarabaeiden, Telephoriden, Lampyriden, Lyciden, Malachiiden, Hydrophiliden, Elateriden, Buprestiden und Anobiiden. Ihnen stehen als Hexanephria die übrigen Familien gegenüber.

¹⁾ Alle diese Insekten, welche nicht mehr als acht V. Malp. haben, können mit Kolbe als Oligonephria bezeichnet werden. Ihnen stehen die Dermatopteren, Ephemeriden, Plecopteren, Odonaten, Orthopteren und Hymenopteren als Polynephria gegenüber.

(Grandis 1890), können einer Basalmembran aufliegen, die nach außen von einer zelligen kernhaltenden Grenzlamelle (Pleura) überkleidet¹⁾ ist. Eine Muskelpleura scheint nicht immer (z. B. nicht bei *Heterogenea*) entwickelt zu sein. Darin würde insofern ein auffallendes Verhalten vorliegen, als die Schläuche sehr deutlich erkennbare, wurmartige Bewegungen ausführen, sich ausdehnen und zusammenziehen. Zuerst wurde diese seither bei zahlreichen Insekten nachgewiesene Eigenbewegung von Grandis (1890) bei *Hydrophilus* bemerkt; Marchal (1892) sah sie bei *Timarcha* und *Locusta*, Giard bei Acrididen, Grylliden, Chrysomeliden; Léger und Duboseq (1899) fanden an den Harnkanälen der Grylliden zirkuläre elastische Fasern, welche zu kleinen Bündeln angeordnet und unregelmäßig gruppiert in der Basalmembran liegen. Außer diesen sind zwei wohlentwickelte lange quergestreifte Muskelfasern vorhanden, welche sich, einander parallel laufend, spiralig um das Gefäß rollen und zwar im entgegengesetzten Sinne der gleichfalls spiraligen Tracheen. Bei *Gryllotalpa* finden sich zwischen diesen großen Muskelfasern noch drei viel kleinere, bei den Locustiden ist nur eine vorhanden. Bei *Hydrophilus* existiert ein kompliziertes Netz feiner Muskeln, welches eine viel schwächere Bewegungsfähigkeit der V. malp. bedingt, als man bei den Orthopteren beobachten kann. Demgegenüber erklärt Schindler (1878), daß man nie irgend eine Bewegung, d. h. Verengerung und Erweiterung des Schlauches wahrnehmen könne; dennoch konstatiert er eine strömende Bewegung des Inhaltes, erklärt sie aber aus dem Druck der beständig vermehrten Sekretmassen oder mit fremden, von anderen Organen ausgehenden Druckkräften. Schon Leydig fand zwischen der Basalmembran und der „Peritoneal-Hülle“ ein Flechtwerk feiner, glatter, meist längs verlaufender Muskelfasern. Die Beobachtung von Grandis und Marchal, daß die V. malp. Eigenbewegungen ausführen, bestätigt auch Möbusz (1897), der gleichzeitig auf Grund der bei der *Anthrenus*-Larve gefundenen besonderen Verhältnisse diesen Organen, wie ihr Entdecker Malpighi, eine resorbierende Tätigkeit zuschreibt.

Wo Myofibrillen als aktive Elemente der Bewegung nicht vorhanden sind, kann man mit K. Samson (1908) annehmen, daß die elastische Basalmembran dem Druck der sich häufenden Exkrete nur bis zu einer gewissen Grenze nachgibt, dann aber, über diese hinaus gespannt, ihrerseits energisch auf die Exkrete drückt und sie in der Richtung nach der Mündung fortbewegt. Diese Auffassung ist freilich nicht frei von Schwierigkeiten. Möglicherweise führt auch die „Harnblase“ saugende Bewegungen aus. Es ergeben sich hier ähnliche Schwierigkeiten für das Verständnis der Mechanik der Exkretentleerung wie bei den Spinn- und Speicheldrüsen.

Bei der Küchenschabe (*P. orientalis* L.) liegt dem Epithel außen eine longitudinale Schicht zarter platter Muskelfasern in lockerer Verteilung auf, quergestreifte Bänder, die sich verästeln und untereinander anastomosieren. Eine Grenzlamelle fehlt. Das Epithel ist niedrig, und seine Zellen sind so groß, daß nur ungefähr sechs auf einen Querschnitt kommen. Sie schließen ohne Intercellularlücken mit deutlicher zarter Membran dicht aneinander und tragen an ihrer Oberfläche einen Stäbchensaum.

¹⁾ Diese Grenzlamelle besteht nach K. C. Schneider's (1902) Vermutung in der Tat wohl nicht, sondern wird durch die flächenhaft entwickelten Fortsätze der Tracheenendzellen vorgetäuscht. Nach Grandis (1890) enden die Tracheen in den Zellen frei und anastomosieren nicht miteinander.

Im Plasma liegen gewöhnlich Exkretkörner, welche vor ihrem Durchtritt durch den Stäbchensaum in feine Granulationen zu zerfallen scheinen. sie enthalten ferner reichlich Flüssigkeit, welche helle Kanälchen zwischen den Plasmafäden bildet. Die Exkretkörner treten zuerst basal auf und wandern später zur Oberfläche. Dies Fortschreiten des Exkretionsvorganges läßt sich am deutlichsten durch Injektion von Indigkarmin in die Leibeshöhle nachweisen; dies tritt dann zuerst als Indigoweiß in der Zellbasis auf, um später als Indigoblau an der Oberfläche des Stäbchensaumes zu erscheinen. Die Reaktion der Zellen ist alkalisch; die *V. malpighii* gleichen daher funktionell den Nierenkanälchen der Crustaceen (Indigoniere), wenngleich die gebildeten Exkrete verschiedener Art sind. Der Inhalt des Röhrenlumens unterscheidet sich morphologisch wesentlich vom Inhalte der Zellen. Es enthält Körner von harnsaurem Natron und harnsaurem Ammoniak, oxalsaurem Kalk und blassen Leucinkugeln (K. C. Schneider 1902).

Übrigens zeigen die *V. malp.* bei den Insektengattungen mannigfache Verschiedenheiten in ihrem Bau. So fanden Léger und Hagenmüller (1898) bei *Scaurus* (Tenebrionidae) keine distinkten Zellen, sondern ein von runden Kernen durchsetztes Syncytium, das an seiner Oberfläche passiv bewegliche Wimpern tragen soll, welche von verschiedener und zum Teil beträchtlicher Länge sind und am Ende der Schläuche fehlen. Henneguy hat die Beobachtungen von Léger und Hagenmüller z. T. dahin berichtigt, daß bei der Larve von *Tenebrio molitor* L., *Chironomus* und *Attagenus pellio* L. in Kochsalzlösung (6:1000) die Fortsätze der Oberfläche unbeweglich verharren, aber nach einiger Zeit sich in die Zelle zurückziehen. In der Salzlösung sind die Zellgrenzen nicht deutlich, und so entsteht das Bild eines Syncytiums. Nach Anwendung einer Fixierungsflüssigkeit treten jedoch die Grenzen deutlich hervor.

Die Epithelzellen der Malp. Schläuche sind von auffallender Größe und springen oft mit ihrer konvexen Oberfläche in das Lumen vor. Auch die Kerne pflegen groß und entweder rundlich (*Chrysopa*, *Dytiscus* und viele andere) oder verzweigt zu sein (Lepidopterenlarven u. a.). An der Zelloberfläche tritt in manchen Fällen statt des Stäbchensaumes eine Intima auf. Der Stäbchensaum kann der Imago fehlen, obwohl er der Larve zukommt (z. B. *Chrysopa*). In den Lücken zwischen den großen Zellen trifft man bei manchen Insekten (z. B. *Chrysopa*) kleine Zellen, deren Deutung unsicher ist.

Übrigens sei bemerkt, daß der histiologische Bau der *V. malp.* in ihren verschiedenen Abschnitten nicht übereinstimmen muß. Möbusz vermochte bei der *Anthrrenus*-Larve drei differente Abschnitte zu unterscheiden, Samson (1908) bei der *Heterogenea*-Raupe vier: der am blinden Ende gelegene Abschnitt (*a—c*) hat eine hohe Epithelwand und enthält in seinem Lumen radiär angeordnete Kristallnadeln (Exkrete); der zweite Abschnitt hat eine plattzellige Wand, seine Exkrete sind kurze massige Kristalle von länglicher, nicht immer scharfkantiger Oktaëderform und dann mehr wetzsteinförmig (*c—d*); im dritten Abschnitt (*id—b*) werden die Kristalle kürzer und kleiner, ohne daß im Bau des Gefäßepithels eine Veränderung einträte, und weiter proximalwärts werden nur noch kleine Körnchen ausgeschieden; im vierten Abschnitt liegen keine von ihm selbst produzierten geformten Exkrete mehr, doch scheint er Flüssigkeit zu sezernieren (Fig. 206).

An der Basis der *V. malp.* findet sich bei vielen Insekten ein Ring

indifferenter Zellen (sog. Imaginalring). Samson beobachtete in ihm eine indirekte Kernteilung, fand ihn aber nur von untergeordneter Bedeutung für die Umbildungen während der Metamorphose.

Da wo sehr zahlreiche V. malp. vorhanden sind, können sie untereinander verschieden sein. So fand Wm. S. Marshall (1906) bei *Diapheromera* (Phasmidae) die vorderen Schläuche dicker und kürzer, die hinteren dünner und länger. Jedes der weiteren vorderen Gefäße vereinigt sich mit fünf der hinteren; sie bilden zusammen einen Raum, der sich in den Darm öffnet.

Recht eigenartigen Verhältnissen begegnen wir bei den Larven der Cecidomyiden, indem ihre beiden Malpighischen Schläuche kontinuierlich ineinander übergehen und so einen einheitlichen Schlauch bilden, welcher mit zwei Öffnungen in den Enddarm mündet (Fig. 207), Giard (1893).

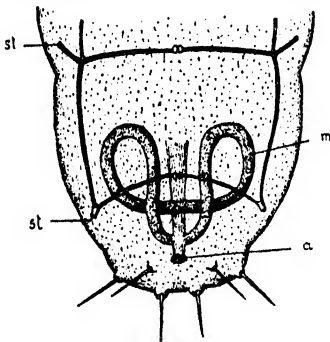


Fig. 207.

Endpartie der Larve einer *Cecidomyia* von *Senecio jacobaeae*. Vergr. (Laboulbène 1893.)
m Vasa malpighii; a Anus; st Stigma.

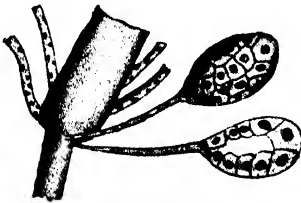


Fig. 208.

Mittel- und Enddarmgrenze von *Apion flavipes* Payk. mit den umgewandelten Malpighischen Schläuchen. (Holmgren 1902.)

Auch bei den Coleopteren kann eine verschiedene

Differenzierung der Malpighischen Schläuche eintreten. Holmgren (1903) fand bei *Apion flavipes* Payk. (Curculionidae)

vier normale und zwei diesen gegenüber mündende auffallende Exkretionsorgane in Gestalt keulenförmiger acinöser Drüsen (Fig. 208), deren Wand sich durch das Fehlen des Stäbchensaumes von den normalen V. malpighii unterscheidet und viel größere Exkrete produziert. Die Drüsen sind

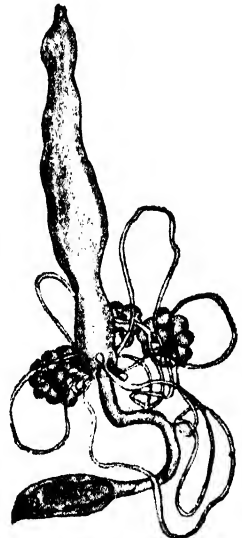


Fig. 209.

Darmtractus von *Dasys niger* L. mit den Malpighischen Schläuchen u. accessorischen Exkretionsorganen. (Holmgren 1902)

von zweierlei Art: die proximal gelegenen scheiden ein körniges Exkret aus, die distal gelegenen sondern Exkretkugeln ab und sind sehr viel größer als die ersteren. — Bei dem ♀ von *Dasys niger* (Cantharid.) kommen zu den sechs normalen V. malp. noch ebenso viele kolbenförmige exkretorische Anhänge hinzu (Fig. 209), welche vergleichend-anatomisch nicht als umgewandelte Harnschläuche angesehen werden können. Sie stellen kleine Drüsenbläschen dar, welche sich mit einem kurzen, ziemlich weiten Ausführgang in den Darm öffnen. Ihre Wand besteht aus einer äußeren kernführenden Peritonealhülle und der inneren Epithelschicht, deren Zellen, im Ausführgang noch kaum drüsig, distalwärts an Größe zunehmen und deutlichen drüsigen Cha-

rakter gewinnen. Am proximalen Ende liegen zwei kolossale Drüsenzellen, welchen der Hauptanteil an der Exkretausscheidung zufällt. Die accessorischen Exkretionsorgane scheinen in nahen physiologischen und topographischen Beziehungen zu Oenocyten (siehe diese!) zu stehen (Holmgren 1902).

Daß die Malp. Schläuche während der Metamorphose nach K. Samson (1908) erhebliche Umformungen erfahren und ihr geweblicher Aufbau sowie ihre Funktion bei dem Schmetterling ganz andere sind als bei der Raupe, sei hier nur beiläufig erwähnt (vgl. d. Metamorphose!).

Funktion der Vasa malpighii.

Die ältere Deutung der Malpighischen Schläuche als Leberorgane (Cuvier, Ramdohr, Treviranus, Carus, Dufour, Lacordaire) hat sich als irrtümlich erwiesen. Das Vorhandensein von Harnsäure (Brognatelli 1816) und harnsaurem Ammoniak (Beuggen 1817) kennzeichnet sie als harnabsondernde Exkretionsorgane, als welche sie von der Mehrzahl der Zoologen angesehen werden, während einige sie teils als Leber-, teils als exkretorische Schläuche auffassen. Irgend welche Funktionen, welche denen der Leber gleichzusetzen wären, sind indessen niemals an diesen Organen wirklich beobachtet worden, wogegen Plateau (1873), Schindler (1878) u. a. als Exkretstoffe in ihnen Ammonium-, Calcium-, Natrium-Urate, Calciumoxalate und Harnsäure nachgewiesen haben (vgl. auch Van ey „Über das Vorkommen von Kalksalzen“). Nach Kowalewsky und Cuénot sollen sie auf die von ihnen aufgenommenen Substanzen alkalisierend wirken.

Schindler fand in den Harnschläuchen von Lepidopteren Nadeln (Harnsäure oder oxalsaurer Kalk?), Körnchen (harnsaures Natron, harnsaures Ammoniak), Kristalle von quadratisch-pyramidalen Form; Schloßberger (1857) schon vor ihm bei *Lasiocampa quercus* L. quadratisch-oblonge Kristalle aus oxalsaurem Kalk (vgl. das über die Küchen-schabe Mitgeteilte S. 303).

Übrigens können die Exkrete der V. malp. bei der Herstellung des Kokons (Lepidoptera) eine gewisse noch nicht hinreichend bekannte Rolle spielen. Schon Réaumur wußte, daß die ursprünglich weiße Seide des Puppengespinntes von *Malacosoma neustria* L. nachträglich durch ein zitronengelbes trockenes Pulver gefärbt werde; seine Annahme, dieses Pulver stamme aus den V. Malp., ist seither durch Dewitz und mich bestätigt worden. Ähnlich verhalten sich auch andere Raupen hinsichtlich der Verwendung ihrer larvalen Exkrete (*Leucoma salicis* L., *Bombyx lanestris* L., *Malacosoma castrense* L., *Saturnia pyri* Schiff., *Gastropacha quercifolia* L., *Saturnia yamamay* Guér.) Dewitz (1904) fand, daß der Kokon von *Eriogaster lanestris* L. aus einer Kruste bestehe, welche von den Exkreten der Vasa malp. gebildet wird und immer nur ein feines Seidengespinnt besitze. Die Verklebung der Exkrete und die Erhärtung der Kokons geschieht wohl vielfach unter Mitwirkung der zur Zeit der beginnenden Metamorphose gebildeten und durch den After entleerten Darmprodukte (vgl. Verson 1904).

Zum Schluß sei darauf hingewiesen, daß die Thysanuren außer den Vasa malp. noch andere Exkretionsorgane besitzen, nämlich (abgesehen von geschlossenen Nephrocyten) nach außen mündende Schläuche, welche dem Kopfe angehören und deshalb früher für Speicheldrüsen gehalten wurden. Bei *Machilis maritima* Leach. sind zwei symmetrische, seitlich und in der hinteren Kopfpattie gelegene Exkretionsorgane

entwickelt, welche je aus einem Säckchen, dem „Labyrinth“ und dem ausleitenden Kanal bestehen. Medioventral vereinigen sich die beiden letzteren zu einem unpaaren Gang, welcher außen an der Unterlippe mündet (Labialnieren, Bruntz; Fig. 210). Das Säckchen sowie die Wand des Labyrinthschlauches besteht aus exkretorisch tätigen Zellen; die Zellen des Endsäckchens aber scheiden in die Leibeshöhle injiziertes, karminsaures Ammoniak ab, die des sich anschließenden Schlauches dagegen Indigkarmin. Somit verhalten sich diese Nephridialorgane wie die Antennen- und Maxillardrüsen der Crustaceen (Bruntz 1904).

Die Spinndrüsen des Enddarms der Neuropterenlarven und der Larve von *Lebia*.

Die eigentümlichen Spinndrüsen, welche sich im Enddarm der Neuropterenlarven vorfinden, sind kürzlich von McDunnough (1909)

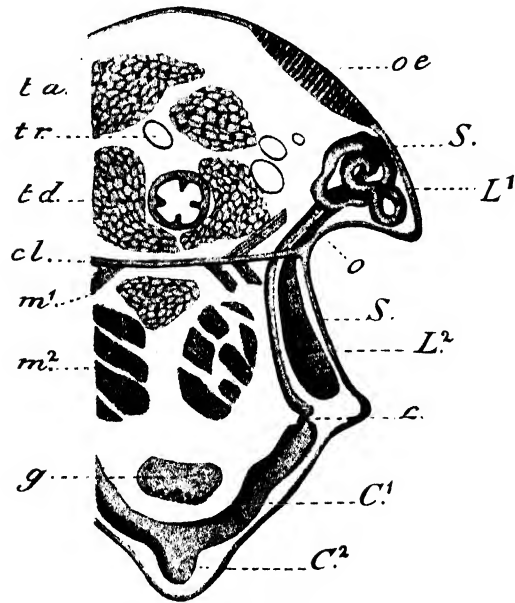


Fig. 210.

Schema zur Darstellung der rechten „Labialniere“ von *Machilis maritima* Leach. (Transversalschnitt durch den Kopf.) — Vergr. 40:1. (Bruntz 1904.)

L¹, L² gewundener und gerader Abschnitt; *C¹* Ausführungsgang der rechten Labialniere; *C²* gemeinsamer Ausführungsgang; *c* Knio; *cl* chitinöse Scheidewand; *g* Unterschlundganglion; *m¹, m²* Muskeln; *o* Kommunikation zwischen Endsäckchen und gewundenem Teil; *oe* Auge; *ta* Fettkörper; *td* Oesophagus; *tr* Tracheo; *S* Labialniere (distaler Abschnitt.)

eingehend studiert worden, nachdem sie vor ihm schon andere Autoren beschäftigt haben. Bei der Larve von *Chrysopa* findet McDunnough folgendes: Der Dünndarm besteht aus einer zarten Röhre, die zusammen mit dem Fettkörper und den Malpighischen Schläuchen im 7. Abdominalsegment ein dichtes Knäuel bildet. Gleich in seinen Anfang münden die Vasa malp. ein. Nach etwa Zweidrittel seines Verlaufes tritt er mit den anderen Enden von sechs dieser Schläuche in Verbindung, indem sie sich kreisförmig um ihn herum gruppieren und das Ganze von einer gemeinsamen Hülle umgeben wird. Durch eine Einstülpung, welche lebhaft an die bekannte Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm erinnert, geht der Dünndarm in das Rectum über. Dieser bei

jugen Larven noch unbedeutende Abschnitt schwillt bei den erwachsenen Tieren zu einem kolbenförmigen Körper an und enthält eine hellgelbe Flüssigkeit, das Spinnsekret, welches, als feines Fädchen aus dem Anus heraustretend, von der alten Larve zur Anfertigung ihres Puppenkokons verwendet wird. Kolbe und Siebold meinen, auf ungenaue Angaben älterer Autoren (Réaumur, Ramdohr) gestützt, daß der verdickte Mastdarm von *Myrmeleon* das Spinnsekret absondere, während Meiner den Ort seiner Entstehung in die Vasa malpighii verlegt, eine Auf-

fassung, welche von McDunnough geteilt wird. Hinsichtlich der interessanten Details muß auf die Originalabhandlungen verwiesen werden. — Das Rectum dient hier also nicht mehr als Kotreservoir, sondern als Speicherkammer für das Spinnsekret. Es ist leicht einzusehen, daß solche Spinndrüsen, welche ihr Sekret durch den After entleeren, da zur Ausbildung kommen konnten, wo der ganze Enddarm gegen den Mitteldarm abgeschlossen ist und damit seine ursprüngliche Funktion verloren hat. Übrigens behält der Enddarm natürlich die Ausleitung der von den V. malp. (in ihren nicht zu Spinndrüsen umgewandelten Teilen) gebildeten Exkrete bei, welche während des Spinnens nicht unterbrochen zu werden scheint. Nur der nach vorn gerichtete Teil der V. malp. wird zum Spinnorgan und tritt gegen Ende der Larvenperiode in Tätigkeit, während das hintere Ende seine exkretorische Natur beibehält.

Auch bei der *Sisyra*-Larve übernimmt ein Abschnitt der V. malpighii die Produktion des Spinnsekretes. Jeder Malpighische Schlauch zeigt drei differente Abschnitte, von welchen der distale, blind geschlossene die exkretorische Funktion beibehält, die beiden anderen jedoch die Seide liefern. Da die beiden sekretorischen Abschnitte jedoch ihrem histiologischen Aufbau nach verschieden sind, so schließt Lampe (1910, Manuskript), daß wahrscheinlich auch ihre Sekrete different sein werden, und vermutet, daß das Sekret des Basalteiles von mehr klebriger Beschaffenheit sei, sich dem Sekretfaden des mittleren Teiles peripherisch auflagere und ihn während des Spinnens fähig mache, das Haften der Kokonfäden aneinander herbeizuführen, vielleicht auch das schnelle Erstarren des Fadens begünstige. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch bei der *Osmylus*-Larve vorzuliegen. Übrigens tritt auch hier erst gegen das Ende der Larvenperiode die Spinndrüse in Tätigkeit.

Sehr interessant ist das von Silvestri (1904) konstatierte Vorkommen von Spinndrüsen ähnlicher Art bei *Lebia scapularis* Fourer. (Carabidae). Das Spinnsekret der Larve entsteht in dem erweiterten proximalen Teile der Malpighischen Gefäße und tritt aus dem After aus. Während aber bei *Myrmeleon*, *Sisyra*, *Chrysopa* usf. das Mitteldarmlumen vom Enddarm abgeschlossen ist, trifft dies bei der genannten Käferlarve nicht zu; der Verschuß des Mitteldarms erscheint also nicht als notwendige Voraussetzung für die Umwandlung eines Teils der V. malpighii zu Spinnorganen.

Wenn die dem Vorderkörper angehörenden Spinndrüsen in letzter Linie von Nephridialorganen abgeleitet werden können, haben wir einen merkwürdigen Fall übereinstimmender Umbildung exkretorischer Organe in Spinnorgane vor uns; die Umbildung betrifft allerdings die Malpighischen Schläuche nur teilweise.

Analdrüsen.

Die Analdrüsen sind, streng genommen, den Hautdrüsen zuzurechnen, weil sie nicht in den Enddarm, sondern auf der Haut münden. Wegen ihrer nahen topographischen Beziehung zum Anus und ihres Namens wegen dürfte sie der Leser in der Regel in dem Kapitel über den Darm suchen, dem wir ihre Besprechung deshalb anschließen.

Die Analdrüsen (vgl. Wagner, Dufour, Meckel, Stein, Karsten, Leydig u. a.) sind bei den Carabiden, Dytisciden und Staphyliniden gut entwickelt. Bei den Carabiden besteht jede der paarigen Drüsen aus dem sezernierenden Abschnitt, einem Sammelkanal, einem

Reservoir und einer Anhangsdrüse. Das meist eiförmige und bisweilen stark muskulöse Reservoir steht durch einen zylindrischen Kanal mit der Außenwelt in Verbindung, welcher bei *Carabus* am Außenrande des Pygidiums ausmündet. Bei den Carabini ist die Entleerung des Inhaltes wegen der starken Muskulatur heftig, und das saure Sekret kann 20—30 cm weit gespritzt werden. — Die Drüsentraube besteht aus runden oder fadenförmigen, kleinen Drüsen (Pseudacini), deren jede sich aus mehreren Zellen zusammensetzt; jede dieser Zellen besitzt ihren eigenen Ausführungsgang. Die Anzahl der Drüsen schwankt innerhalb weiter Grenzen (*Procrustes coriaceus* L. ungefähr 200, *Dyschirius globosus* Herbst nur eine). Da der feinere Bau der Drüsen bei den Carabiden sehr verschieden ist, muß hier von einer eingehenden Darstellung abgesehen werden (siehe besonders Dierckx 1899). — Der bekannte Bombardierkäfer (*Brachynus crepitans* L.) vermag das Sekret seiner Analdrüsen unter hörbarem Geräusch und Bildung einer kleinen Wolke auszustoßen.

Das Sekret ist eine klare, sehr flüchtige Flüssigkeit von schwachem, aber charakteristischem Geruch, welche die Haut leicht reizt und auf ihr braune, nicht schmerzende, aber weder mit Basen noch mit Säuren entfernbare Flecke zurückläßt; es wird als Wehrmittel gedeutet. — Ferner besitzen die Carabiden noch die accessorische Drüse, welche, aus einzelligen Drüsen bestehend, traubenförmig erscheint und ihre Ausführungsgänge in den Ausführungskanal der Analdrüse nahe bei deren Ausmündung entsendet (Dierckx 1899).

In dem gasförmigen Sekret der Analdrüsen von *Cerapterus quadrimaculatus* Westw. (Pausidae) ist freies Jod enthalten (Loman 1887).

Die Analdrüsen der Dytisciden, welche schon von Dufour, Meckel und Leydig untersucht wurden, beschreibt Bordas (1898)

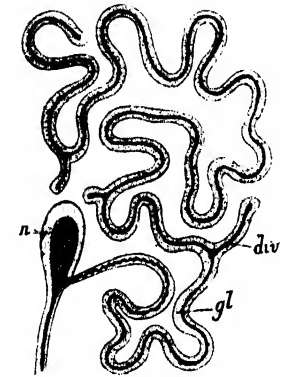


Fig. 211.

Analdrüse von *Dytiscus*.
(Dierckx 1899.)

gl Drüsenschlauch mit Seitendivertikeln (div); n Reservoir.

als paarige umfangreiche Schläuche, deren jeder in eine birnenförmige Blase (Reservoir) einmündet; an diese schließt sich der Ausführungsgang an, welcher als zylindrischer Schlauch jederseits ein wenig hinter der Afteröffnung am Rande des den After umgebenden Chitinstückes ausmündet. Reservoir und Ausführungsgang sind reicher mit Muskeln ausgestattet als die Drüse. Diese besitzt (Leydig, Dierckx) einen bis drei kurze Divertikel und ist etwa dreimal so lang wie der Körper, windet sich aber unregelmäßig netzförmig an der Außenwand des Reservoirs auf. Ihr Sekret erscheint chromgelb (Fig. 211). Dufour, Leydig, Meckel und Kunckel d'Herculais schreiben diesen Drüsenorganen der Dytisciden die Bedeutung von Verteidigungswaffen zu, und Bordas vermutet in ihnen Exkretionsapparate. Demgegenüber spricht sich Dierckx dafür aus, daß die Analdrüsen der Dytisciden weder der Verteidigung noch der Exkretion dienen, sondern daß ihnen die Aufgabe zufalle, die Atmung zu unterstützen. Der wahre Verteidigungsapparat sei das Rectum mit seinem umfangreichen Blinddarm, aus welchem der stinkende Kot ausgespritzt wird. Das Sekret der Analdrüse enthält dagegen ein fettes Öl und hat einen angenehmen Geruch. Es überzieht in

dünnere Schicht alle den Atemraum zwischen dorsaler Körperwand und den Deckflügeln begrenzenden Flächen, welche infolgedessen vom Wasser nicht benetzt werden. Außerdem werden auch die Elytren an ihrer Oberfläche durch Vermittlung der Schwimmbeine mit dem Ölüberstrichen. Damit hätte also die Analdrüse der Dytisciden nicht mehr dieselbe Funktion, wie bei den nahe verwandten Carabiden, sondern sie gleicht den Steißdrüsen der Vögel, welche das Material zum Einfetten der Federn liefern und bei den Schwimmvögeln besonders gut entwickelt sind. Wir haben somit bei den Dytisciden eine sehr interessante Anpassung an das Wasserleben vor uns. (Vergl. Haftapparate der Dytisciden, Kap. Haut.)

Literaturverzeichnis.

- Abonyi, A. Über den Darmkanal der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Math. nat. Ber. Ungarn. Bd. 21. 1907.
- Adlerz, G. Om digestionsssecretionen junte några dermed sammanhängande fenomen hos insekter och myriopoder. Bih. Svenska Akad. Handl. 16. Bd. 1890.
- Anglas, J. Sur l'histogenèse du tube digestif des Hyménoptères pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. 1898.
- Axenfeld, D. Invertin im Honig und Insektendarm. Centralbl. f. Physiol. Bd. 17. 1903.
- Balbani, E. G. Sur la structure du noyau des glandes salivaires chez les larves de *Chironomus*. Zool. Anz. 1881.
- Études anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Cryptops*. Arch. Zool. expér. 2. sér. T. 8. 1890.
- Basch. Untersuchungen über das chylopoëtische und uropoëtische System der *Blatta orientalis*. Sitzungsber. d. math. nat. Kl. d. Acad. Wien. 33. Bd. 1858.
- Beauregard, H. Structure de l'appareil digestif des Insectes de la tribu des Vésicants. C. R. Acad. Sc. T. 99. 1884.
- Becher, E. Zur Kenntnis der Mundteile der Dipteren. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. 45. 1882.
- Bellesme, J. de. Recherches sur la fonction des glandes de l'appareil digestif des Insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 82. 1876.
- Biedermann. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Pflügers Archiv f. Physiol. Bd. 72. 1898.
- Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung in: Handbuch der vergl. Physiologie v. H. Winterstein. Jena 1910.
- Bizzozero. Sulle ghiandole tubulari del tubo gastro-enterico e suoi rapporti coll'epitelio di rivestimento delle mucose. Att. Acad. di Torino. T. 27. 1892.
- Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. mikr. Anat. 42. Bd. 1893.
- Blanc, L. Étude sur sa sécrétion de la soie et la structure du brin et de la bane dans le *Bombyx mori*. Lyon 1889.
- Bordas, L. Appareil digestif des Blattidae. Bull. Mus. hist. nat. Paris. 1896.
- The Anal Glands of the Aphodiinae. Nat. Sc. Vol. 14. 1899.
- Morphologie générale et étude anatomique de la larve d'*Io irene*. Chenille séricigène de la Guyane Française. Ann. Inst. colon. Marseille (2). Vol. 3. 1905.
- Glandes annexes ou accessoires de l'appareil séricigène des larves d'*Io irene* Boisduval. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 141. 1905.
- Sur les glandes séricigènes et les glandes mandibulaires d'une larve de Lépidoptère exotique (*Io irene* Cramer et Boisduval). C. R. Ass. franç. Av. Sc. Sess. 34. 1905.
- Der Kropf und Kaumagen einiger Vespidae. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 1. 1905. (Übers. v. Chr. Schröder.)
- L'intestin antérieur (jabot et gésier) de la Xylocope (*Xylocopa violacea* L.). Trav. Scient. Univ. Rennes. T. 4. Bull. Soc. Scient. med. Ouest. Rennes. T. 14. 1905.

- Bordas, L. Sur les glandes (salivaires céphaliques et métathoraciques) de quelques Hémiptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 140. 1905.
- Sur quelques points d'anatomie du tube digestif des Nepidae (*Nepa cinerea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
 - Anatomie des glandes salivaires de la Nèpe cendrée (*Nepa cinerea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 57. 1904.
 - Les glandes salivaires des Nepidae (*Nepa cinerea* L.). Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
 - Sur les glandes annexes de l'appareil séricigène des larves de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 139. 1904.
 - Morphologie et structure histologique des glandes mandibulaires des larves d'Arctiidae. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
 - Structure du jabot et du gésier de la Xylocope (*Xylocopa violacea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
 - Anatomie et structure histologique du tube digestif de l'*Hydrophilus piceus* L. et de l'*Hydrous caraboides* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 56. 1904.
 - L'appareil digestif des larves d'Arctiidae (*Spilosoma fuliginosa* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 56. 1904.
 - Sur les glandes mandibulaires de quelques larves de Lépidoptères. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 57. 1904.
 - Anatomie et structure histologique de l'intestin terminal de quelques Silphidae (*Silpha atrata* L. et *S. thoracica* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
 - Les glandes mandibulaires des larves de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 136. 1903.
 - L'appareil digestif des Silphidae. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 137. 1903.
 - Variations morphologiques et anatomiques présentées par le gésier chez quelques Coléoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 135. 1902.
 - Le tube digestif de la nymphe d'*Acherontia atropos* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 54. N. 36. 1902.
 - Anatomie du tube digestif des Hyménoptères. C. R. Paris. T. 118.
 - Appareil digestif d'un Orthoptère de la famille des Gryllidae, le *Brachytrypes membranaceus*. C. R. Paris. T. 122. 1896.
 - Anatomie des glandes salivaires des Hyménoptères de la famille des Ichneumonides. Zool. Anz. Bd. 17. 1894.
 - Glandes salivaires des Apides. *Apis mellifica*. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 119. 1894.
 - Appareil glandulaire des Hyménoptères. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 119. 1894.
 - Considérations générales sur l'appareil digestif des Phasmidae. Bull. Mus. Paris 1896.
 - Les glandes salivaires des Pseudoneuroptères et Orthoptères. Arch. Zool. expér. Vol. 5.
 - Étude sur l'anatomie et histologie du rectum et des glandes rectales des Orthoptères. C. R. Vol. 126.
 - Structure des tubes de Malpighi, du réceptacle urinaire et du canal excréteur (urètre) des Gryllidae. Bull. Soc. Entom. France 1902. C. R. Soc. Biol. Paris. Vol. 54.
 - Les tubes de Malpighi des Orthoptères. C. R. Vol. 126. — Ann. Mag. Hist. Vol. 19.
 - Morphologie des appendices de l'extrémité antérieure de l'intestin moyen des Orthoptères. C. R. Vol. 135. 1897.
 - L'appareil digestif des Orthoptères. Ann. Sc. Nat. sér. 8. Vol. 5.
 - Glandes mandibulaires et glandes labiales de *Cossus ligniperda* Fabr. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 54. 1902.
 - Les glandes salivaires de la nymphe de *Sphinx convolvuli* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
 - L'appareil digestif de l'*Arctia caja* L. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 55. 1903.
 - Anatomie des glandes salivaires des Mantes (*Mantis religiosa* L.). Trav. Scient. Univ. Rennes. T. 5. — Bull. Soc. Sc. méd. Ouest. Rennes. T. 15. 1906.
 - Les glandes salivaires de la mante religieuse (*Mantis religiosa* L.). Mém. Soc. Zool. France. T. 20. 1907.
 - L'ampoule rectale des Dytiscides. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 61. 1906.
 - Structure des coecums ou appendices filiformes de l'intestin moyen des Phyllies. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 142. 1906.
 - Les glandes céphaliques (glandes séricigènes et glandes mandibulaires) des chenilles de Lépidoptères. Ann. d. Sc. Nat. Zool. Paris. T. 10. 1909.
- Bouchardat, A. De la digestion chez le ver à soie. Revue et Mag. de Zool. Sér. 2. T. 3. 1851.

- Bruntz, L. Les reins labiaux des Thysanoures. Anat. et Phys. (Note préliminaire). Arch. Zool. expér. (4.) T. 2. 1904.
- Bugnion, E. L'appareil salivaire des Hémiptères. Bull. de la Soc. Entom. d. France. 1907.
- L'estomac du Xylocope violet (*Xylocopa violacea* Fabr.). Mitt. Schweiz. entom. Ges. Bd. 11.
- , et N. Popoff, Les pièces buccales des Hémiptères. Arch. Zool. Expér. 5. sér. T. VII. 1911.
- Burgess, E. Contributions to the anatomy of the Milk-Wed Butterfly (*Danaï archippus* F.). University Memoirs Boston. Soc. Nat. Hist. 1880.
- The structure and action of a Butterfly trunk. American Naturalist. Vol. 14. 1880.
- Chatin, J. Note sur la structure du noyau dans les cellules marginales des tubes de Malpighi chez les Insectes et les Myriapodes. Ann. d. Sc. nat. Zool. 6. sér. Vol. 14. Nr. 3. 1882.
- Cholodkowsky, N. Zur Frage über den Bau und die Innervation der Speicheldrüsen der Blattiden. Horae Soc. Ent. Ross. Vol. 16. 1881.
- Sur les vaisseaux de Malpighi chez les Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 99. 1884.
- Sur la morphologie de l'appareil urinaire des Lépidoptères. Arch. Biol. Vol. 6. — C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 99. 1887.
- Über die Speicheldrüsen von *Chermes*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 1. 1905.
- Chun. Über den Bau, die Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rektaldrüsen bei den Insekten. Frankfurt a. M. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 10. 1875.
- Conte, M. A. La coloration naturelle des soies. C. R. Soc. Biol. Vol. 57. 1904.
- Cuénot, L. Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol. T. 14.
- Davy, J. Note on the Excrements of certain Insects, and on the Urinary Excrement of Insects. Edinburgh N. Philos. Journ. T. 40 u. 45. 1846. 1848.
- Some observations on the Excrements of Insects, in a lettre adressed to W. Spencer. Transact. Ent. Soc. London. Ser. 2. Vol. 3. 1854.
- Deegener, P. Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 68. 1900.
- Anmerkung zum Bau der Regenerationskrypten des Mitteldarms von *Hydrophilus*. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.
- Die postembryonale Entwicklung des Insektendarms. Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
- Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil I. *Cybister roeselii* Curtis. Zool. Jahrb. 20. Bd. 1904. Abt. Anat.
- Teil II. *Malocosoma castrense* L. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 26. Bd. 1908.
- Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion. 1. Teil: *Deilephila euphorbiae* L. Arch. f. Naturgesch. 75. Jahrg. 1. Bd. 1909.
- 2. Teil: *Macrodrytes (Dytiscus) circumcinctus* Ahr. Arch. f. Naturgesch. 76. Jahrg. 1910. 1. Bd. 2. Heft.
- Das Puppenepithel. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.
- Dewitz, J. Über die Herkunft des Farbstoffes und des Materials der Lepidopteren-cocons. Zool. Anz. 27. Bd. 1904.
- Dierekx, Fr. Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides avec quelques remarques sur le classement des Carabides. La Cellule. Vol. 16. 1899.
- Dimmock. The anatomy of the mouth-parts and of the sucking apparatus of some Diptera. Boston 1881.
- Doyère, L. Note sur le tube digestif des Cigales. Ann. des Scienc. natur. Zool. 2. sér. T. 11. 1839.
- Dubois, R. Contribution à l'étude de la soie du *Bombyx mori* et du *Saturnia yamamay* Guér. IV. Matières colorantes de la soie verte du *Saturnia yamamay* Guér. Vol. des travaux du Labor. d'études de la soie. Années 1889—1890. Lyon 1891.
- MacDunnough, James. Über den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla* L. Arch. f. Naturgesch. 75. Jahrg. 1. Bd. 3. Heft. 1909.
- Eberli, J. Untersuchungen an Verdauungstrakten von *Gryllotalpa vulgaris*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. 1892.
- Emery. Über den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 46. 1888.
- Engelmann, W. Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Nach Untersuchungen von Th. W. v. Lidth de Jeude. Onderz. Phys. Lab. Utrecht (3). 5. Deel. 1880.
- Erhard, H. Über den Aufbau der Speicheldrüsenkerne der *Chironomus*-Larve. Arch. micr. Anat. 76. Bd. 1910.

- Faussek, V. Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.
- Fernald, H. T. Rectal glands in Coleoptera. American Naturalist. Vol. 24. 1890.
- Filippi, F. de. Alcune osservazioni anatomico-fisiologiche sugli Insetti in generale et in particolare sul Bombice del gelso. Ann. della R. Acad. agric. Torino. T. 5. 1850, 52, 53. — Übersetzt von C. A. Dohrn in: Stett. Ent. Zeitschr. Bd. 13. 14.
- Breve riasunto di alcune ricerche anatomico-fisiologiche sul Baco da seta communicate alla società delle scienze biologiche di Torino nella tornata des 13. Juglio. Übersetzt von C. A. Dohrn in: Stett. Ent. Zeitschr. Bd. 15.
- Frenzel, J. Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. mikr. Anat. Bd. 26. 1885.
- Über Bau und Tätigkeit des Verdauungskanal der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. Berlin. Entom. Zeitschr. 1882.
- Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. mikr. Anat. 25. Bd. 1885.
- Die Verdauung lebenden Gewebes und die Darmparasiten. Arch. Anat. Physiol. Phys. Abt. 1891.
- Fripp, Funktionen der Drüsen im Verdauungsapparat der Insekten. D. Naturforscher (Sklarek). 9. Jahrg. 1876.
- Fritze, A. Über den Darmkanal der Ephemeriden. Berichte der Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 4. 1888. — Naturw. Rundschau. 4. Jahrg. 1889.
- Gadd, G. Contributions à l'anatomie comparée des cigales I. Appareil salivaire. Rev. Russe Entom. St. Pétersbourg. T. 9. 1909 (russisch). Referat von N. v. Adelung. Zool. Centralbl. 17. Bd. 1910.
- Gaede, H. M. Physiologische Bemerkungen über die sog. Gallengefäße der Insekten. Nova Acta Acad. Caes. Leopold.-Carolin. Vol. 10. pars 2. 1821.
- Garman, H. Silk-spinning Dipterous larvae. Science. T. 20.
- Gehuchten, van. Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la *Pychoptera contaminata*. La Cellule. T. 6. 1890.
- Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire. La Cellule. T. 9.
- Giard, A. Sur l'organe appelé spatula sternalis et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyies. Bull. Soc. Ent. France. Vol. 62. 1893.
- Gilson, G. Recherches sur les cellules sécrétantes. La soie et les appareils séricigènes. Lépidoptères. La Cellule. T. 6. 1890.
- The odoriferous apparatus of *Blaps mortisaga*. Rep. 58 th meeting Brit. assoc. Adv. Sc. 1889.
- Les glandes odorifères du *Blaps mortisaga* et de quelques autres espèces. La Cellule. T. 5.
- Lépidoptères (suite) II. Trichoptères. La Cellule. T. 10. 1893.
- Gorka, S. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren. Allg. Zeitschr. Ent. 6. Bd. 1901.
- Graber, V. Zur näheren Kenntnis des Proventriculus und der Appendices ventriculares bei den Gryllen und Laubheuschrecken. Sitzungsber. d. K. Acad. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Bd. 59. 1869.
- Über die Ernährungsorgane der Insekten und nächstverwandter Gliederfüßler. Mitt. d. nat. Vereins f. Steiermark. Graz. Bd. 2. 1871.
- Verdauungssystem des Prachtkäfers. Ibid. Graz. 1875.
- Grandis, V. Sulle modificazione degli epithelii ghiandolari durante la secrezione. Osservazioni. Atti Accad. Torino. Vol. 25. — Arch. Ital. Biol. T. 14. 1890.
- Griffiths, A. B. On the Malpighian Tubules of *Libellula depressa*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 15. 1889.
- Grube, A. E. Fehlt den Wespen- oder Hornissenlarven ein After oder nicht? — Müllers Archiv f. Physiol. 1849.
- Guyénot, E. L'appareil digestif et la digestion de quelques larves de mouches. Bull. Sc. d. l. France. Belgique. T. 41. 6. sér. 1907.
- Helm, F. E. Über die Spinndrüsen der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 26. Bd. 1876.
- Henseval, M. Les glandes buccales des larves de Trichoptères. La Cellule. T. 12. 1897.
- Les glandes à essence du *Cossus ligniperda*. La Cellule. T. 12. 1897.
- Hirschler, J. Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei *Donacia*. Zool. Anz. Bd. 31. 1906/07.
- Holmgren, E. Histologiska studier öfver några Lepidopterlarver digestionscanal och en del af deras Körtelartade bildningar. Ent. Tidskr. Arg. Vol. 13. 1892.
- Janet, Ch. Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. Paris 1902.

- Jordan, H. Über extraintestinale Verdauung im Allgemeinen und bei *Carabus auratus* im Besonderen. Biol. Centralbl. Bd. 30. 1910.
- Jousset de Bellesme. Physiologie comparée. Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte. Paris 1876.
- Recherches sur les fonctions des glandes de l'appareil digestif des Insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 82. 1876.
- Travaux originaux de Physiologie comparée. T. 1. Insectes. Digestion, Métamorphoses. Paris 1878.
- Karawajew, W. Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum*. Biol. Centralbl. Bd. 9. 1899.
- Karsten, H. Harnorgane von *Brachinus complanatus*. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1848.
- Knüppel, A. Über Speicheldrüsen von Insekten. Arch. f. Naturg. 52. Jahrg. (vorläuf. Mitteil. Sitzungsber. Ges. nat. Frde. Berlin 1887). Entom. Nachr. 13. Jahrg.
- Korschelt, E. Über die eigentümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von *Chironomus plumosus*. Zool. Anz. 7. Bd. 1884.
- Über die Struktur der Kerne in den Spinnrüsen der Raupen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
- Kowalewsky, A. Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Centralblatt. 9. Bd. 1889.
- Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Congrès internat. de Zool. 2. Sér. Moscou. 1892.
- Krukenberg, C. Fr. W. Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung und vergl. physiol. Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge. Unters. d. Physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. 1. 1880.
- Kulagin, N. Zur Frage über die Struktur der Zellkerne der Speicheldrüsen und des Magens bei *Chironomus*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 1. 1905.
- Laboulbène, A. Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du *Buprestis manca*. Thomsons Arch. Entom. T. 1. 1857.
- Lambrecht, A. Der Verdauungsprozeß der stickstoffreichen Nährmittel, welche unsere Bienen genießen, in den dazu geschaffenen Organen derselben. Bienenwirtschaftl. Centralbl. 8. Jahrg. 1872.
- Latter, O. The secretion of potassium hydroxide by *Dicranura vinula* and the emergence of the imago from the cocoon. Trans. Ent. Soc. London. Vol. 32. 1892.
- Further notes on the secretion of potassium hydroxide by *Dicranura vinula* (imago) and similar phenomena in other Lepidoptera. Trans. Ent. Soc. London. Nat. 1895.
- Léger, L., et O. Dubosq. Sur les tubes de Malpighi des Grillons. C. R. Soc. Biol. 11. sér. T. 1. 1899.
- , et P. Hagenmüller. Sur la structure des tubes de Malpighi de quelques Coléoptères. C. R. Soc. Biol. 11. sér. T. 1. 1899.
- Sur la structure des tubes de Malpighi chez quelques Coléoptères ténébrionides. Bull. Soc. Entom. d. France. 1899.
- Levrat, D., et A. Conte. Sur l'origine de la coloration naturelle des soies de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 135. 1902.
- Leydig, F. Über die Explodierdrüse des *Brachinus crepitans*. Zur Anatomie der Insekten. Arch. Anat. Physiol. 1859.
- v. Lidth de Jeude, Th. W. Zur Anatomie und Physiologie der Spinnrüsen der Seidenraupe. Zool. Anz. 1878.
- Loew, H. Über die Bedeutung des sogenannten Saugmagens bei den Zweiflüglern. Stett. Entom. Zeitg. 1843.
- Loman, J. G. C. Freies Jod als Drüsensekret (*Ceropteris 4-maculatus* Westw.) Tijdschr. Nederl. Dierkdg. Vereen. (2) D. 1. Aufl. 3/4. 1887.
- Lucas, R. Beiträge zur Kenntnisse der Mundwerkzeuge der Trichoptera. Arch. f. Naturg. Bd. 59, 1. 1893.
- Marchal, P. Sur la motilité des tubes de Malpighi. Ann. Soc. Ent. France. Vol. 61. 4. Bull.
- L'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. Mém. Soc. Zool. France. T. 3.
- Remarques sur la fonction et l'origine des tubes de Malpighi. Bull. Soc. Entom. d. France. 1896.
- Matheson, R., and A. G. Buggles. The Structure of the Silk Glands of *Apanteles glomeratus* L. Amer. Natural. V. 41. 1907.

- Meckel, J. F. Über die Gallen- und Harnorgane der Insekten. Meckels Archiv. Bd. 1. 1826.
- Meinert. Fluernes Munddele. Trophi Dipterorum. Kjöbenhavn 1881.
- Metchnikoff. Sur l'absorption du fer par le tube digestif de la Blatte. Bull. d. l'Acad. Imp. des Sciences St. Pétersbourg. 4. 1896.
- Organes excréteurs des Insectes. Bull. Acad. imp. Sc. N. St. Pétersbourg. Vol. 4. 1896 (russisch).
- Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. Arch. d. Zool. expér. T. 8. N. 8. quatr. sér. 1908.
- Meves, F. Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen. Arch. Mior. Anat. 48. Bd. 1897.
- Mingazzini, P. Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Larve e Insetti perfetti). Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. 9. 1889.
- Möbusz, A. Über den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Arch. f. Nat. Bd. 63. I. 1897.
- Nagel, W. A. Über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Centralbl. 16. Bd. 1896.
- Needham, J. G. The digestive epithelium of Dragon-fly Nymphs. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. 1897.
- Petrunkewitsch, A. Verdauungsorgane von *P. orientalis* und *Bl. germanica*. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 13. 1900.
- Pettit, A., et A. Krohn. Sur l'évolution des cellules des glandes salivaires du *Notonecta glauca* Fr. C. R. Soc. Biol. Vol. 57. 1904.
- Sur la structure de la glande salivaire du Notonecte (*Notonecta glauca* L.). Arch. Anat. Mior. T. 7. 1905.
- Plateau, F. Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Mém. de l'Acad. royale des Sciences etc. de Belgique. T. 41. Bruxelles 1874.
- Note additionnelle au Mémoire sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. Bull. Acad. roy. de Belgique. 2. sér. T. 44. 1877.
- Polotajew, N. Über die Spinndrüsen der Blattwespen. Zool. Anz. Bd. 8. 1885.
- Porta, A. La funzione epatica negli Insetti. Anat. Anz. 22. Bd. 1903.
- La funzione pancreo-epatica negli Insetti. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
- Die Funktion der Leber bei den Insekten. Allgem. Zeitschr. f. Entomol. 7. Bd. 1902.
- Portier, P. Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. 1. Digestion de la larve du Dytique. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 66. 1909.
- Digestion des larves de Dytique, d'*Hydrobius* et d'*Hydrophile*. Ibid.
- Ramdohr, K. A. Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten. Halle 1811.
- Regener, E. Erfahrung über den Nahrungsverbrauch usw. der großen Kiefernraupe. Magdeburg 1865.
- Rengel. Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
- Über den Zusammenhang von Mitteldarm und Enddarm bei den Larven der akuleaten Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.
- Über *Myrmeleon formicarius* L. Sitzungsber. Ges. Nat. Frde. Berlin (p. 140.) 1908.
- Ris, Fr. Untersuchung über die Gestalt des Kaumagens bei den Libellen und ihren Larven. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 9. 1896.
- Rovelli, G. Alcune ricerche sul tube digerente degli Atteri, Ortotteri e Pseudoneurotteri. Como, 1884.
- Rungius, H. Über eine Besonderheit des Larvendarmes von *Dytiscus marginalis*. Zool. Anz. Bd. 35. Nr. 11. 1910.
- Russ, E. L. Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* Zett.) Zool. Jhrb. Anat. 25. Bd 1908.
- Beiträge zur Kenntnis der Kopfdrüsen der Trichopterenlarven (Mandibular- und Maxillardrüsen). Arch. Zol. Expér. 5. sér. T. 5. 1910.
- Sadones, J. L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule. T. 11. 1896.
- Samson, K. Über das Verhalten der Vasa Malpighii und die exkretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenea limacodes* Hufn. Zool. Jahrb. Anat. 26. Bd. 1908.
- Sayce, O. A. On the structure of the alimentary System of *Gryllotalpa australis* with some Physiological notes. Proc. of R. Soc. of Victoria. Vol. 11. 1894.
- Sedlaczek. Über den Darmkanal der Scolytiden. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. Bd. 28. 1902.

- Semichon, L. Sur l'épithélium de l'intestin moyen de quelques Mellifères. Bull. du Mus. d'Hist. Nat. Paris. 9. Bd. 1903.
- Seillière, G. M. Sur une diastase hydrolysant la xylane dans le tube digestif de certaines larves de Coléoptères. C. R. d. l. Soc. d. Biol. 58. Bd. 1905.
- Schiemenz. Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene. Zeitschr. f. wiss. Zool. 38. Bd. 1883.
- Schindler, E. Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 30. Bd. 1878.
- Schloßberger. Untersuchungen über das chemische Verhalten der Krystalle in den Malpighischen Gefäßen der Raupen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1857.
- Schneider, A. Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
- Über den Darmkanal der Arthropoden. Zool. Beiträge. Bd. 2. 1887.
- Schönfeld. Die physiologische Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene. Arch. Anat. Physiol. Phys. Abt. 1886.
- Silvestri, F. Contribuzione alla conoscenza della metamorfosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourcr. con descrizione dell'apparato sericiparo della larva. Redia. Vol. 2. fasc. 1. Firenze. 1904.
- Simpson, C. B. The Alimentary Canal of Certain Lepidopterous Larvae. Proc. entom. Soc. Washington. Vol. 5. 1902.
- Simroth, H. Über den Darmkanal der Larven von *Osmoderma eremita* mit seinen Anhängen. Giebels Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 51. 1878.
- Einige Bemerkungen über die Verdauung der Kerfe. Zeitschr. f. d. ges. Naturw. Bd. 51. 1878.
- Sirodot. Recherches sur les sécrétions chez les Insectes. Ann. Scienc. nat. 4. sér. Zool. Vol. 10. 1858.
- Suckow, F. W. L. Verdauungsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. f. organ. Physik. Bd. 3. 1849.
- Thompson, M. T. Alimentary canal of the Mosquito. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. 32. No. 6. 1905.
- Trägårdh, J. Über die cephalopharyngealen Skeletteile und den Pharynx der Fliegenlarve *Ephydra riparia* Fall. Zool. Anz. 25. Bd. 1902.
- Treviranus, G. R. Resultate einiger Untersuchungen über den inneren Bau der Insekten (Verdauungsorgane von *Cimex rufipes*). Annal. d. Wetterau. Ges. Bd. 1. 1809.
- Vaney, M. C. Sur une nouvelle fonction de quelques tubes de Malpighi. Ann. Soc. Linn. Lyon. N. S. 47. 1900.
- Vaugel, E. Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers (*Hydrophilus piceus*). Nat. Hefte. Pest. 10. Bd.
- Veneziani, A. Note sulla struttura istologica e sul meccanismo d'escrezione dei tubi di Malpighi. Monit. zool. ital. Vol. 14. 1903.
- Verson, E. Zur Entwicklung des Verdauungskanal bei *Bombyx mori*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 82. 1905.
- Zur Färbung der Lepidopterenococons. Zool. Anz. 27. Bd. 1904.
- Il succo gastrico nel baco da seta. Bollet. d. Bachicoltura. 7. Padova. 1881.
- Villard, M. J. A. A propos d'une prétendue Chlorophylle de la soie. C. R. Soc. Biol. T. 56. 1904.
- Visart. Contribuzione allo studio del sistema digerente degli Arthropodi. Atti d. Soc. Toscana d. Sc. Nat. Vol. 13. 1894.
- Rigenerazione cellulare e modalitè della medesima nelle mucosa intestinale. Boll. Soc. Nat. Napoli Vol. 8.
- Voinov, D. N. Sur le tube digestif des Odonates. Bull. Soc. de Roumanie. Bucarest 1898.
- Werner, F. Zoologische Miscellen. (Die relative Darmlänge bei Insekten und pflanzenfressenden Orthopteren.) Biol. Centralbl. Bd. 14. 1894.
- Wertheimer, L. Sur la structure du tube digestif de l'*Oryctes nasicornis*. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris. 8. sér. T. 4. 1887.
- Wheeler, W. M. The primitive numbers of Malpighian vessels in Insects. Psyche. Vol. 6. 1893.
- Wilde, K. F. Untersuchungen über den Kaumagen der Orthopteren. Arch. f. Naturg., 48. Jahrg. 1877.
- Wilkinson, J. The pharynx of the *Eristalis* larva. London 1901.

Fünftes Kapitel.

Respirationsorgane.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Allgemeines	317
1. Morphologie des Tracheensystems	319
Spiracula (Stigmata): holopneustische, peri-, meta-, amphi-, propneustische Insekten. Anzahl und Lage	319
Die Tracheen (Bautypen)	320
Luftsäcke	321
Histiologischer Bau der Tracheen	324
Das Palménsche Organ der Ephemeriden	324
Tracheeneinschnürungen	325
Der „Tracheenkörper“	326
Die Endigung der Tracheen. (Tracheenendigung in der Muskulatur, am Darm, in den Vasa malpighii, an den „Labialnieren“, im Fettkörper, in der Leibeshöhle)	326
Tracheendrüsen	330
Bau und Verschlußvorrichtungen der Spiracula (Verschlußapparat)	330
Ableitung der Tracheen	333
Respiratorische Hilfseinrichtungen	333
Die „Blutkiemen“ der Apterygoten	334
2. Respirationsorgane der Wasserinsekten	334
Allgemeines. (Tracheenkiemen, Röhrenkiemen, Blutkiemen, Darmatmung)	334
A. Luftatmende Imagines des Wassers. Allgemeines	336
Rhynchota. (Nepidae. „Tracheenlungen“. <i>Notonecta</i> . <i>Naucoris</i> , <i>Corixa</i> , <i>Belostoma</i>)	337
Coleoptera. (Dytiscidae. Hydrophilidae. <i>Limnius troglodytes</i> . <i>Macropoea</i> . Atmungspausen der Wasserkäfer)	339
B. Wasseratmende Insekten. Luftatmende Wasserlarven und -puppen	340
Ephemeridenlarven (<i>Heptagenia</i> , <i>Leptophlebia</i> , <i>Ephemera</i> , <i>Potamanthus</i> , <i>Polymitarcys</i> , <i>Oniscigaster</i> , <i>Oligoneuria</i> , <i>Jolia</i> , <i>Ephemerella</i> , <i>Tricorythus</i> , <i>Caenis</i> , <i>Boetisca</i> , <i>Prosopistoma</i>)	340
Tracheenverteilung in den Ephemeridenkiemen	343
Atmung der Ephemeridenlarven in der Jugend (Hautatmung. Darmatmung). Tracheenkiemen und Flügel	344
Odonata: Rectalkiemen. Wasseratmung, Luftatmung durch den Darm. Darmkiemen der Imago. Tracheenkiemen (Schwanzkiemen, laterale Kiemen, Kiemenreste der Imago). Atmung der Nymphen	346
Plecoptera: Larven (Prosternal-, Anal-, Pleural-, Lateral-, Coxalkiemen) Tracheenkiemen der Imagines	348
Neuroptera (<i>Sialis</i> , <i>Corydalus</i> , <i>Sisyra</i>)	350

Diptera: Larven (<i>Simulium</i> , <i>Culex</i> , <i>Corethra</i> , <i>Chironomus</i> , Psychodiden, <i>Stratiomys</i> , <i>Eristalis</i> , <i>Teichomyza</i>); Puppen (Mycetophilidae, Cecidomyidae, <i>Scatopse</i> , <i>Tipula</i> , <i>Ctenophora</i> , <i>Psychoda</i> , <i>Simulium</i> , Ptychopteriden, Culiciden, Chironomiden, <i>Corethra</i> . <i>Culex</i> und <i>Anopheles</i>)	350
Trichoptera: Allgemeines (allgemeine und lokalisierte Hautatmung. Tracheenkiemen. Blutkiemen). Tracheenkiemen der Larven. Blutkiemen. Atmung der Puppen	357
Lepidoptera (<i>Acentropus niveus</i> , <i>Nymphula nymphaea</i> , <i>N. stratiotata</i> , <i>Pyropalis</i> , <i>Palustra</i>)	360
Coleoptera: (<i>Dytiscus</i> , <i>Gyrinus</i> , <i>Pelobius</i> , <i>Cnemidotus</i> , <i>Elmis</i> , Cyphoniden, <i>Psephenus</i> , <i>Hydrophilus</i> , <i>Limnius</i> ; <i>Donacia</i>)	362
Hymenoptera (<i>Prestwichia</i> , <i>Anargus</i> , <i>Agriotypus</i>)	364
3. Respiration der Parasiten	365
Diptera (Musciden-, Gastridenlarven. Das „rote Organ“. <i>Hypoderma</i> -Larven. <i>Tachina</i> -Larven, Rectalblase; <i>Acanthomera</i>)	365
Siphonaptera (<i>Sarcopsylla penetrans</i>)	369
Hymenoptera (Ichneumonidenlarven)	370
4. Intrauterine Atmung der Pupiparenlarven	371
5. Die Atmung	371
Atembewegungen	371
Gasaustausch	373
Atmung während des Winterschlafes	375
Unterbrechung des Gasaustausches	375
Funktion der Luftsäcke	376
Die vermeintliche Kohlensäureabsorption durch Puppen	377
Nebenfunktion der Tracheen	377

Das ursprüngliche Atmungsorgan aller Metazoen ist die Haut, welche schon durch ihre peripherische Lage für diese ihre Aufgabe prädestiniert erscheint. Die Hautzellen nehmen den Sauerstoff aus der Umgebung (Luft, Wasser usw.) auf und geben die durch den Atmungsprozeß entstandene Kohlensäure an die Umgebung ab. Um zu diesem Gasaustausche fähig zu bleiben, darf die Hautoberfläche von dem umgebenden Medium nicht abgeschlossen sein, und wenn dieser Abschluß durch eine Cuticula bewirkt wird, so muß deren Beschaffenheit entweder den Gasaustausch in genügendem Maße möglich lassen, oder es müssen andere Vorkehrungen getroffen werden, welche ihn begünstigen. — Bei der Mehrzahl aller Insekten ist nun bekanntlich eine mächtige, für die Atmung wenig oder gar nicht geeignete Chitincuticula zur Ausbildung gekommen, welche, wenn sie ihre Funktion als Schutzhülle des Körpers und als Ektoskelett für den Ansatz der Muskeln leisten soll, unter den gewöhnlichen Verhältnissen bei Landinsekten nicht zugleich auch dünn genug bleiben kann, um ihre primäre Atmungsfunktion beizubehalten. Wir sehen daher Teile der Haut in Gestalt eines Luftkanalsystems in das Innere des Körpers verlagert, indem bestimmte Bezirke unter Auswachsen zu einer blinden verzweigten Röhre in die Leibeshöhle eindringen. Die Haut stülpt sich zunächst wohl in jedem Segmente oder doch in den meisten Metameren des Körpers röhrenförmig ein, ohne jedoch den Kontakt ihrer Oberfläche mit der Atmosphäre völlig aufzugeben; denn die Atemröhren (Tracheen) bleiben durch je eine Öffnung, die Einstülpungsöffnung (Stigma, Spiraculum, Luftloch) mit der Außenwelt in Verbindung, und die von dem epidermalen Tracheenepithel gegen das Tracheenlumen hin ausgebildete Chitincuticula (Intima) bleibt zugleich so dünn, daß sie den Gasaustausch wenigstens in bestimmten Bezirken

nicht hindert. In diesen wurden die Tracheenwandzellen zu dem respiratorischen Epithel, dessen Tätigkeit sich wahrscheinlich auf die engeren und sehr dünnwandigen Endzweige des stark verästelten Röhrensystems beschränkt, während die stärkeren Stämme und ihre bei vielen Insekten beobachteten Erweiterungen wesentlich nur noch die Aufgabe von Luftleitungswegen und Luftreservoirs behalten. Die primären Stämme, deren je einer ursprünglich zu jedem Spiraculum gehört, treten sekundär miteinander in offene Verbindung; dies bringt den Vorteil mit sich, daß die Luftzufuhr nicht unterbrochen oder gestört werden kann, wenn sich zufällig einmal einige Spiracula verstopfen.

Da nun die zartwandigen Tracheen in der Leibeshöhle zwischen den inneren Organen und der Leibeshöhlenflüssigkeit beständig dem Druck der Muskeln ausgesetzt sind, welcher, auf das Blut übertragen, fast bei jeder Bewegung auf die Lufröhren nachteilig wirken muß, indem er ihre zarten Wände zusammenpreßt und ihre Funktion stört oder unmöglich macht, mußten sie gegen das vollständige, die Luftzirkulation aufhebende Kollabieren durch ihre eigene Festigkeit geschützt werden, doch so, daß nicht eine Verdickung ihrer gesamten Intima ihnen die Respirationsfähigkeit oder leichte Biegsamkeit nahm. Dies geschah in sehr sinnreicher Weise dadurch, daß die Tracheenintima nur teilweise eine Verfestigung erfuhr: eine in engen Spiralwindungen verlaufende Intimafalte („Spiralfaden“) verleiht der Atemröhre genügende Festigkeit und Elastizität, alle Bewegungen, zu welchen sie gezwungen werden kann, auszuführen, ohne zu kollabieren oder zu knicken. Zwischen den Umgängen der Spiralfalte bleibt die Dünnwandigkeit bestehen (vgl. die Harmonica-Theorie Sadones' unter Physiologie).

Die schließliche Ausbreitung des Tracheensystems durch den ganzen Körper und das Eindringen oder Herantreten seiner feinen Endzweige in oder an alle Gewebe konnte nicht ohne Einwirkung auf die Gestaltung des Zirkulationssystems bleiben; wenn der Gasaustausch überall durch Vermittelung der Tracheen möglich wurde, war es nicht erforderlich, daß ein kompliziert gebautes Blutgefäßsystem das Blut als Träger der Atemgase einerseits den (ja nicht lokalisierten) Respirationsorganen und andererseits allen Körperregionen zuführte. Daraus erklärt sich die recht einfache Gestaltung des Zirkulationsapparates der Insekten, welche hinter dessen Komplikation bei den Vorfahren der Hexapoden, den segmentierten Leibeshöhlenwürmern, sehr merklich zurückbleibt. Zugleich zeigt sich auch hier das durchgängige Abhängigkeitsverhältnis, in welchem Respirations- und Zirkulationsorgane zueinander stehen, ebenso deutlich wie die Tatsache, daß bei einer phylogenetischen Aufwärtsentwicklung keineswegs alle Organe zu einer höheren Komplikation ihres Baues fortschreiten müssen, sondern auf Grund neuerworbener Organe (hier des Tracheensystems) geradezu einer rückschreitenden Entwicklung anheimfallen können, deren Stehenbleiben auf einem bestimmten Punkte das Bedürfnis des Gesamtorganismus regelt (vgl. Herz).

Für die Hautcuticula ergibt sich eine Abhängigkeit von den Tracheen derart, daß ihre Verdickung über eine bald erreichte und von ihrer Respirationsfähigkeit abhängige Grenze hinaus erst eintreten konnte, wenn zugleich ihr Verlust an Fähigkeit zum Gaswechsel durch die ersten Anlagen der Tracheen ausgeglichen wurde. Wo aber die Kommunikation des Tracheensystems mit der Außenwelt sekundär aufgehoben worden ist (viele Wasserinsekten), sehen wir auch zugleich

eine dünne, die Hautatmung wieder zulassende Körpercuticula entwickelt, wenn nicht durch lokale Verdünnung der Cuticula (Blut- und Tracheenkiemen) ein Ausweg geschaffen ist, welcher eine Inanspruchnahme der gesamten Cuticula im Interesse der Atmung überflüssig macht.

1. Morphologie des Tracheensystems.

Da die Verzweigungen und die Verteilung der Tracheen im Körper der Insekten eine außerordentlich mannigfaltige ist, kann es hier nicht unsere Aufgabe sein, im einzelnen die Formen des Atmungssystems und des Verlaufes seiner Teile darzulegen, und wir beschränken uns darauf, einen allgemeinen Überblick über die gröberen anatomischen Verhältnisse zu geben.

Die Stigmata (Spiracula), deren Bau weiterhin noch eingehender behandelt werden soll, sind die offen bleibenden Einstülpungsöffnungen der Tracheen, die selbst nichts anderes sind, als ins Körperinnere verlagerte Hautpartien. Diese Luftlöcher fehlen bei den pterygoten Insekten (vgl. Apterygota) regelmäßig am Kopfe. Nur wo die Stigmata geschlossen sind (Wasserinsekten), gelangt die Atemluft nicht durch sie, sondern auf anderen Wegen in die Tracheen.

Die Spiracula des Thorax treten gewöhnlich entweder als pro- und metathorakale oder als meso- und metathorakale auf, können aber auch (z. B. Puliciden) an allen drei Thoraxsegmenten entwickelt sein. Die Anzahl der Abdominalspiracula ist schon in ihrer Abhängigkeit von der Anzahl der abdominalen Segmente recht verschieden. Mehr als neun abdominale und zehn (*Jappa* soll elf Paare besitzen) Stigmenpaare im ganzen scheinen nicht vorzukommen. Bei zahlreichen im Wasser oder in anderen flüssigen Stoffen lebenden und parasitären Insekten kommt es zu mehr oder minder weitgehenden Veränderungen im ursprünglichen Verhalten der Spiracula, welche teilweise oder sämtlich sekundär ihre Funktion verlieren können.

Man nennt alle diejenigen Insekten holopneustisch, welche als Luftatmer auf dem Lande leben und deren Spiracula durchweg offen und in Funktion bleiben. — Peripneustisch wird bei vielen Larven holometaboler Insekten das Respirationssystem dadurch, daß Meso- und Metathorax keine Atemlöcher aufweisen, dagegen außer den abdominalen ein prothorakales Stigma vorhanden ist. Sind nur noch die hinteren Stigmata des Abdomens in Tätigkeit, so haben wir metapneustische Formen vor uns (viele Larven des Wassers, Bewohner faulender Stoffe und Parasiten). Sind außer den hinteren auch noch thorakale Stigmata (Fig. 212) vorhanden (Oestriden-, Musciden-, Asiliden-Larven), so sind die Tiere als amphipneustisch zu bezeichnen.

Als propneustisch können z. B. die Nymphen der Odonaten benannt werden, welche nur durch das vorderste Stigmenpaar Luft aufnehmen, sowie die Cocciden, die nur zwei Stigmenpaare besitzen,

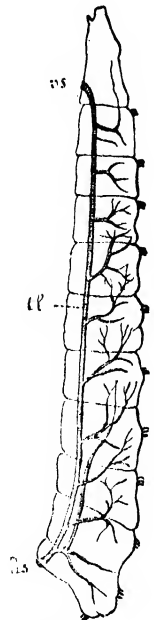


Fig. 212.
Tracheensystem einer Fliegenlarve in seitlicher Ansicht. (Lang).
Vergr.

vs vorderes Spiraculum; hs hinteres Spiraculum; ll Tracheenlängsstamm.

deren erstes an der Grenze von Pro- und Mesothorax, deren zweites am Metathorax steht (Witlaczil 1886). — Bei allen diesen Bezeichnungen sind nur die Spiracula berücksichtigt, während von den accessorischen Respirationsorganen (Kiemen) abgesehen ist.

Wie die Anzahl, so wechselt auch die Lage der Spiracula an den einzelnen Segmenten. Sie liegen gewöhnlich zwischen zwei Metameren, können aber auch bis auf die Mitte der Segmentseitenfläche verlagert sein, wobei ihre Anordnung normal symmetrisch bleibt. In der Regel gehören sie mehr der Rückenseite an, rücken aber in manchen Fällen auch auf die Ventralseite (Pediculiden). Bei den meisten Coleopteren und Hymenopteren liegen sie verborgen, bei ersteren in den dünnen Intersegmentalhäuten, bei letzteren am vorderen Rande der Segmente; die fernrohrartig ineinandergeschobenen Metamere verdecken sie, ohne den Luftzutritt zu verhindern. Bei vielen anderen Insekten liegen sie frei sichtbar an der Segmentaußenfläche.

Die Tracheen.

Im allgemeinen können wir bei den Insekten zwei Bautypen des Tracheensystems unterscheiden. Im ersten Falle geht von der an jede Stigmenöffnung sich anschließenden Stigmentasche ins Innere des Körpers ein Tracheenstamm, der sich alsbald in eine große Anzahl von Zweigen auflöst, welche, immer feiner werdend, zu den verschiedenen Organen verlaufen. Diese jedenfalls primitivere Form der Tracheenverteilung liegt beispielsweise bei *Machilis* vor, kommt aber auch anderen, höheren Insekten zu (manche Rhynchota und Coleoptera). Das Tracheensystem der allermeisten Hexapoden folgt jedoch dem zweiten, vollkommeneren Bautypus, welcher aus dem primitiveren in der Weise hervorgegangen ist, daß die von den Spiraculis ausgehenden queren Stämme durch jederseits einen oft mächtig entwickelten Längsstamm miteinander verbunden und so in offene Kommunikation miteinander gebracht wurden. Von diesen Längsstämmen entspringen dann die Zweige, welche die einzelnen Organe und Körperbezirke mit ihren feinen Endzweigen versorgen. Im allgemeinen treten von dem Hauptlängsstamme jeder Seite in jedem Segmente drei Tracheenstämme ab: ein dorsaler namentlich zur Versorgung der Rückenmuskulatur; ein mittlerer (visceraler), welcher sich am Darm und an den Gonaden verzweigt; ein ventraler für die Bauchmuskulatur und das Zentralnervensystem (Bauchkette). Zwischen diesen ventralen Ästen kommt es gewöhnlich noch zu einer zweiten Längsverbindung, in welchem Falle dann zwei stärkere und zwei schwächere Längsstämme den Körper durchziehen. In manchen Fällen erreicht indessen der ventrale Längsstamm dieselbe Ausdehnung wie der Hauptstamm. — Wenn die Längsstämme durch quere Tracheenschlingen miteinander verbunden werden, so könnte im Notfalle das gesamte Tracheensystem von einem einzigen Stigma aus ventiliert werden (Fig. 213).

Sehr einfachen Verhältnissen begegnen wir bei den niedersten Insekten; sie erklären sich einerseits aus deren geringer Körpergröße, andererseits aus der Zartheit, welche hier der Cuticula der Haut eigen ist und eine Hautatmung zulassen dürfte. Den Acerentomiden fehlen die Tracheen vollständig, bei den übrigen Collembolen findet man vier Systeme einfacher Tracheenröhren, welche nicht miteinander in Verbindung stehen. Den Tracheen fehlen die Verzweigungen und die Spiralfalte (vgl. Histologie). Die beiden Stigmenpaare liegen bei den

Protapteriden lateral, bei den Eosentomiden dorsolateral an den Tergiträndern. Jedes Stigma entsendet einen Tracheenstamm, der des vorderen zieht in den Kopf, der des hinteren ins Abdomen. In diesem Verhalten haben wir es möglicherweise nicht mit primitiven Charakteren zu tun.

Nach Willem (1902) bildet *Actaletes* eine Ausnahme in der Poduridengruppe der Arthropleona (Börner) durch den Besitz von Tracheen. Es ist bemerkenswert, daß der einzige Repräsentant dieser Collembolengruppe, welcher teilweise das ererbte Tracheensystem behalten hat, eine submarine Form ist, welche periodisch mehrere Wochen unter der Wasseroberfläche lebt. An jeder Seite des Kopfes findet sich ein ovales Stigma ohne distinkte Einfassung, von welchem aus sich die Körperhaut einstülpt, ohne an Dicke zu verlieren oder eine Spiralfalte auszubilden. Dieser Tracheenstamm gibt Zweige an die Maxillenmuskulatur und den Schlundring ab, wird über den queren Adduktoren der Mandibeln sehr zartwandig und endet blind; von dem blinden Ende treten zarte Tracheen zum Kopfnervensystem. Der ganze Respirationsapparat bleibt auf den Kopf beschränkt. Er ist weniger entwickelt als der von *Smynthurus fuscus* Geer. und gleicht dem von *Smynthurides aquaticus* Bourlet.

Luftsäcke.

Eine Modifikation des Tracheensystems besteht darin, daß sich bei manchen Insekten seine Zweige zu Blasen erweitern (Lamellicornia, Fig. 214) oder stellenweise die Form mächtig aufgetriebener Säcke annehmen (Musciden, Lepidopteren, Hymenopteren, Fig. 215), welche in schwächerer Entwicklung auch bei den Ephemeriden, Sialiden und Panorpata beobachtet wurden. Diese Tracheenerweiterungen entbehren der Spiralfalte, und ihre Wände kollabieren, wenn ihr Lumen nicht mit Luft gefüllt ist. Unter den Lepidopteren finden sie sich bei guten Fliegern mit relativ schwerem Körper (Sphingiden) in bester Ausbildung, fehlen aber den Rhopaloceren, Zygaeniden, Psychiden, Cossiden und Hepialiden. Bei den Lamellicornia werden sie vor dem Auffliegen durch kräftige Bewegungen („Pumpen“ der Maikäfer) mit Luft gefüllt. — Auch die wandernden Heuschrecken sowie Apiden und Musciden mit ihren verhältnismäßig schweren Körpern und kleinen Flügeln und dem

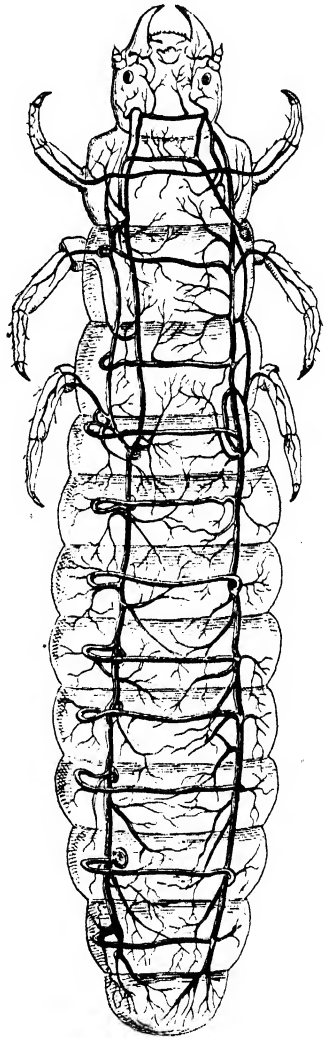


Fig. 213.

Zweite Larve von *Lytta vesicatoria* L. am dritten Tage der Entwicklung; vergr. (Nach Beaugard aus Henneguy 1904.) Zur Demonstration des Tracheensystems.

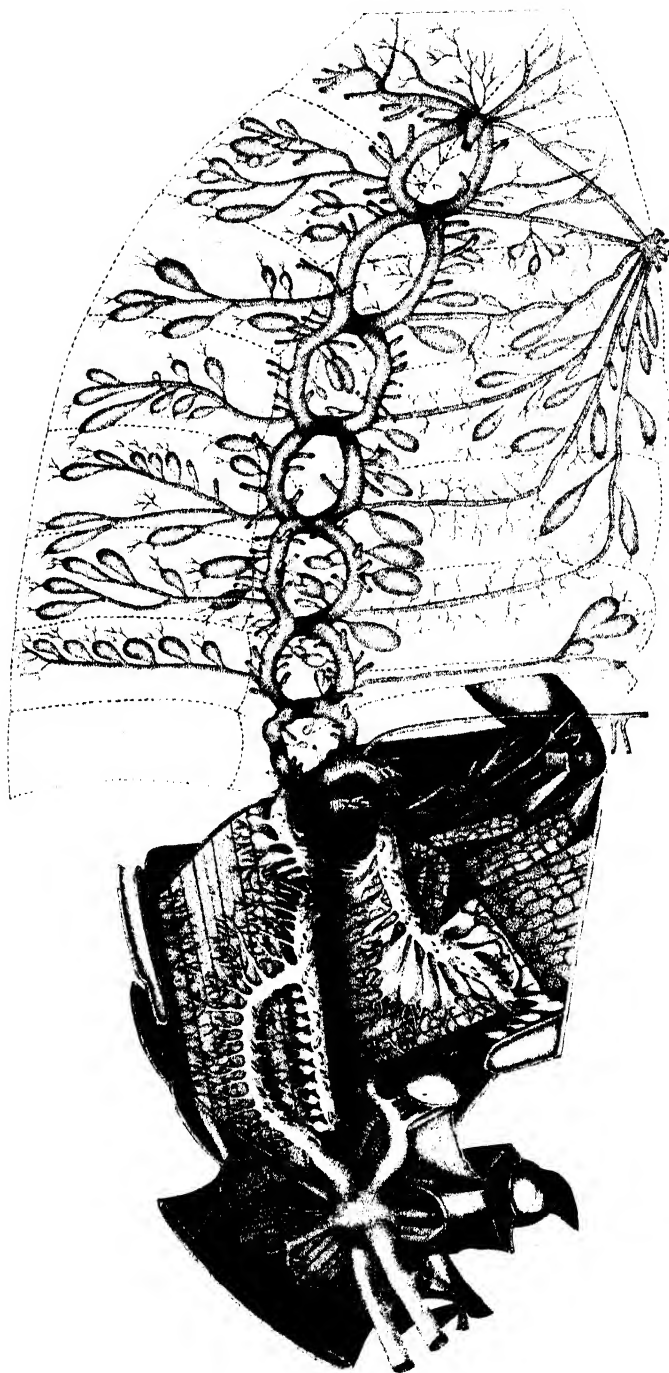


Fig. 214.

ausdauernden oder schnellen und geschickten Fluge geben Anhaltspunkte hinsichtlich der Bedeutung der Tracheenerweiterungen, die man wohl bis zu einem gewissen Grade mit den Luftsäcken der Vögel vergleichen kann. Interessant ist nach dieser Richtung hin auch die Tatsache, daß die ungeflügelten Weibchen der Lampyriden und Geometriden, deren Männchen Luftsäcke besitzen, solcher entbehren (Newport 1851).

Das hohe Atmungsbedürfnis der stundenlang in der Luft jagenden Odonaten spricht sich auch in dem Bau des Tracheensystems aus. Außer den beiden seitlichen Längsstämmen durchziehen hier den Körper noch zwei andere Paare von Längsstämmen, welche mit dem lateralen und untereinander durch Nebenstämme in Verbindung treten. Außerdem sind zahlreiche große, sackförmige Tracheenerweiterungen vorhanden (Tümpel 1901). Es ist gewiß kein Zufall, daß dieses hochentwickelte Tracheensystem sich bei den besten Fliegern unter den Insekten findet.

Bei *Bittacomorpha clavipes* F. (Tipulidae) ist der Metatarsus aller Beinpaare

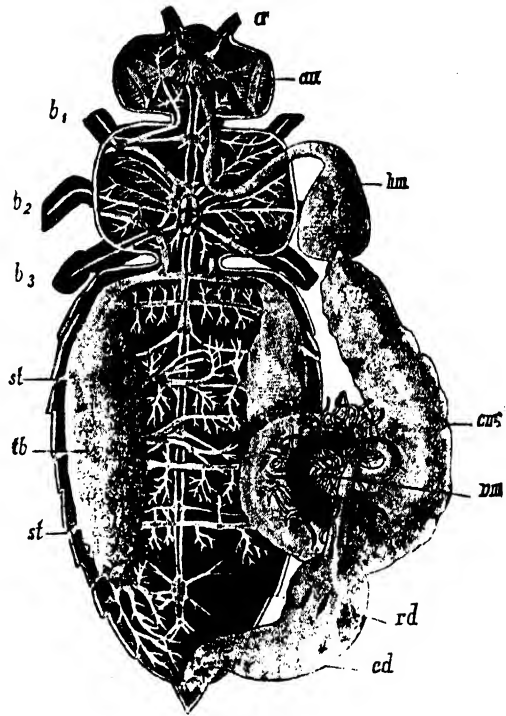


Fig. 215.

Nervensystem, Tracheen und Darm der Honigbiene, vergr. (Nach Leuckart aus Henne-guy 1904.)

au Complexaure. a Antennenbasis. b₁, b₂, b₃ die 3 Beinpaare (abgeschnitten). tb blasig erweiterter Längstracheenstamm. st Spiracula. hm Kropf. cm Mitteldarm. vm Vasa malpighii. rd Rectaldrüsen. ed Enddarm.

Erklärung zu Fig. 214 (siehe nebenstehend).

Rechte Körperhälfte von *Melolontha vulgaris* F. (Imago) von innen gesehen. Vergr. 8 : 1. (Straus-Dürckheim 1828.)

A Prothorax. B Thorax. C Abdomen. D dorsale Skelettstücke. D₁ ventrale Skelettstücke. α Niederziehmuskel des Kopfes. β Drehmuskel des Kopfes. γ seitlicher Kopfbeuger. δ Kehlzurückzieher. ε schiefer Kehlleber. ζ gerader Kehlleber. η Dreher des Prothorax. θ unterer Zurückzieher des Prothorax. x erster Beuger der Vordercoxa. λ deren zweiter Beuger. μ häutige Gelenkmembran zwischen Pro- und Mesothorax. ν Zurückzieher des Schildchens. ξ der kurze Extensor der Mittelcoxa. π Herabzieher des Diaphragmas. ω Flügelherabzieher. χ erster Beuger der Hintercoxa. φ Extensor trochanteris. χ Coxa des 3. Beinpaars. / Erweiterung der vom ersten Spiraculum kommenden Trachee. 1 obere Kopftrachee. a ihr erster Ast. 2 untere Kopftrachee. b ihr erster Ast. 3 Vorderbeintrachee. 4 Hüfttrachee. 9 Tracheenstamm für den 1. u. 2. Beuger der Vordercoxa. 10 u. 11 Tracheenzweige. 12 Elytrentrachee. 13 nach hinten laufender Ast. e dessen blasenbildende Stämmchen. i Anastomose des Astes 13 mit dem zweiten Stamm des zweiten Spiraculums. 14 vierzehnter Stamm des 1. Spiraculums. f g h kleine Stämme für die Muskeln der Mittelcoxa. 15 mittlere Cruraltrachee. kn zweiter Stamm des 2. Spiraculums. m seine Blasen. o dritter Stamm desselben Spiraculums. pp seine Blasen. III Erweiterung des Tracheenstammes vom 3. Spiraculum. 22 zweiter Stamm von diesem Spiraculum. 23 dritter Stamm. 24 vierter Stamm (hintere Cruraltrachee). t großer Stamm mit Zweigen für das Abdomen. u Zweig zum ersten Extensor der Hintercoxa. 25 fünfter Stamm, zum 4. Spiraculum ziehend. q querer Verbindungsstamm. r entsprechender Querstamm der anderen Seite. s die beiden Stämmchen die q u r nach ihrer Verbindung entsenden. 26 Längstrachee zwischen 3. u. 4. Spiraculum. IV—IX die 6 abdominalen Stigmenstämme. 27, 28 ihre Längsverbindungsstämme. y die dorsalen Zweige dieser Stämme. v ventraler Zweig für das 1. Abdominalsegment. w die übrigen ventralen Abdominalzweige, die sich in x mit einander vereinigen. 29 u. 30 die beiden letzten Längsverbindungsstämme, die sich im letzten Segmente miteinander verbinden. z Genitaltrachee.

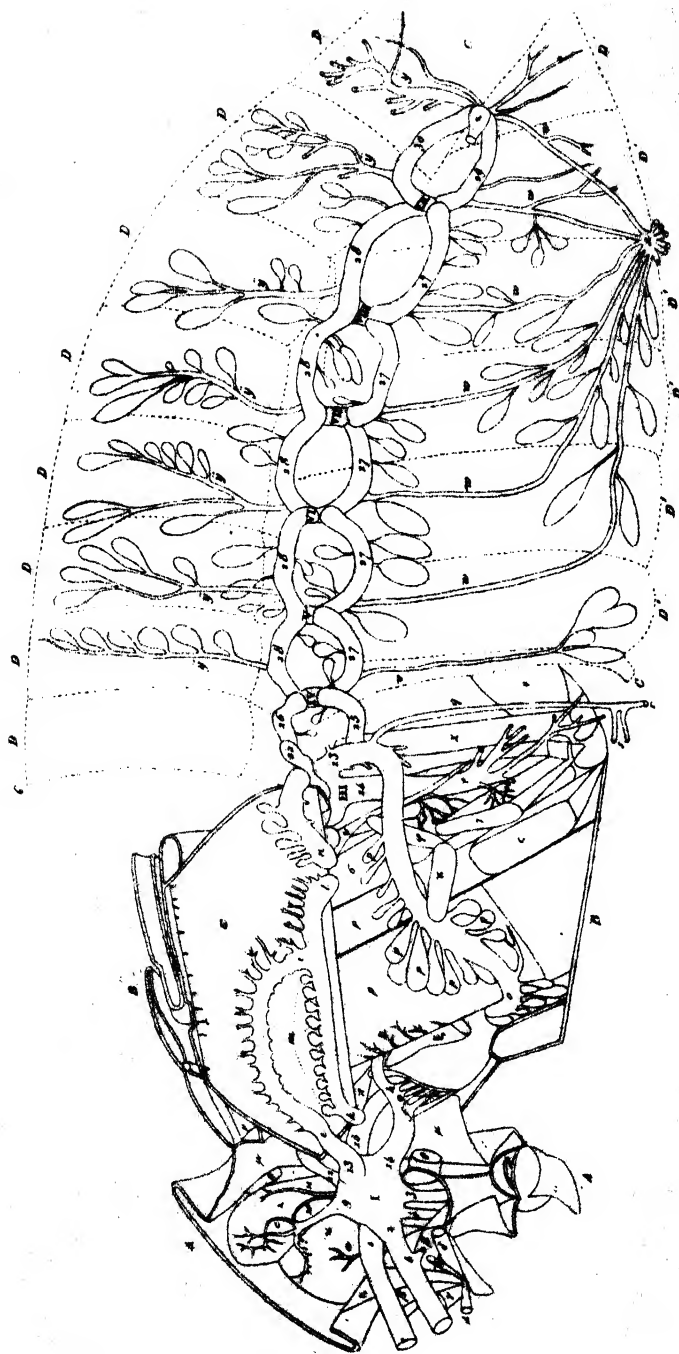


Fig. 214.

in beiden Geschlechtern stark aufgetrieben. Der Tracheenstamm der Beine dehnt sich schon vom Femur an aus, erfüllt infolge seiner starken Erweiterung die ganze Tibia und schwillt im Metatarsus zu einer Blase an; auch im zweiten und dritten Tarsalglied ist die Trachee erweitert. Brues (1900) vermutet, daß diese Tracheenblasen die Fortbewegung des fliegenden Tieres erleichtern (vgl. später: Funktion der Luftsäcke).

Histiologischer Bau der Tracheen.

Die Tracheen sind luftgefüllte Röhren von kreisrundem Querschnitt und zeigen einen einfachen geweblichen Aufbau. Dem platten, aus ziemlich umfangreichen, polygonalen Zellen bestehenden Epithel, welches kontinuierlich in das Hautepiderm übergeht, liegt innen als Oberflächendifferenzierung die Intima auf, eine dünne Chitinschicht (Fig. 216), welche mit dem Spiraculum in die Cuticula der Haut um-

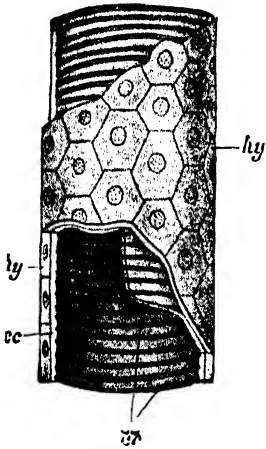


Fig. 216.

Schematische Darstellung der Tracheenstruktur (nach Lang aus Henne-guy 1904).

hy Tracheenepithel. cc Tracheen-intima mit Spiralfalte.

biegt. Diese Intima wird bei jeder Häutung wie die Körperecuticula erneuert. Ihr auffallendster Charakter besteht darin, daß sie spiralfaltig gefaltet ist. Durch die engen Umgänge der Spiralfalte wird das Tracheenrohr vor dem Zusammenfallen bewahrt (vgl. die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen); sie fehlt bei Poduriden im ganzen System, bei den pterygoten Insekten jedoch nur in den Tracheenerweiterungen und in den feinsten Endausläufern der Tracheenzweige. Die Spiralfalten gabeln sich stellenweise in zwei oder drei parallel verlaufende Falten. K. C. Schneider (1902) weist mit Recht darauf hin, daß die allgemein gebräuchlichen Bezeichnungen „Spiralfaser“ oder „Spiralfaden“ für die in Rede stehende Bildung nicht korrekt sei, weil eine faserartige Verdickung der Intima tatsächlich nicht existiert; er unterscheidet an der Intima die Furchen, welche eine Falte jederseits begleiten, die steil aufsteigenden Faltenwände und die flache Faltendecke (Faltenkante), deren Breite durchschnittlich der Breite einer Furche entspricht. Die Spiralfalte ist fester und von etwas anderer Struktur als die Furchen (Faltenzwischenräume).

Als äußerste, die Matrixzellen der Intima an ihrer Basis überkleidende Schicht ist eine Basalmembran entwickelt. Die Kerne des Tracheenepithels sind gewöhnlich platt. Bei manchen Insekten enthalten die Tracheenzellen röthliches, violettes oder bräunliches Pigment, z. B. bei Orthopteren, *Aeschna*-Larve (Kolbe 1893). Auch die Spiralfalte kann pigmentiert sein.

Das Palménsche Organ der Ephemeriden.

Palmén (1877) fand am Kreuzungspunkte der vier im Scheitel zusammenstoßenden Äste der Kopftracheen einen rundlichen, aus konzentrischen Chitinschichten bestehenden Körper, welcher nach ihm von Groß (1903-04) als das Palménsche Organ bezeichnet worden ist (Larve von *Cloëon dipteryum* L.). Groß untersuchte vornehmlich *Ephe-*

mera vulgata L., bei welcher Art das fragliche Organ die aus Fig. 217 ersichtliche Lage hat. Schnitte zeigen die lamellöse Schichtung dieses Organs (Fig. 218). Die 14 (Imago) oder 13 (Subimago) Lamellen tragen nach innen gerichtete, feine Chitinhärehen; die innerste Schicht besteht aus zwei hintereinander gelegenen, annähernd kreisförmigen Lamellen. Die äußerste Lamelle setzt sich kontinuierlich in die Intima der Tracheenäste fort, verliert hier aber die Härehen. — Groß fand dieses Organ, das er eingehend beschreibt, auch bei *Baëtis rhodani* Pict., *Heptagenia sulphurea* Müll., bei *Caenis*- und *Chironetes*-Larven; es scheint allen Ephemeriden eigen zu sein. — Das Organ kommt dadurch zustande, daß infolge der Fusion der Tracheenstämmen ein Hohlraum entsteht, aus welchem nicht mehr bei jeder Häutung das Chitin (die Intima) entfernt werden kann. Die Intima der Tracheenstämmen reißt dagegen bei der Häutung ab und wird entfernt. Es häufen sich also der Anzahl der Häutungen des Tieres entsprechend jene Chitinschichten und bilden die beschriebenen konzentrischen Lamellen.

Groß bringt das Palménische Organ in Beziehung zu einem vom

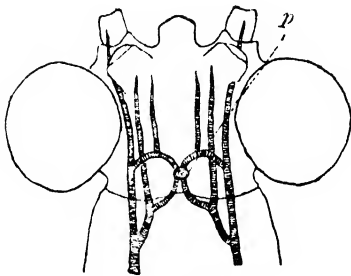


Fig. 217.

Kopf und Thorax von *Ephemerula vulgata* L. Vergr. 20 : 1. (Groß 1903.)

p Palménisches Organ.



Fig. 218.

Längsschnitt durch das Palménische Organ von *Ephemerula vulgata* L. Vergr. 680 : 1. (Groß 1903.)

a und b Stellen mit dünner Epithelwand.

Gehirn nach hinten ventral von dem fraglichen Organ verlaufenden Nerven, ohne jedoch den Eintritt von Nervenfasern in dessen Epithelwand nachweisen zu können. Es kommt, wie Groß meint, erst während des imaginalen Lebens zur Funktion und sei möglicherweise ein Sinnesorgan (statisches Organ bei dem bekannten eigentümlichen Flug?).

Tracheeneinschnürungen.

Pantel (1901) beschreibt für die Larve von *Sturmia pupiphaga* Rand. (Muscidae) ein eigentümliches Verhalten der Tracheen. Das Lumen der größeren Tracheen ist von Strecke zu Strecke eingeschnürt und zeigt daher eine Reihe spindelförmiger Erweiterungen, welche durch verengte Partien voneinander gesondert werden. Die feinen Tracheen der genannten Art und einiger anderer Tachiniden haben die Gestalt einer Perlenschnur und bestehen aus einem Faden, der eine regelmäßige Reihe sphärischer Bläschen enthält. Nach der ersten Larvenhäutung gewinnen jedoch die Tracheen das gewöhnliche Aussehen.

Der „Tracheenkörper“.

Trägårdh (1908) beschreibt für die Larve von *Ephydra riparia* Fall. (Diptera) ein merkwürdiges Gebilde, welches sich an der Fettkörpertrachee des sechsten äußeren Astes vorfindet. Kurz nachdem sich der Fettkörperast von dem äußeren Ast abgezweigt hat, „erweitert er sich zu einem birnenförmigen schwarz pigmentierten Körper“, an welchem die regelmäßige Spiralfaltung fehlt und die Spiralfalte zickzackförmig zu verlaufen scheint. Jenseits der Erweiterung nimmt die Trachee ihre normale Gestalt wieder an. Über die Bedeutung dieses sog. Tracheenkörpers ist nichts bekannt.

Die Endigung der Tracheen.

Über die Endigung der Tracheen sind die Meinungen der Autoren geteilt; dabei handelt es sich wesentlich um die Fragen, ob sie blind oder offen endigen, miteinander anastomosieren und ob die Enden inter- oder intracytär liegen.

Die älteren Entomologen (Burmeister u. a.) stellten sich vor, daß die immer feiner werdenden Tracheen schließlich nach Art der Blutkapillaren mit einander anastomosieren und die Organe umspinnen, ohne dieses Verhalten empirisch nachweisen zu können. Platner (1844) trat dieser Auffassung entgegen; er fand keine Anastomosen

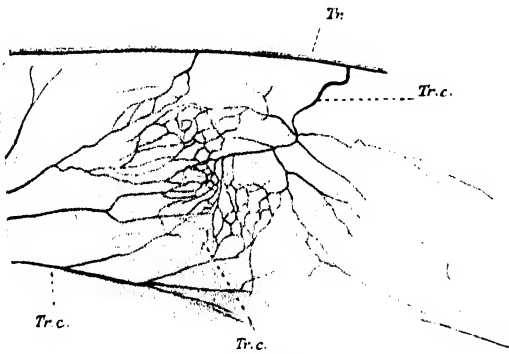


Fig. 219.

Ein Teil des Tracheenkapillarendnetzes einer Sericterienzelle von *Lymantria dispar* L. Vergr. ca. 150 : 1. (v. Wistinghausen 1890.)

Tr Trachee mit Spiralfaden. Tr.c Tracheencapillaren.

der Endzweige, vielmehr isolierte „Endfäden“ mit blindem Lumen (*Bombyx mori* L., Raupe). Leuckart (1847) bemerkte zuerst, daß in den Endfäden die Spiralfalte fehlt. Leydig (1884, 1885) läßt die Tracheenden in die Zellen selbst eindringen (Muskeln, Sericterien), ebenso vor ihm schon Kupffer (1873, Speicheldrüsen der Muscidenlarven). An den Rektaldrüsen lösen sich nach Chun (1875) die Tracheenden in ein geschlossenes Luftröhrennetz auf, dessen Elemente miteinander anastomosieren; v. Wistinghausen (1890) wies den Eintritt der Tracheen zwischen Tunica propria und Epithelzellen der Seidenraupenspinndrüsen nach. Die mit Spiralfalte versehenen Tracheen gehen an ihren scheinbaren Enden in zwei bis fünf oder mehr feine homogene Röhrehen, die Tracheenkapillaren, über; doch können diese Kapillaren auch im Verlaufe stärkerer Stämme ihren Ursprung nehmen. Sie geben in der Regel keine Seitenzweige ab, und ihr Verlauf ist bald nach verschiedenen Richtungen geschlängelt, bald gerade. Ihren Durchmesser gibt v. Wistinghausen auf 0,0016 mm an. Histologisch bauen sie sich auf:

1. aus einer Matrixschicht („Peritonealhaut“), welche stark entwickelt ist und sich schwimnhautartig zwischen je zwei Ästen der Kapillaren ausbreiten kann;

2. einer chitinösen Intima ohne Spiralfalte. Das Lumen ist nicht mit Luft, sondern mit Flüssigkeit gefüllt.

Diese Kapillaren dringen nicht (gegen Leydig und Kupffer) in die Zellen der Seidendrüse ein, sondern verlaufen einwärts von der Tunica propria, wo sie in ein mannigfach anastomosierendes Netz übergehen (Fig. 219). Dieses Netz breitet sich über die ganze Sericterienzelle aus, und alle Kapillaren treten mit ihm in Verbindung, wobei ihre Matrixschicht in die des Netzes übergeht. Da durch dieses Netz alle an eine Zelle herantretenden Kapillaren mit einander in Kommunikation gesetzt werden, nennt es v. Wistinghausen „Tracheenkapillarendnetz“. Das Endnetz scheint ebenso wie die Kapillaren mit Flüssigkeit gefüllt zu sein; seine Röhren sind enger als die

Kapillaren (Durchmesser weniger als 1μ) und scheinen wesentlich aus Chitin zu bestehen. Von der Matrix des Endnetzes gehen feine, freie endigende Fäserchen aus, welche zu seiner Fixierung dienen sollen. Obintra vitam das Endnetz mit Luft oder Flüssigkeit gefüllt sei, läßt v. Wistinghausen unentschieden; jedenfalls sind aber wohl die Wände des Netzes für die Flüssigkeit

permeabel, möglicherweise wenigstens teilweise erst post mortem in sein Lumen gelangt.

Holmgren (1896) fand dagegen, daß die Tracheen die interzellulären Räume der Spinndrüsen aufsuchen und daß am Ende dieser noch mit der Spiralfalte ausgestatteten Zweige eine relativ große, multipolare Zelle sitze, welche zahlreiche feine protoplasmatische Ausläufer entsende (Fig. 220). Diese Fortsätze der „Tracheenendzellen“ besitzen durch verschiedene lange und zahlreiche sekundäre Zweige (in Relation zu einer oder mehreren Drüsenzellen) ein großes Ausbreitungsgebiet und treten mit den Fortsätzen anderer Endzellen in Verbindung oder endigen frei (Fig. 221). Die Endzelle ist jedoch nach Holmgren's Auffassung

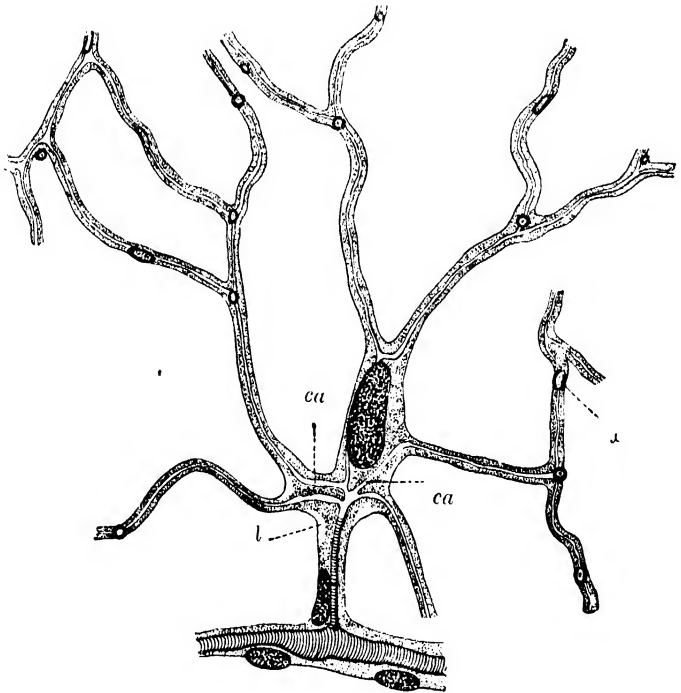


Fig. 220.

Tracheenendzelle aus der Spinndrüse von *Phalera bucephala* L.
(Nach Holmgren aus K. C. Schneider 1902.)

ca Endkapillaren. l durch Schrumpfung (?) entstandene Lücken. a Körner (nach Holmgren Kerne) fraglicher Natur.

noch nicht wirklich die letzte Zelle des Tracheensystems, denn ihre intrazellulären Ausläufer enthalten in ihrer Wand selbst sehr kleine Kerne. Die sogenannten Endzellen würden somit besser als Übergangszellen zu bezeichnen sein. — Holmgren (1895) betont gegen v. Wistinghausen, daß die basalen Teile der Seidendrüsen von terminalen Ausläufern dicht durchsetzt seien (Fig. 222) und daß größere und kleinere Tracheen oft tief in die Zellen selbst eindringen. Auch andere, nicht interzelluläre Trachealgänge gehen unter Vermittlung einer Übergangszelle in ähnliche intracytäre Fortsätze über. Die kleinkernigen

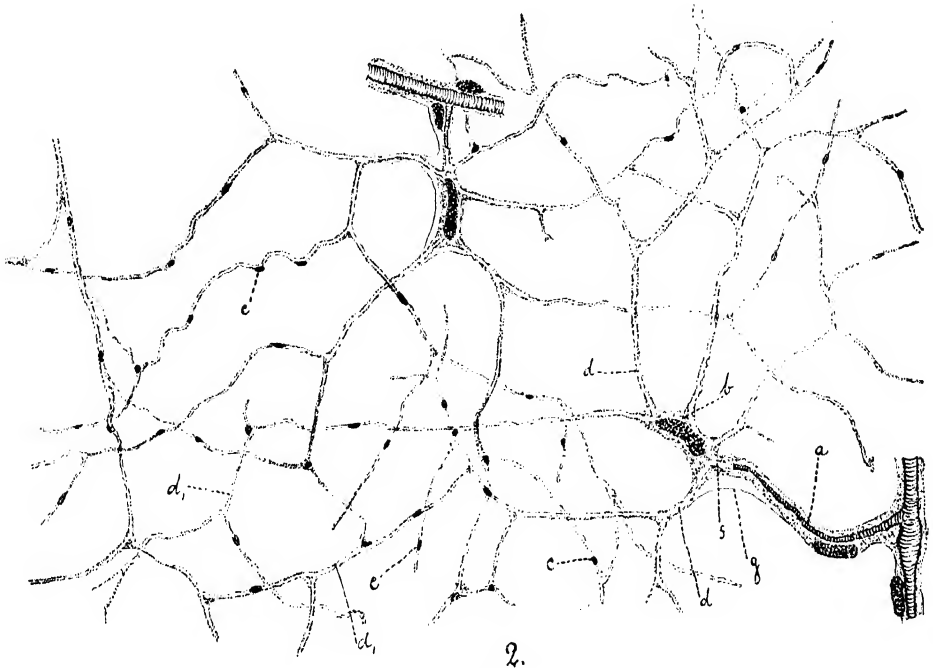


Fig. 221.

Zwei mit Methylenblau gefärbte „Übergangszellen“; stark vergr.
(E. Holmgren 1896.)

a mittelgroße Trachee. *b* „Übergangszelle“ mit intrazellulären Kanälchen, bei *f* in die Trachee (*a*) übergehend.
c „Kerne“ der Kapillaren. *d*, *d*₁ Kapillarkanälchen. *g* Membrana propria des Tracheenbaumes.

Zellen dieser Kapillaren sieht Holmgren als die respiratorischen Epithelzellen an. In den Übergangszellen wird das bis dahin interzelluläre Lumen zu einem intrazellulären.

Wahl (1900) kommt durch Untersuchungen an *Eristalis* zu dem Resultat, „daß die Tracheenkapillaren nicht blind endigen, sondern anastomosierend ein Endnetz bilden und dieses Endnetz gerade so wie die größeren Kapillaren im lebenden Tiere mit Luft gefüllt ist“. Die von Holmgren als Kerne angesprochenen Bildungen in der Kapillarenwand seien Plasmakörnchen. Die eigentliche Atmung finde in den Kapillaren statt.

Tracheenendigung in der Muskulatur. Nach Cajal (1888) anastomosieren die Tracheenkapillaren untereinander und mit den Zweigen anderer Übergangszellen. Die so entstehenden Geflechte haben oft eine regelmäßige Ausbildung; bei *Hydrophilus* sind sie in

den Muskeln quer geordnet derart, daß je eins auf ein Muskelfach (zwischen je zwei Zwischenstreifen) entfällt, in welchem es sich auf gleichem Niveau mit den anisotropen Mittelstreifen zwischen den Myofibrillensäulchen ausbreitet. Zwischen den einzelnen Quergeflechten besteht ein Zusammenhang. Bei anderen Insekten sind die Endgeflechte in den Muskelfasern nicht so regelmäßig quer angeordnet (*Acridium*), und in den Extremitätenmuskeln liegen in jedem Segmente zwei Quergeflechte auf der Höhe der Qu-Streifen (Cajal 1888).

Veratti (1902) betrachtet die binnenzelligen Horizontalnetze Cajal's nicht als Tracheen, sondern als eine sarkoplasmatische Differenzierung. Holmgren (1908) weist sie bei zahlreichen Insekten nach und sieht in ihnen (den sogen. „Trophospongien“) echte Tracheenendnetze intrazellulärer Lage (s. Muskulatur).

Tracheenendigung am Darm. Auch der Nahrungskanal ist reich mit Tracheen versorgt. Die Übergangszellen legen sich der Darmwand eng an und entsenden nach Petrunkevitch ihre Kapillaren (bei *Periplaneta*) durch die Zwischenräume zwischen den Epithelzellen bis zur Cuticula des Kropfes, wo sie sich an der Nahrungsaufnahme beteiligen (?! D.), indem Nährstoffe an das Tracheenlumen zur Ernährung der Matrixzellen abgegeben werden.

Tracheenendigung in den Vasa malpighii. Nach K. C. Schneider (1902) sind an lebendem Material von *Hydrophilus piceus* L. die Tracheenendzellen in den V. malpighii besonders leicht zu beobachten. „Die feinen Endäste der Tracheengänge treten an die Kanäle heran und lösen sich hier plötzlich nach Verlust der Spiralfalte in sehr zarte Kapillaren auf, die sich nur in der Nähe des Ursprungs noch dichotom teilen, im übrigen auf lange Strecken hin unter Wahrung des gegebenen Durchmessers gewunden verlaufen und, wie es scheint, sämtlich blind geschlossen enden. Anastomosen mit Kapillaren derselben und anderer Zellen (Endnetze) waren nicht festzustellen.“ — Die Kapillaren scheinen weder zwischen noch in die Nierenzellen einzudringen.

Tracheenendigung an den „Labialnieren“. An die Ausführungsgänge der „Labialnieren“ von *Machilis maritima* Leach. treten zahlreiche Tracheen heran, verlaufen aber niemals intrazytär, sondern stets zwischen zwei benachbarten Zellen, also intercytär. Ihre Endigungen liegen nicht in den Epithelzellen, sondern sie bilden Schleifen, welche sich verzweigen und miteinander anastomosieren können, indem sie die Zellen umhüllen (Bruntz 1908).

Tracheenendigung im Fettkörper. Die den Fettkörper reichlich versorgenden Tracheen sollen ihre Endkapillaren zwischen, aber nicht in die Fettzellen entsenden (K. C. Schneider 1902). Nach Thulin (1908) dringen sie bei *Ergates faber* Fabr. (Coleopteren) in die

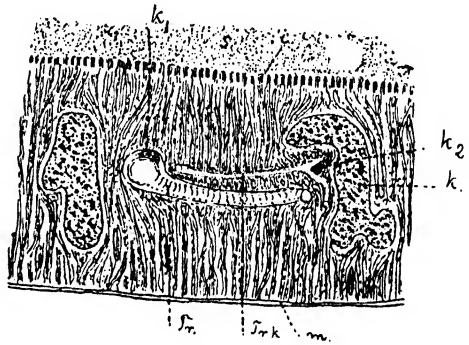


Fig. 222.

Querschnitt einer Sericterienzelle der Raupe von *Phalera bucephala* L. Vergr.

(E. Holmgren 1896.)

m Membrana propria der Drüsenzelle. *i* Intima. *k* Kern der Drüsenzelle. *k1* Kern der mittelgroßen Trachee. *k2* Kern der Kapillartachee. *s* Drüsensekret. *Tr* mittelgroße Trachee. *Trk* Tracheenkapillare.

Fettzellen selbst ein (vgl. das rote Organ der Gastriden und die Leuchtorgane). —

Tracheenendigung in der Leibeshöhle. Das letzte Segment der Larve von *Ctenophora* (Limnobiidae, Diptera) trägt am hinteren und oberen Rande zwei Stigmata, von welchen zwei große Tracheenstämme ausgehen. Diese entsenden kurz vor ihrer Mündung an ihrer ganzen Oberfläche eine große Anzahl von Tracheen, welche in dem Blutraum des Segmentes verteilt sind und hier blind endigen. Die hintere Öffnung des Rückengefäßes liegt in diesem Raume und ist von ihm durch ein Tracheengitter unvollständig gesondert. Das Blut wird im letzten Segmente durch die in ungeheurer Anzahl entwickelten

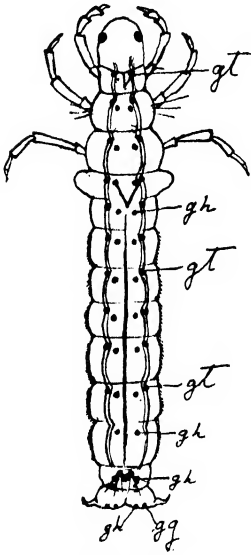


Fig. 223.

Trichopterenlarve zur Demonstration der Lage der Tracheendrüsen. (Martynow 1901.)

gh einzellige Hautdrüsen. gt Tracheendrüsen. gg Mündung Gilsonscher Drüsen.

Tracheen oxydiert, und das Tracheengitter vor dem hinteren Ostium des Herzens sorgt dafür, daß kein sauerstoffreiches venöses Blut in das Rückengefäß eintritt. Es handelt sich hier um einen interessanten Fall lokalisierter Atmung, wie er ohne Ausbildung respiratorischer Anhänge bei den Insekten nicht häufig ist. Das Herz ist nur an seinem Vorder- und Hinterende offen (Viallanes 1880).

Tracheendrüsen. Bei den Larven der Trichopteren fand Martynow (1901) segmentale, paarweise im 1.—3. Thorax- und 1.—7. Abdominalsegmente gelegene Drüsen (Fig. 223) im vorderen Teile des Segmentes unter oder etwas vor einer korrespondierenden segmentalen Hautdrüse. Sie liegen dem Hauptseitenstamme der Tracheen da an, wo sich Tracheenäste zu den Kiemen oder anderen Körperteilen abzweigen, und ihre Ausführungsgänge münden in das Tracheenlumen ein. In diesen Drüsen handelt es sich um umgeformte Zellen der Tracheenmatrix mit tief ausgeschnittenen oder auch verzweigten Kernen. Ihre Funktion ist unbekannt.

Bau und Verschlußvorrichtungen der Spiracula. Als die einfachste Stigmenform kann mit Krancher (1881) diejenige angesehen werden, welche nur eine Öffnung in der Körperhaut repräsentiert. Die runde oder elliptische Öffnung ist von einem Chittring umgeben, der sie offen hält. In dieser Form findet man die Spiracula bei den Wanzen, deren Luftlöcher sich nach innen zu trichterförmig verengen. — Bei vielen Insekten ist die Stigmenöffnung von zahlreichen steifen Haaren oder Borsten umstellt, welche Staub, Wasser und andere Fremdkörper nicht eindringen lassen. Zu einer weiteren Komplikation kommt es durch Ausbildung einer Lippe (z. B. *Grylotalpa*), eines aufgeworfenen, mit kurzen Haaren besetzten Randes, dessen eine Partie über die andere übergreift und so einen Deckel bildet. Ferner können sich an die Lippen isolierte oder miteinander verfilzte, verzweigte Haare ansetzen (Coleopteren, Lepidopteren). Wo die Querfortsätze dieser Haare miteinander verwachsen sind, entsteht ein schützendes Sieb (Coleopteren, Lepidopterenlarven), welches als Seihapparat der Atemluft dient (vgl. Fig. 224). — Eine andere Form des Spiraculums liegt

da vor, wo dieses aus einem kreisrund umzogenen breiten Rande und einem konzentrischen Mittelstück besteht (Larven der Lamellicornia).

Bei manchen Luftlöchern wölbt sich über deren äußere Öffnung nach innen zu ein Chitinnäpfchen hinweg, an dessen einer Seite die Trachee entspringt (Hymenoptera).

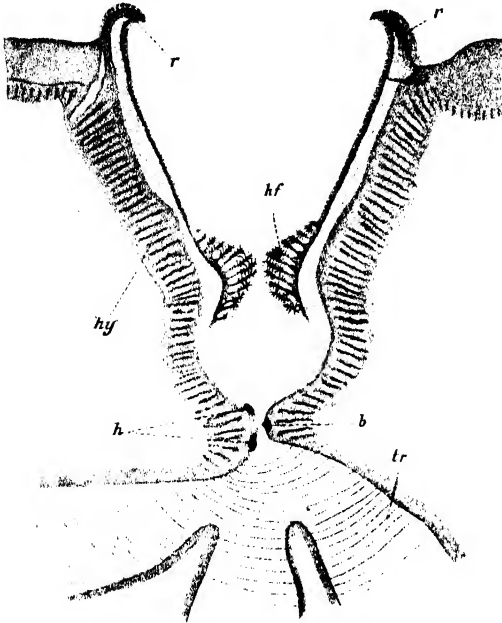


Fig. 224.

Schnitt durch ein Spiraculum der Raupe von *Cossus ligniperda* L. Vergr. (Krancher 1881.)

hf Haarfilter. b Schnitt durch den Verschlussbügel. h Schnitt durch den doppelarmigen Verschlusshebel. hf Epiderm. tr Trachee. r äußerer Chitining.

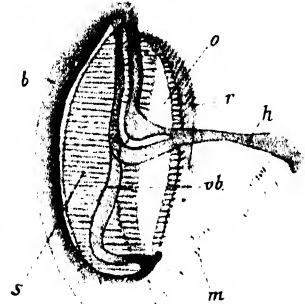


Fig. 225.

Spiraculum mit Verschluss von *Smerinthus populi* L. von innen gesehen. Vergr. 43:1. (Krancher 1881.)

s außen dachziegelartig über das Spiraculum gedeckte Schuppen. b Verschlussbügel. o Öffnung des Spiraculums. r äußerer Chitining. h Verschlusshebel. vb Verschlussband. m Verschlussmuskel.

Verschlussapparat. Der eigentliche Verschlussapparat der Tracheen liegt nach innen von der Stigmenöffnung. Krancher (1881) unterscheidet an ihm: 1. den Verschlussbügel; 2. den Verschlusshebel oder Verschlusskegel; 3. das Verschlussband; 4. den Verschlussmuskel (Fig. 225, 226). Die drei ersten, das Tracheenrohr ringförmig umgebenden, chitinosen Teile sind gelenkig miteinander verbunden; der Verschlussbügel erscheint gewöhnlich halbmondförmig und umspannt die eine Hälfte des Tracheenrohres. Auf der anderen Seite liegt das Verschlussband, das durch den Verschlusskegel gegen den Verschlussbügel angedrückt wird. Der Hebel ist ein schwacher, gerader oder rechtwinklig gebogener Stab, oder es sind zwei Kegel vorhanden, deren Basen gegen den Verschlussbügel hin drücken. Der Verschluss wird durch Muskelkontraktion bewirkt, die Öffnung in der Regel durch die Elastizität der Chitinteile. Der Verschlussmuskel setzt sich einerseits an den Verschlusskegel,

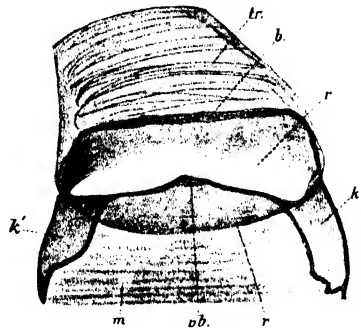


Fig. 226.

Stigma mit Verschluss (der Imago) von *Sirex gigas* L. Vergr. ca. 90. (Krancher 1881.)

tr Trachee. b Verschlussbügel. r äußerer Chitining. k, k₁ Verschlusskegel. m Verschlussmuskel. vb Verschlussband.

andererseits an den Verschlußbügel oder an die Haut an. Sind zwei Hebel vorhanden, so verbindet der Muskel diese beiden miteinander. — In anderen Fällen erscheint der sehr mannigfaltig gestaltete Verschlußapparat in Form von Klappen (*Sirex*), als Pinzette (*Pulex*), Ring (Dipteren-Larven) mit daran sitzendem Ringmuskel oder als Ring, der einfach zusammengezogen wird.

Nach Verson (1897) verlängert sich bei *Bombyx mori* L. hinter dem Filznetz, welches die Spiracula äußerlich begrenzt, das Epiderm seitlich bis fast zur Mittellinie der ovalen Spalte in zwei innere Klappen, die mit ihren Lippen einander berühren und teilweise verschmelzen. Krancher's Verschlußhebel und Verschlußband sind integrierende Bestandteile der Klappen. Der Verschlußbügel ist nur in der Weise tätig, daß er mittels seiner federnden Biegung die freien verdickten Ränder der Klappen (Verschlußband und senkrechten Teil des Hebels) in Spannung und geschlossen erhält. Der sogenannte Verschlußmuskel greift am horizontalen Hebelarm an und zieht die mit ihm zusammenhängende Klappe nach innen. Hierdurch wird aber das Spiraculum nicht geschlossen, sondern geöffnet, und es erfolgt nun die Inspirationsbewegung, die Erweiterung der Tracheen, deren Wände durch einen besonderen Muskel ausgedehnt und gespannt werden.

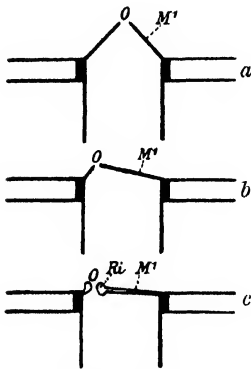


Fig. 227.

Schematische Querschnitte durch Spiracula. (Hagemann 1910.) a Typus der Abdominalspiracula nach Dogs. b und c Spiraculum 2 der Imago von *Corixa*.

O Öffnung des Spiraculum.
M Membran des Spiraculum
(Stigmenmembran. Ri Ring-
bildung am Spiraculum.

Weitere eingehende Untersuchungen über den Verschlußmechanismus wären erwünscht. Unzweifelhaft hat Verson's Auffassung die größere Wahrscheinlichkeit für sich: das Spiraculum ist gewöhnlich ohne Anstrengung (Muskelzug) geschlossen und wird nur dem Bedürfnis entsprechend aktiv geöffnet.

Nach Krancher wäre der Verschlußapparat eine lokal verdickte Stelle der Spiralfalte, die sich in verschiedener Weise umgestaltet hat. Seine Bedeutung sieht er darin, daß er die Luft, welche bei der Erweiterung des Tracheenlumens in dieses hineingelangt ist, zunächst nicht wieder austreten läßt und sie somit zwingt, bei dem

Druck auf die Tracheenwände in die feinsten Endverzweigungen (Kapillaren) vorzudringen. Wenn die Verschlußapparate fehlten, würde auch das Vollpumpen des Tracheensystems vor dem Aufliegen (*Melolontha vulgaris* Fabr.) nicht möglich sein.

Einen recht komplizierten und abweichenden Bau des Verschlußapparates beschreibt Solowiow (1910) für die *Cimex*-Larve, doch gelang es mir nicht, aus seiner Darstellung ein klares Bild von dessen Wirkungsweise zu gewinnen.

Bei *Nepa* und *Corixa* erhebt sich über dem Chitinring des Spiraculum eine von Leisten gestützte, trichterförmige Membran, welche eine kreisrunde Öffnung frei läßt (Dogs 1908, Hagemann 1910). Ein Verschlußapparat, den man allen Insekten zuschreiben geneigt war, soll hier vollständig fehlen (Fig. 227). Die larvalen Abdominalstigmata von *Corixa* liegen in einer tieferen Einsenkung des Integumentes (Hagemann 1910).

Wenn Solowiow (1910) aus der morphologischen Übereinstimmung des Stigmenverschlusses auf einen genetischen Zusammenhang zwischen Coleopteren und Lepidopteren schließen zu dürfen glaubt, vermag ich ihm nicht zu folgen. Um eine Verwandtschaft zwischen beiden Ordnungen zu konstatieren, muß doch wohl ein weitergehender Vergleich vorgenommen werden, der mehr berücksichtigt als den Stigmenverschluß, dessen übereinstimmender Bau vielmehr auf Konvergenz beruhen dürfte. Mit Recht sagt Krancher (1881): „Die Hoffnung, aus den Verhältnissen der Stigmen und des damit verknüpften Tracheenverschlusses systematische Folgerungen zu ziehen, muß an der großen Verschiedenheit vollkommen scheitern.“

Ableitung der Tracheen. Bernard (1892) leitet die Tracheen von den Borstendrüsen der Polychaeten ab. Bei der Anpassung der Insektenvorfahren an das Landleben wurden die Parapodien der ventralen Reihe zu den Extremitäten, die dorsalen dagegen verfielen einer Rückbildung, von welcher nur die Aciculardrüsen verschont blieben; diese aber bildeten nun keine Borsten mehr aus, sondern wurden zu Stigmen. Am Kopfe, wo die Stigmata stets (? vgl. *Actaletes*) fehlen, erhielten sich auch die Parapodien der dorsalen Reihe, woraus sich nach Bernard die Zweästigkeit der Kopfextremitäten erklärt. — Das Kopftracheensystem von *Actaletes* würde dieser Auffassung nicht günstig sein. Übrigens erscheint es aber fraglich, ob dieses ererbt oder neu erworben worden ist.

Zu einer wesentlich anderen Auffassung vom Ursprung des Tracheensystems kommt Lang (1903), der sich darüber wie folgt ausspricht: „Die Idee nimmt mich immer mehr gefangen, daß es sich hier nicht um eine bloße Analogie handelt, sondern daß das Tracheensystem das wahre Homologon des Nephridialsystems und Wassergefäßsystems ist. Trägt man dem angestammten histologischen Charakter der Arthropoden, der sich in der Cuticularisierung aller Derivate des Ektoderms und in der Unterdrückung aller Cilienbildungen ausprägt, gebührende Rechnung, so zeigt sich eine sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen dem Tracheensystem z. B. eines Insektes und dem Wassergefäßsystem von Tricladen z. B. von *Gunda*: Verästelung, Anastomosengebildung, interzelluläres Lumen der weiteren Kanäle, intrazelluläres Lumen der Kapillaren, verästelte Terminalzellen. Auch Goodrich denkt in einer kurzen Bemerkung an die Möglichkeit einer Homologie“.

Die Möglichkeit einer bloßen Konvergenz bleibt übrigens bestehen und würde sich aus der ähnlichen Aufgabe beider Organsysteme erklären. Wie die Protonephridien mangels eines Blutgefäßsystems aus allen Bezirken des Körpers die Exkrete aufnehmen müssen, so haben die Tracheen die Atemgase allen Organen zuzuführen. Daß die Mittel (Organe) zu ähnlichen Zwecken (Leistungen) eine weitgehende Übereinstimmung zeigen können, ist nicht auffallend.

Respiratorische Hilfseinrichtungen. Die Respiration unterstützende Vorkehrungen und teilweiser Verschluß der Spiracula, welche wir namentlich bei den Bewohnern des Wassers antreffen, treten uns auch bei manchen Landinsekten unter besonderen Umständen entgegen. Die jungen Tiere von *Aleurodes citri* Ril. u. How. (*Rhynchota*) sitzen den Zitronenblättern so fest angepreßt, daß sich deren Zellgewebe auf der Ventralseite des Tieres abdrückt. Der Luftzutritt zu den ventral gelegenen Spiracula würde unmöglich sein, wenn nicht besondere Atemfalten zur Ausbildung gekommen wären, deren eine zwischen

dem Pro- und Mesothorax liegt und die drei vorderen Stigmenpaare mit Atemluft versorgt. Das vierte Stigmenpaar liegt nahe dem hinteren Körperende an einer y-förmigen Erweiterung der analen Atemfalte. Die Verteilung der Spiracula (erstes Paar zwischen Vorder- und Mittelbeinen, zweites Paar zwischen Mittel- und Hinterbeinen, drittes Paar am ersten Abdominalsegment) steht unter den an der Luft lebenden Rhynchoten einzig da. (Woodworth 1901 nach Handlirsch 1902.)

Bei *Antarctophthirius ogmorhini* Enderlein, einer auf einem antarktischen Seeleoparden schmarotzenden Laus, breiten sich über das ganze Abdomen und über den Thorax eigenartige breite Schuppen aus, in welchen Enderlein (1905-06) Luftreservoirs für die Atmung sieht. Infolge der außerordentlich hohen Fähigkeit des Chitins, Luft an seiner Oberfläche zu verdichten, sammelt sich zwischen den Schuppen, die sich in den kräftig entwickelten Insertionshöckern leicht aufrichten und wohl senkrecht emporrichten dürften, eine dicke Luftschicht an, welche die Tiere befähigt, lange Zeit von der atmosphärischen Luft abgeschlossen zu bleiben. Es ist daher auch erklärlich, daß auf der Oberseite des Abdomens die Schuppen am dichtesten stehen, da nämlich die Spiracula sich an den lateralen Partien der Dorsalseite befinden. — Während die am Kopfe von *Phoca vitulina* L. und besonders in der Nähe der Schnauze ihres Wirtes sich aufhaltenden *Echinophthirius*-Arten niemals Schuppen besitzen und deren nicht bedürfen, weil ihr Wirt ihnen durch häufiges Atemholen genügend Gelegenheit zur Respiration gibt, leben die beschuppten *Acanthophthirius* und *Lepidophthirius* an verschiedenen Teilen des Rumpfes ihres Wirtes, welche auch während der Luftaufnahme des Wirtstieres unter Wasser bleiben, und besitzen somit in ihrem Schuppenkleid, welches sie auf Stunden instand setzt, eine Verbindung mit der Atmosphäre entbehren zu können, eine interessante Anpassung an ihren Aufenthalt (Enderlein). —

Die ausstülpbaren Bläschen an der Ventralseite des Abdomens von *Machilis*, *Campodea* (*Scolopendrella*) und den Ventraltubus von *Podura* und *Sminthurus* (vgl. äußere Morphologie) sehen manche Autoren als Blutkiemen an. Wenn diese Deutung zutrifft, so würden derartige Respirationsorgane nicht nur bei den Wasserinsekten vorkommen.

2. Respirationsorgane der Wasserinsekten.

Die Atmungsorgane der Wasserinsekten gestalten sich außerordentlich mannigfach und werden weiterhin noch speziell behandelt werden. Zunächst empfiehlt es sich jedoch, einen allgemeinen Überblick darüber zu geben, wie sich die Atmung der wasserbewohnenden Hexapoden gestalten kann. Wir unterscheiden zwei Gruppen; der ersten gehören diejenigen Insekten an, welche die Luft der Atmosphäre direkt entnehmen und entweder keine erhebliche Veränderung ihres respiratorischen Apparates erfahren, oder höchstens Hilfseinrichtungen zum Festhalten eines bestimmten Luftquantums (Coleopteren pr. p., Hydrocores pr. p.) unter Wasser oder zur bequemeren Zuleitung der Luft zu dem untergetauchten Körper in Gestalt von Atemröhren erworben haben (*Ranatra*, *Nepa*). Dabei können sämtliche Stigmata offen und funktionsfähig bleiben, weil diese Tiere z. T. als amphibische Insekten das Wasser häufig fliegend verlassen, um dann durch alle Spira-

cula zu atmen (im Wasser lebende Imagines); oder die Stigmata sind mit Ausnahme des letzten Paares geschlossen und funktionslos (z. B. *Dytiscus*-Larve). Eine Luftatmung durch die Stigmata wird ferner auch bei manchen Jugendstadien beobachtet (Nymphen der Odonaten, Mückenpuppen), bei welchen nur die vorderen (prothorakalen) Spiracula in Tätigkeit treten; doch ist die Luftaufnahme aus der Atmosphäre hier nicht mehr der einzige Respirationsmodus (s. unten!). Die Atmung geschieht in diesem Falle entweder ohne (Odonatennymphen) oder mit einer Atemröhre (*Culex*-Puppe).

Eine so vollständige Anpassung an das Wasserleben, daß die Luft nicht mehr der Atmosphäre, sondern dem Wasser selbst entnommen wird, wie sie die Wasserinsekten der zweiten Gruppe charakterisiert, finden wir nur ganz ausnahmsweise bei Imagines (*Acentropus* ♀), dagegen häufig bei den Jugendformen, und hier begegnen uns außerordentlich mannigfache Verhältnisse, welche aufs deutlichste die ungeheure Plastizität des Organismus in Erscheinung treten lassen. — Die Tracheen dieser echten Wasseratmer werden niemals mit Wasser gefüllt; sie sind gegen ihre Umgebung derart abgeschlossen, daß kein Wasser in sie einzudringen vermag. Dieser Abschluß pflegt dadurch bewirkt zu werden, daß der Stigmengang der Tracheen kollabiert. Der Gasaustausch findet dann im einfachsten Falle durch die gesamte äußere Haut statt, wobei jedoch die Atmung von vornherein schon insofern eine gewisse Lokalisation erfährt, als natürlich in den mit harter und dicker Cuticula ausgestatteten Hautpartien der Gasaustausch gar nicht oder doch nur in sehr beschränktem Maße stattfinden kann. Diese allgemeine Hautatmung finden wir nur bei zarthäutigen Insekten, entweder nur in der ersten Jugend (*Corixa*, Trichoptera u. a.) oder während der ganzen Dauer der Larvenperiode (*Corethra*, *Acentropus niveus* Ol.). — Wird die Hautatmung in höherem Maße eingeschränkt und nur noch von bestimmten, hierzu besonders geeigneten zarten Hautpartien geleistet, ohne daß es schon zur Ausbildung besonderer respiratorischer Anhängen (Kiemen) gekommen wäre, so haben wir es mit einer lokalisierten Hautatmung zu tun. Diese finden wir z. B. bei dem Weibchen von *Acentropus* im imaginalen Zustande, indem hier der Gasaustausch nur (?) an der Bauchseite stattfindet, sowie bei manchen kiemenlosen Trichopterenpuppen, deren zarthäutige Flügel vornehmlich als Respirationsorgane in Frage kommen (*Rhyacophila*).

Schließlich können sich bestimmte Hautbezirke zu mannigfach gestalteten, respiratorischen Anhängen ausstülpfen, welche als Tracheenkiemen bezeichnet werden, wenn Tracheen in sie eindringen, wodurch sie sich von den tracheenlosen Blutkiemen und Röhrenkiemen unterscheiden. — Die Tracheenkiemen kommen wohl in den meisten Fällen nicht als einzige Respirationsorgane ihrer Träger in Frage, sondern diese atmen sehr häufig auch zugleich noch durch die Haut oder durch den Darm. — Tracheenkiemen finden sich beispielsweise bei den Ephemeridenlarven, Agrionidenlarven, der *Culex*-Larve, Trichopterenlarven und -Puppen, Coleopterenlarven).

Eine besondere Form respiratorischer Anhängen sind die Röhrenkiemen, wie sie z. B. bei der *Simulium*-Puppe auftreten. Da sie weder Blut, noch Tracheen enthalten, sind sie weder den Blut-, noch den Tracheenkiemen zuzurechnen.

Die Blutkiemen, welche z. B. bei der Larve von *Limnius troglodytes* Gyll. (Coleoptera) und bei *Chironomus*-Larven entwickelt sind

und, wie es scheint, vorwiegend als Analkiemien auftreten, unterscheiden sich von den Tracheenkiemen durch ihren völligen Mangel an Tracheen, von den Röhrenkiemen dadurch, daß sie nicht mit Luft, sondern mit Blut gefüllt sind. Morphologisch sind sie schlauchförmige dünnwandige Hautausstülpungen, in welchen bisweilen eine regere Blutzirkulation beobachtet wurde. Es ist jedoch sehr zweifelhaft, daß nur durch sie der Gasaustausch vermittelt werde, der wohl in größerem Umfange noch der Haut zufällt. — Anale Blutkiemen finden wir beispielsweise bei der *Macronema*-Larve schon zu einer Zeit, in welcher das Tier noch keine anderen Kiemen besitzt; ferner bei *Hydropsyche*, *Philopotamus*, *Tinodes* (Trichoptera). Alle diese Blutkiemen sind retraktil. Die analen Kiemen sind übrigens nicht immer Blutkiemen, sondern können auch als Tracheenkiemen entwickelt sein (Larve von *Simulium damnosum* Theob.).

Wenn die respirierende Fläche ausschließlich in das Körperinnere verlegt wird und Hautatmungsorgane ganz fehlen (Odonatenlarven mit Ausschluß der Agrioniden), so haben wir es mit einer Darmatmung zu tun, welche in weiterer Verbreitung auch neben Hautatmungsorganen vorkommt. Nur da aber, wo sie der einzige Respirationsmodus ist, wie bei den Aeschniden- und Libellulidenlarven, konnte sie zur Ausbildung eines so komplizierten Darmatmungsorgans führen, wie wir es bei den genannten Tieren antreffen. Der gegebene Ort für die Darmatmung ist natürlich nur der Enddarm.

Damit hätten wir die verschiedenen respiratorischen Anpassungen, welche mit dem Übergang zum Wasserleben von den Insekten erworben wurden, in großen Zügen kennen gelernt. Es bedarf indessen noch der Erwähnung, daß diese Vorrichtungen uns in mannigfachen Kombinationen begegnen können. So finden wir Luftaufnahme aus der Atmosphäre mittels Atemröhren und Respiration durch Tracheenkiemen beispielsweise bei den *Culex*-Larven und -Puppen; Luftatmung (durch das prothorakale Spiraculum) und Darmatmung bei den Odonatennymphen; Tracheenkiemen, Darmatmung und Luftatmung bei den Agrionidennymphen; Tracheenkiemen, Darm- und Hautatmung bei den Ephemeridenlarven; Haut- und Darmatmung bei jungen, noch kienlosen Ephemeridenlarven; Tracheenkiemen und Analschläuche bei der *Macronema*-Larve (Trichoptera); Blutkiemen und Hautatmung bei manchen *Chironomus*-Larven. — Nähere Angaben über die hier nur in Kürze besprochenen Respirationsorgane der Wasserinsekten gibt die folgende spezielle Besprechung.

A. Luftatmende Imagines des Wassers.

Die im Wasser lebenden Imagines besitzen niemals besondere zur Wasseratmung geeignete Respirationsorgane, und es kommen höchstens Hilfsorgane zur Entwicklung, welche die Luftaufnahme aus der Atmosphäre begünstigen (Atemröhre von *Nepa* und *Ranatra*) oder es dem Tier gestatten, lange Zeit oder dauernd (*Limnius troglodytes* Gyll.) unter Wasser zu bleiben. Im letzteren Falle stammt dann die Atemluft allem Anscheine nach nicht aus der Atmosphäre (s. unten!). In der Regel sind die wasserbewohnenden Imagines gezwungen, in bestimmten Zeitabständen zur Aufnahme neuer und zur Abgabe verbrauchter Atemluft an die Oberfläche zu kommen (Dytiscidae, Gyridae, Hydrophilidae, Parnidae, Hydrocores).

Rhynchota. Die Wasserwanzen (Hydrocores), welche wie die Wasserkäfer häufig bei Nacht das Wasser verlassen und fliegen, besitzen ein vollständig offenes Tracheensystem. Nur bei den Nepidae stellen alle Spiracula mit Ausnahme des ersten (metathorakalen) und letzten abdominalen Paares ihre Funktion ein, indem das 2., 3. und 7. sich vollkommen schließen und ihr Stigmengang kollabiert, während das 4., 5. und 6. Spiraculum nach Dog's Vermutung zu Sinnesorganen (Gehörorganen ?) umgebildet sind. Das erste abdominale Stigma, welches bei der Jugendform ventral liegt, ist bei der Imago auf die Rückenseite verlagert; die bei der Jugendform entwickelte Atemrinne ist vollkommen rückgebildet, ihre kurze Abdominalschaukel (s. unten) wird zu einer langen zweiteiligen Atemröhre, deren Hohlraum sich distal nach außen öffnet, proximal dagegen die beiden letzten Spiracula umfaßt. An der Innenseite trägt jede Hälfte des Atemrohres eine Rinne, die Ränder beider Rinnen legen sich aneinander und bilden so den Luftkanal, durch welchen die Wanze unter Wasser atmet, indem das distale Ende des Atemrohres aus dem Wasser in die Luft ragt.

Im Thorax der *Nepa*-Imago sind nach Dogs (1909) drei Paare von „Tracheenlungen“ entwickelt, welche gleichmäßig auf die rechte und linke Körperhälfte verteilt sind. Das größte Paar liegt dorsal unter dem Scutellum jederseits vom Herzen (Fig. 228), das zweite Paar etwas lateralwärts von diesem, das dritte Paar an der Ventralseite des Mesothorax dem ersten Paare gegenüber. Das größte Paar ist ein länglich-wurstförmiges Gebilde von milchweißer Färbung; in diesen Körper treten von dem an seiner äußeren Wand entlang laufenden Tracheenstamm zahlreiche Tracheenäste ein. Seine

Wand besteht aus spindelförmigen, zu Strängen aneinandergereihten Zellen, welche den Pericardialzellen nicht unähnlich sind und sich an der ganzen Oberfläche der „Lunge“ ausbreiten. Die Endkapillaren der Tracheen dringen zwischen diese Zellreihen der Lungenwand ein, umstricken sie vielfach und gelangen zur Lungenoberfläche. „Hier breiten sie sich dann weithin aus und bringen auf diese Weise an der Oberfläche ein sehr ausgedehntes Tracheennetz von außerordentlicher Zartheit der Tracheenkapillaren zustande. Auch anastomosieren die feinen Tracheenkapillaren miteinander.“ — Die übrigen Tracheenlungen sind wesentlich ebenso gebaut, doch tritt hier an Stelle des Tracheenstammes ein Luftsack auf, der Äste in die Lunge entsendet. — Die Tracheenlungen sind schon bei der Larve angelegt, entwickeln sich metembryonal weiter und gelangen erst bei der Imago zur Vollendung und Funktion. Die Luft für die Tracheenlungen wird durch das Thoraxspiraculum aufgenommen, diese treten also wohl vornehmlich während des Aufenthaltes in der Luft (Flug) in

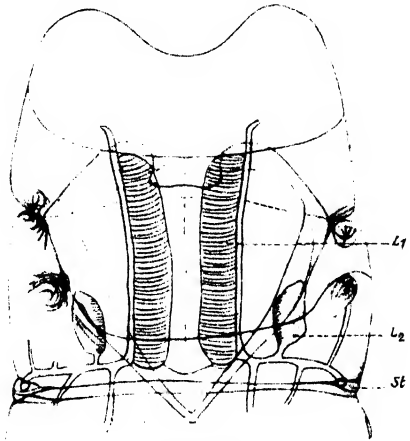


Fig. 228.

Rücken einer *Nepa cinerea* L. (Imago) von innen gesehen, mit 2 Paaren Tracheenlungen. Vergr. (Dogs 1909.)

*L*₁ erstes, *L*₂ zweites Paar der Tracheenlungen.
st Spiraculum.

Funktion, dienen aber auch im Wasser als hydrostatische Apparate, aus welchen die in die Tiefe fliehende Wanze durch das Thoraxstigma Luft austreten läßt. Zur Atmung können diese Organe nur unter der Voraussetzung dienen, daß dem Blute der Transport der Atomgase (wenn auch nicht ausschließlich) zufüllt. Es ist möglich, aber nicht sicher, daß die vorderen Stigmata bei dem Aufenthalt im Wasser gewöhnlich nur zur Ausatmung dienen. Nach Versuchen von Dogs ist eine Atmung der Imago auch unter Wasser möglich. In der dem ersten Abdominalstigmenpaare vorgelagerten Bucht unter den Flügeln befindet sich eine Luftschicht, welche sich bis unter die Hemelytren erstreckt und mit dem metathorakalen Spiraculum in Verbindung tritt. Auch der dorsale Spalt zwischen Pro- und Mesothorax ist bis zum mesothorakalen Stigma mit Luft gefüllt. Nach Dogs vollzöge sich die Atmung im Wasser derart, daß die ausgeatmete Kohlensäure aus der Luftschicht ins Wasser übertritt, während das Wasser Sauerstoff an die Luftschicht abgibt.

Der Jugendform von *Nepa* fehlt die Atemröhre noch; ihre Spiracula liegen durchweg ventral. In ihrem Bereiche ist die Bauchseite vor und parallel dem Seitenrande gefaltet, und diese Falte überdeckt einen Teil der ventralen Einsenkung des Abdomens. „Es entsteht so eine Rinne am Abdomen mit scharf hervortretendem lateralem, aber nicht deutlich abgesetztem medialem Rande,“ die Atemrinne. Der freie Rand der Atemrinne ist wellig gebuchtet durch spitze Einschnürungen an den Segmentgrenzen und stumpf, weniger tiefe auf der Segmentmitte, wo am 3. und 6. Abdominalsegmente die dem Körper zugewendete Faltenwand noch einmal eingebuchtet ist, so daß eine weite, mit Haaren ausgekleidete Grube zustande kommt (Heymons' „Sinnesgrube“). Der Faltenrand trägt eine Reihe dicht gestellter, medianwärts gerichteter Haare, welchen eine etwa auf halber Höhe der Bauchwölbung stehende Reihe kürzerer, lateralwärts gerichteter Haare entgegensteht, die mit den Faltenhaaren die Atemrinne überdeckt. Der so gebildete Atemkanal mündet kaudal in der „Abdominalschaukel“. Diese kommt dadurch zustande, daß die letzten Körpersegmente zu einem rinnenförmigen Gebilde auswachsen, dessen freie Ränder eine Doppelreihe längerer Haare tragen, welche die Rinne unvollkommen zur Röhre schließen. Diese spitzt sich distal konisch zu, und ihre Endöffnung ist von Haaren umstellt, welche sie unter Wasser verschließen, bei der Luftaufnahme an der Wasseroberfläche jedoch gespreizt und vom Wasser nicht benetzt werden. — Die Spiracula liegen unter der Falte verborgen in der Atemrinne (mit Ausnahme des prothorakalen). Das Tracheensystem zeigt insofern einen abweichenden Bau, als die meisten Tracheenzweige nicht von den Hauptlängsstämmen, sondern von den Stigmengängen ausgehen. — Die *Ranatra*-Larve gleicht in ihrer Atmung vollkommen der *Nepa*-Larve (Dogs 1909).

Bei *Notonecta* überzieht die mitgeführte Luftschicht den Bauch, und dementsprechend gehören auch die Spiracula der Ventralseite an. Der Bauch ist in der Mitte gekielt und an den Rändern aufgeworfen; daher liegt jederseits des Kieles eine flache Rinne, welche durch eine äußere und innere Längsreihe von Haaren überwölbt wird und den Luftraum darstellt.

Naucoris hält die Atemluft durch einen feinen Haarüberzug fest. Das Luftreservoir liegt wie bei den Dytisciden zwischen den Flügeln und dem Abdominalrücken.

Corixa nimmt die Luft nicht am Hinterende des Körpers auf, sondern zwischen Kopf und Prothorax oder Pro- und Mesothorax. Dies trifft indessen für das erste Jugendstadium nicht zu; sein Tracheensystem ist geschlossen, und die jungen Tiere kommen nicht zur Atmung an die Oberfläche, sondern bedienen sich der Hautatmung. Das Tracheensystem ist an manchen Stellen der Haut reich und fein verzweigt. Die Spiracula sind zwar vorhanden, die Stigmengänge aber kollabiert und funktionslos. Das gleiche gilt auch für das zweite metembryonale Entwicklungsstadium. Die Jugendformen des 3.—5. Stadiums kommen dagegen zur Luftaufnahme an die Oberfläche, ihre Stigmengänge sind nicht mehr kollabiert und funktionieren. Zur Atmung kommen die Corixen dieses Alters mit dem Kopf an die Oberfläche, biegen diesen nach vorn und bewegen ihn wiederholt vor und zurück. Die aufgesogene Luft wird zwischen Kopf und Thorax durch Haare festgehalten, die am Hinterrande des Kopfes stehen und in der Ruhelage bis zum Mesothorax reichen. Auch der Hinterrand des Prothorax trägt längere, sich dem Mesothorax anlegende Haare. Von diesem Luftraume aus überzieht die Luft das reich behaarte Mesonotum und die Vorderflügelanlagen; wo die letzteren noch nicht vollkommen entwickelt sind (3. und 4. Stadium), sind die entsprechenden Stellen mit Haaren ausgestattet. Die dorsale steht mit der ventralen Luftmasse in Verbindung, welche von Haaren festgehalten die ganze Bauchseite überzieht. Die Luftschicht, welche den ganzen Körper mit Ausnahme der Tergite des Metathorax und des Abdomens umgibt, faßt alle Spiracula in sich. Die Imago verhält sich bei der Luftaufnahme ähnlich, kann aber auch Atemluft zwischen Pro- und Mesothorax aufnehmen; auch ist hier der ganze Raum unter den Flügeln mit Luft gefüllt, welche mit der Luftschicht des Bauches in Verbindung tritt. Hagemann (1910), dem wir obige Daten verdanken, ist der Ansicht, daß bei *Corixa*, welche freiwillig bis 1½ Stunden, gezwungen sogar 4—5 Stunden ununterbrochen untergetaucht bleiben kann, ein Gasaustausch unter Wasser stattfinden könne.

Belostoma besitzt eine dichte, die Seiten des Abdomens bedeckende, filzige Behaarung, welche eine Luftmenge fest und für die Spiracula bereit hält (Gerstäcker).

Coleoptera. Die Wasserkäfer nehmen entweder (Dytiscidae) in dem Raume zwischen Rückenhaut und Elytren ein beträchtliches Luftquantum mit ins Wasser, und in diesen Luftraum öffnen sich die Spiracula; an seinem Ende liegt ein für Wasser unbenetzbarer Haarfilz des letzten Segmentes, und die Füllung des Atemraumes mit Luft geschieht an der Wasseroberfläche derart, daß unter geringer Lüftung der Deckflügel das Hinterende des Abdomens mit der Atmosphäre in Verbindung tritt. Oder (Hydrophilidae) die zur Atmung erforderliche Luft wird von dem Käfer mit Hilfe der Antennen an einen Haarfilz gebracht, welcher der Ventralseite des Körpers angehört. Natürlich bedarf auch diese Luftmasse, welche die hier ventral gelegenen Spiracula in sich faßt, einer wiederholten Erneuerung.

Die Imago von *Limnius troglodytes* Gyll. (Parnidae) lebt wie ihre Larve vorwiegend unter Wasser, ohne jedoch accessorische Atmungsorgane zu besitzen. Es kommt nur ein respiratorischer Hilfsapparat zur Entwicklung, indem die Luft durch eine an den Beinen und auf der Körperunterseite verbreitete, äußerst feine Sammetbehaarung sowie von einer auf den Elytren und der Oberseite des Prothorax und des Kopfes entwickelten, eigentümlichen Skulptur festgehalten wird. So ist fast der ganze

Käfer von einer Luftschicht bedeckt, von welcher auch die Spiracula umgeben werden. Nach Wesenberg-Lund (1908) reichen die Tiere mit ihrem Luftvorrat vier Wochen; das macht die Herkunft der Luftmasse aus der Atmosphäre sehr unwahrscheinlich, und der genannte Autor vermutet, daß sie der von den Algen produzierte Sauerstoff sei, auf welchen die Käfer leben.

Die *Macrolea*-Imago ist schwerer als Wasser und vermag die Oberfläche nicht schwimmend zu erreichen, hält sich auch stets an den untergetauchten Teilen der Nährpflanzen (*Zostera*, *Potamogeton* u. a.) auf. Deibel (1910) beobachtete, daß die Tiere mit Hilfe ihrer Antennen die bei der Assimilation der Pflanze gebildeten Sauerstoffbläschen aufzufangen oder mit Hilfe der Tarsen an die Antennen brachten. „Zu meiner großen Überraschung verschwanden nun alle diese an die Fühler gebrachten Sauerstoffblasen. Es hatte den Anschein, als ob sie in den Fühler eingesogen würden. — Assimiliert die Pflanze wenig oder überhaupt nicht, so hilft sich der Käfer dadurch, daß er die Stengel oder Blätter anbeißt. Er verletzt die Interzellularräume der Pflanze, der das Sauerstoffgas entströmt. Dieses wird von den Antennen aufgenommen.“ — Deibel machte weiter durch Experimente wahrscheinlich, daß die Antennen bei der Atmung eine wichtige Rolle spielen. Das Festhalten der Gasbläschen geschieht wahrscheinlich durch den dichten Haarfilz der Antennen, in welche ein Gefäß eintritt und in welchen eine lebhaft Blutströmung herrscht. Wir hätten hier also einen sehr eigenartigen Fall lokalisierter Hautatmung vor uns, wenn sich Deibel's Angaben bestätigen. In die Tracheen wird normalerweise keine atmosphärische Luft aufgenommen.

Sharp (1878) hat experimentell bestimmt, wie lange Wasserkäfer ohne Lufterneuerung untergetaucht zu bleiben pflegen¹⁾. *Pelobius Hermannii* Oliv. bleibt ca. 21, *Hyphydrus ovatus* L. ca. 14, *Hydroporus pictus* F. ca. 31, *Noterus sparsus* Mrsh. 10, *Laccophilus obscurus* Panz. ca. 7, *Agabus bipustulatus* L. 13, *Acilius sulcatus* L. $2\frac{3}{4}$, *Dytiscus marginalis* L. $8\frac{1}{3}$ Minuten untergetaucht. Die Luftaufnahme währt bei dem letzteren 54 Sekunden, bei den übrigen kürzere Zeit (bis nur eine Sekunde). Sharp konnte bei allen beobachteten Arten im männlichen Geschlechte eine lebhaftere Respiration konstatieren als bei den Weibchen.

B. Wasseratmende Insekten. Luftatmende Wasserlarven und -Puppen.

Ephemeridenlarven. Bei der Larve von *Heptagenia* sind die Tracheenkiemen im 8. Stadium vollzählig entwickelt und wachsen nur noch bei den nächsten Häutungen. Sie stehen lateral in der hinteren Partie der sieben ersten Abdominalsegmente (Fig. 229) und haben annähernd die Gestalt ovaler Blätter, deren jedes mit Ausnahme des letzten Paares eine Quaste von Tracheenkiemen bedeckt, die ihrer Basis aufsitzt (Vayssière 1882).

Leptophlebia besitzt im Larvenzustande Kiemen in derselben Anzahl und Lage wie *Heptagenia*, aber von etwas anderer Form. Jede

¹⁾ An dieser Stelle sei auf eine Publikation von Wesenberg-Lund (Internat. Revue d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie, Bd. III, 1910/11, p. 467) hingewiesen, welche während der Drucklegung erschien und interessante Mitteilungen über die Respiration der unter dem Eise überwinternden luftatmenden Wasserinsekten gibt.

Tracheenkieme besteht aus einer dreieckigen gegabelten Platte; am distalen Rande jedes der beiden Gabeläste entspringen fünf bis acht

blinde respiratorische Schläuche, deren jeder einen in ihm endigenden Tracheenzweig enthält (Fig. 230).

Die Tracheenkiemen der Gattung *Ephemera* stehen in sieben Paaren auf der Dorsalseite der Segmente. Die dorsale Insertion der Kiemen kehrt bei

Ephemerella, *Caenis*, *Tricorythus*, *Boetisca* und *Prosopistoma* wie-

der. Jede *Ephemera*-Kieme besteht aus zwei mehr oder minder abgeflachten konischen Fortsätzen, welche fast in der ganzen Ausdehnung ihrer Ränder ziemlich lange Blindschläuche tragen (mit Ausnahme des atrophierten ersten Paares; Fig. 231). In der Ruhe bedeckt der größere Kiemenast den kleineren, welcher an seiner Basis nahe der Insertion des großen Astes am Körper entspringt, fast vollständig. — Die *Potamanthus*-Kiemen gleichen in ihrer Form wesentlich denen von *Ephemera*, stehen aber seitlich am Körper, wie bei den meisten Ephemeridenlarven (Vayssière).

Bei *Polymitarce* ist das erste der sieben Kiemenpaare klein und stellt je eine einfache Platte von annähernd ovaler Form dar, welcher respiratorische Schlauchanhänge gänzlich fehlen. Alle übrigen Kiemen bestehen aus je zwei lanzettlichen Blättern, die an ihrer Basis verschmolzen sind und deren Ränder kurze Fortsätze tragen (Fig. 232).

Die *Oniscogaster*-Larve besitzt nur sechs Tracheenkiemenpaare am 2.—7. Abdominalsegmente. Die Form dieser Kie-

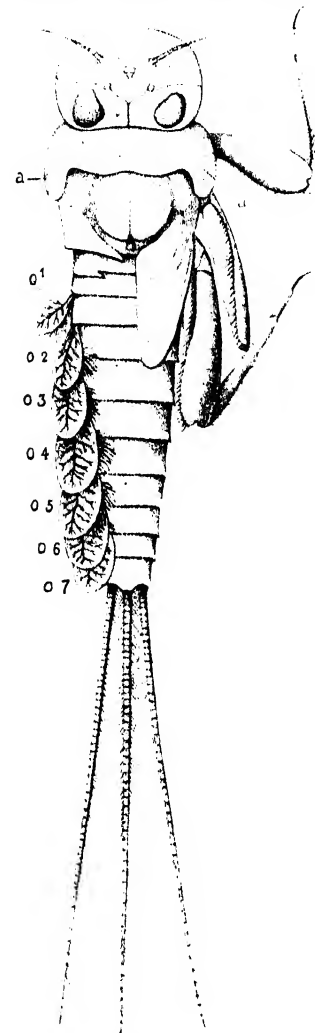


Fig. 229.

Heptagenia longicauda Ol. am Ende des 8. Larvenstadiums. Vergr. ca. 5 : 1. (Vayssière 1882.)

Flügelanlagen der linken Seite abgeschnitten. a hintere Lateralverlängerungen des Prothorax. 01—07: Tracheenkiemen der linken Seite (die der rechten Seite sind nicht dargestellt).

men, die übrigens untereinander ziemlich verschieden gestaltet sind, gibt Fig. 233 wieder.

Die Larve von *Oligoneuria* besitzt außer den sieben Paaren abdominalen Tracheenkiemen zwei wohlentwickelte Quasten respiratorischer Anhänge an der Kopfbasis (Fig. 234). Die erste abdominale

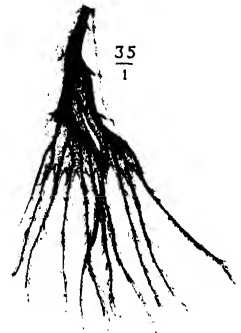


Fig. 230.

Eine Tracheenkieme des dritten Paares von *Leptophlebia fusca* Curt. (Vayssière 1882.)

Kieme steht am Hinterrande der Ventralseite des ersten Segmentes. Die Kiemenschläuche sind von einer löffelförmig ausgehöhlten Platte bedeckt. Alle übrigen abdominalen Kiemen gehören der Dorsalseite an, stehen lateral und sind kleiner als das erste Paar; ihre Deckplatte erscheint linsenförmig. — Die Kopfkienen sind derart an der Maxille befestigt, daß ihre Basis vom Labium bedeckt wird.

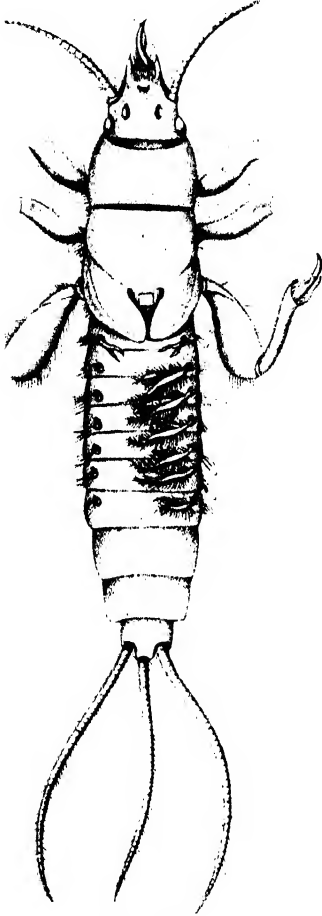


Fig. 231.

Larve von *Ephemera vulgata* L. Vergr. ca. 5:1. (Vayssière 1882)

Die Kiementracheen des 1. Paares auf beiden Seiten, die der übrigen Paare nur rechtsseitig dargestellt; links neben den abgeschnittenen Kiemen sieht man Borstengruppen, welche zur Entfernung von Fremdkörpern dienen.

Die Larven der Gattung *Jolia* tragen sogar am Kopfe, Thorax und Abdomen Kiemen (Fig. 235), deren Lage und Form die Abbildung zeigt. Bei

Ephemerella sind dagegen nur fünf Paare abdominaler Kiemen entwickelt, welche nahe dem hinteren Rande des 3.—7. Segmentes auf der Dorsalseite entspringen.

— *Tricorythus* besitzt sechs Paare (am 1. bis 6. Abdominalsegment); die Kiemen des zweiten Paares bilden einen Deckel, der die nächstfolgenden Kiemenpaare bedeckt (Fig. 236); das gleiche gilt für die *Caenis*-Larve.



Fig. 232.

Larve von *Polymitaercys virgo* Ol. Vergr. ca. 6:1. (Vayssière 1882.)

Die Anlagen des ersten Flügelpaares verdecken z. T. die beiden ersten Kiemenpaare.

Die *Boetisca*-Larven tragen ihre Kiemen auf der Dorsalseite der vorderen Abdominalsegmente; sie sind seitlich von den larvalen Hinterflügeln bedeckt, welche das vierte Segment fast erreichen. Die Kiemenkammer wird unten durch das Integument des Metathorax und der sechs ersten Abdominalsegmente begrenzt, oben und seitlich durch die

Vorderflügel, welche ein Gewölbe bilden. Durch die Bewegung der Atemplatten wird der Wasserstrom in der Kiemenkammer aufrecht

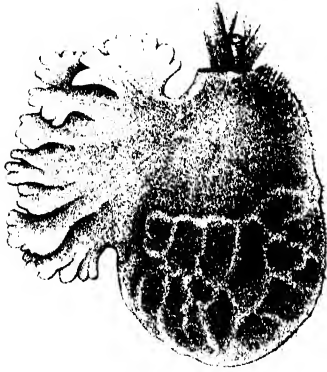


Fig. 233.

Eine Tracheenkieme des zweiten Paares von *Oniscogaster Wakefieldi* MacLachl. Vergr. 25:1. (Vayssiére 1882.)

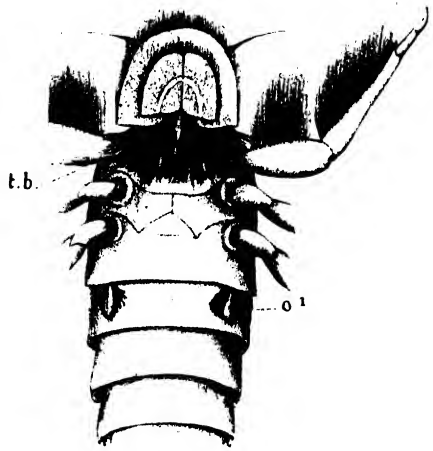


Fig. 234.

Ventralseite der Larve von *Oligoneuria garumnica* Joly. Vergr. 6:1. (Vayssiére 1882.)

tb Kopftracheenkiemen. *o*1 ventrale Tracheenkiemen des 1. Abdominalsegmentes.

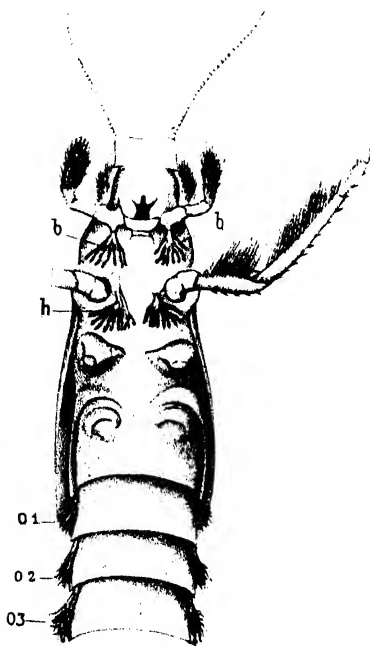


Fig. 235.

Vordere Körperpartie der Larve von *Jolia Roeseli* Joly von der Ventralseite gesehen. Vergr. 5:1. (Vayssiére 1882.)

b Kopftracheenkiemen. *h* Prothorackalkiemen. *o*1—*o*3 die 3 ersten Paare der Abdominalkiemen.

erhalten. — Auch bei der merkwürdigen *Prosopistoma*-Larve liegen die sechs Kiemenpaare in einer großen Atomkammer, welche die ganze thorako-abdominale Körperpartie einnimmt. Sie ist oben und seitlich durch die Vorderflügel, unten durch das dorsale Integument des Metathorax und der sechs ersten Abdominalsegmente begrenzt und steht durch drei Öffnungen mit der Außenwelt in Verbindung: zwei ventrale Einstromöffnungen und eine dorsale Ausstromöffnung (Fig. 237). Die Wasserbewegung wird durch die Kiemen des ersten und zweiten Paares bewirkt (Vayssiére).

Tracheenverteilung in den Ephemeridenkiemen. In den Kiemenlamellen teilt sich der eintretende Tracheenstamm in eine größere oder geringere Anzahl von Zweigen, je nach deren Größe und Bedeutung für die Atmung. Die Enden der Ramifikationen liegen gewöhnlich nahe den Rändern des Kiemenblattes. Wo die Kiemenlamelle nicht für sich den ganzen respiratorischen Anhang darstellt, sondern ihre Rolle vorwiegend darin besteht, die Kiemenbüschel oder kleinen Lamellen zu bedecken,

ist die Tracheenramifikation in ihr viel geringer, und der größte Teil des Tracheenstammes dringt in das Kiemenbüschel ein (*Heptagenia*, *Ephemerella*, *Oligoneuria*, *Jolia*, *Tricorythus*). In anderen Fällen bedeckt die Platte nicht die Kiemenschläuche, sondern trägt sie an einem ihrer Ränder (*Leptophlebia*, erstes Paar von *Prosopistoma*) oder fast an ihrer ganzen Peripherie (*Potamanthus*, *Ephemerella*, *Polymitarcys*, *Tricorythus*, *Caenis*). In diesen beiden Fällen treten die Tracheen durch die Kiemenplatte in die Schläuche ein,

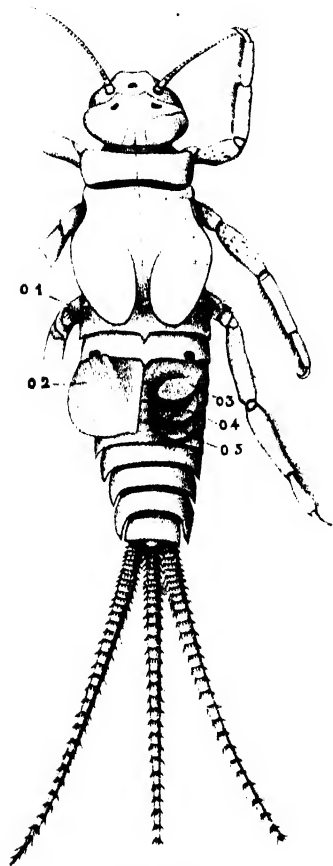


Fig. 236.

Larve von *Tricorythus* im Begriff, sich zur Subimago zu häuten. Vergr. ca. 6 : 1. (Vayssiére 1882.)

01 erstes Tracheenkiemenpaar. 02 zweites, zur Deckplatte umgewandeltes Kiemenpaar. 03—05 3.—5. Kiemenpaar. Das 6. Paar ist durch das 5. verdeckt.

fast ohne in der Kiemenplatte Zweige abzugeben. Die in die Kiemenblindschläuche eintretenden Tracheen verhalten sich verschieden; gewöhnlich zieht die Trachee in den Schlauch, behält in ihrem ganzen Verlaufe gleiches Kaliber und gibt höchstens einige wenige kurze feine Seitenzweige ab (*Leptophlebia*, *Polymitarcys*), um mit dem Schlauch blind zu endigen (*Leptophlebia*, *Potamanthus*, *Polymitarcys*, *Oligoneuria*, *Jolia*, *Tricorythus*, *Caenis*). In den Tracheenkiemenschläuchen der Larven von *Heptagenia* und *Prosopistoma* dringen zahlreiche feine Tracheen in jeden Kiemenschlauch ein, die sich oft noch mehrmals aufteilen; sie verlaufen bis zum blinden Ende und wenden sich dann zur Basis zurück. In diesem Falle stehen die Tracheenverzweigungen der Mehrzahl nach in direktem Kontakt mit der Haut, während da, wo nur ein Tracheenstamm in den Schlauch eintritt (*Leptophlebia*, *Polymitarcys*, *Ephemerella*, *Oligoneuria*, *Jolia*), dieser mit der Haut durch kleine konkave Körper in Verbindung steht, welche von der Haut nach innen vorspringen, und an deren jedem eine ganz kleine Trachee endigt.

Die einzelnen Schläuche der Tracheenbüschel tragen ebenso wie die lamellosen Tracheenkiemen kleine, beweglich eingelenkte Borsten, welche gewöhnlich in ihrer ganzen Länge von gleicher Stärke sind; da an jede ein Nerv herantritt, betrachtet sie Vayssiére als Sinnesborsten.

Das Tracheensystem der Ephemeridenlarven besteht aus den beiden starken seitlichen Längsstämmen, den von diesen zu den Organen abtretenden verzweigten Ästen und den zu den Tracheenkiemen ziehenden Stämmen (Vayssiére 1882).

Alle Ephemeridenlarven atmen in der Jugend durch die Haut ohne Vermittlung von Tracheenkiemen. Ferner existiert neben der Kiemen- eine Darmatmung und eine allgemeine Hautatmung. Zur Unterstützung der Respiration führen die Kiemen periodisch schnell schwin-

gende Bewegungen aus, in manchen Fällen (z. B. *Cloëon*) mit Ausnahme des letzten Blättchens. Hierdurch wird nicht nur den Kiemen, sondern der ganzen atmenden Hautfläche frisches Wasser zugeführt (Dewitz, Dürken). Auch den Schwanzborsten kommt vielleicht eine respiratorische Funktion zu (Zimmermann 1880). Die von Dewitz (1890) beobachtete Darmatmung der Larven sah auch Dürken (1907). Durch schluckende Bewegungen des Afters wird nach längeren oder kürzeren Pausen Wasser oft in beträchtlicher Menge in den Enddarm aufgenommen, dessen Entleerung ruckweise erfolgt. Dabei findet jedoch nicht, wie bei den Odonaten, eine Erweiterung des Abdomens statt. Da der Enddarm vom Blute umspült wird, nimmt Dewitz (1890) an, daß hier ein direkter Austausch zwischen den im Blute und im Wasser enthaltenen Gasen stattfindet.

Halberwachsene Larven ertragen den Verlust ihrer Tracheenkiemen sehr gut, erwachsene Larven und Nymphen gehen jedoch an ihm regelmäßig zugrunde. Dewitz ist geneigt, auch bei älteren Larven mit festerem Chitin der Haut eine teilweise

Hautatmung anzunehmen, weil er sich experimentell von der Fähigkeit

des Chitins (Raupenhaut von *Smerinthus ocellata* L.), Gase durchzulassen, überzeugen konnte.

Bei den jungen Ephemeridenlarven ist von den Tracheenkiemen noch keine Spur vorhanden, es herrscht also Haut- und Darmatmung. Erst nach der zweiten Häutung treten bei *Cloëon dipterum* L. jederseits am 2.—6. Abdominalsegmente fünf einfache Blättchen auf, zu welchen das 6. und 7. später hinzukommen. Die Tracheenkiemen wachsen im Anschluß an weitere Häutungen und vermehren sich ferner derart, daß mit Ausnahme des ersten Segmentes zu jedem Blättchen eine zweite Tracheenkieme hinzukommt. Schon Palmén fand, daß die Tracheenkiemen nicht an derselben Stelle stehen, an welchen das Spiraculum liegt, zwischen beiden also genetische Beziehungen nicht bestehen; daß ferner die beiden seitlichen Längsstämme des Tracheensystems

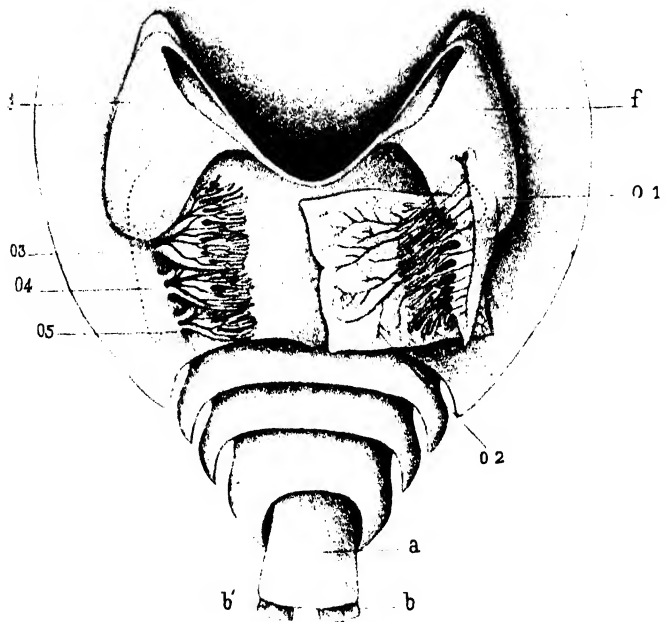


Fig. 237.

Kiemenkammer von *Prosopistoma punctifrons* Latr. Vergr. 35:1. (Vayssière 1882.)

Die Kiemen sind freigelegt. *f* Anlagen der Hinterflügel. *01—05* Kiemen. *a* Dorsalpartie des letzten Abdominalsegmentes. *b* bewegliche Ventralteile des letzten Abdominalsegmentes.

durch jederseits zehn farblose dünne Stränge, welche aus einem inneren soliden (?), vom Epithel überzogenen Chitinstrang bestehen und mit den Seiten der Körpersegmente in Verbindung treten (Stigmengänge); es sind obliterierte Tracheenstämme, welche sich bei der Häutung wie Tracheen verhalten. Die durch das Herausziehen ihrer Intima entstandenen Öffnungen (Spiracula) schließen sich nach der Häutung wieder, bleiben aber bei der Häutung zur Subimago offen. Die Tracheenkiemen häuten sich während der Larvenperiode ebenso wie der ganze Körper mit seinen Anhängen, bleiben jedoch bei der Häutung zur Subimago, bei welcher sie ganz abgeworfen werden, an der Exuvie zurück (Palmén, Lubbock, La Baume).

Die Flügel der Insekten sind nicht aus Tracheenkiemen hervorgegangen, wie Gegenbaur und Lubbock annahmen, also keine diesen homologe Bildungen (Dürken 1907). Da die Ephemeriden von Landbewohnern abstammen, erwarben sie schon als solche in

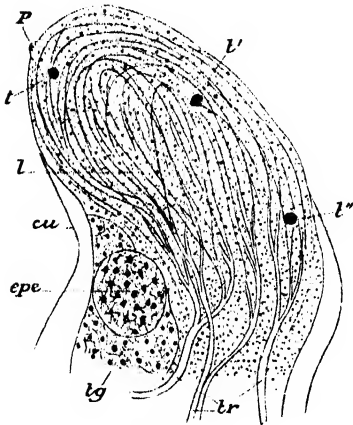


Fig. 238.

Respiratorisches Blättchen aus der mittleren Partie des Rectums einer *Aeschna*-Larve. Vergr. (Sadones 1896.)

l, l', h Tuberculi. *tg* Fettkörper. *l* zarter Teil der Lamelle. *cu* Cuticula. *tr* Tracheen. *epe* Basalwulst.

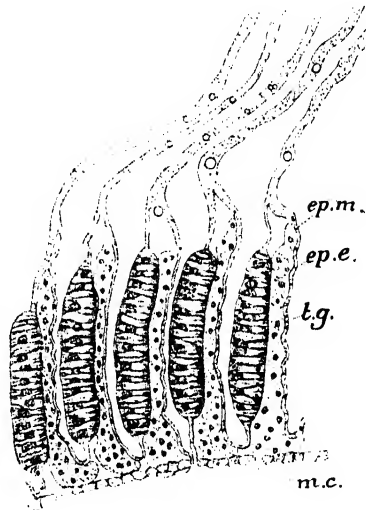


Fig. 239.

Teil eines annähernd longitudinalen Schnittes durch das Rectum der *Aeschna*-Larve. Vergr. (Sadones 1896.)

Fünf Lamellen sind quergeschnitten. *tg* Fettkörper. *epe* Basalwulst. *epm* Matrix der Intima (niedrige Epithelzellen des zarten Teiles der Lamelle) *mc* Ringmuskeln.

ihren Vorfahren das offene Tracheensystem. Die Flügel waren vor den Tracheenkiemen vorhanden, die erst sekundär entstanden sind. Beide sind tergale Bildungen, welche unabhängig voneinander auftraten. Schon die Nymphen besitzen wie die Imagines offene Stigmata (Dürken).

Odonata. Rectalkiemen. Nachdem die eigenartigen rectalen Tracheenkiemen der Odonatenlarven die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gezogen hatten, nahm in neuerer Zeit Sadones (1896) ihr Studium an *Libellula depressa* L. und einigen Aeschniden wieder auf und kam zu folgenden Resultaten: An das Rectum treten unzählige Zweige von sechs Tracheenlängsstämmen heran, dringen in seine Wand in 12 einander paarweise genäherte Längsreihen geordnet ein und verzweigen sich hier sehr stark in den sechs Doppelreihen von Kiemen-

lamellen, welche der inneren Wand des Rectums angehören, in der Mitte am größten sind und oral- und analwärts kleiner werden. Jede Kiemenlamelle hat die Form einer sehr zarten asymmetrischen Schuppe (Fig. 238). Längs ihres konkaven Randes findet sich der „Basalwulst“, eine Verdickung, welche einerseits einer merklich verstärkten Partie des Epithels entspricht, andererseits von Fettkörperzellen gebildet wird. In Fig. 239 sieht man deutlich die basale Verbreiterung der distal sehr dünnen Lamellen, die ihrerseits nichts anderes sind als Einstülpungen (Falten) des Rectumepithels, und als solche von der chitinösen Intima bekleidet werden. Die den Basalwulst bildenden Epithelzellen enthalten reich verzweigte, von der Basis zur Oberfläche verlaufende Fibrillen; Zellgrenzen fehlen, und nur die Kerne bezeichnen ungefähr den Bereich einer Zelle. Die Ramifikation der größeren Tracheenstämme ist rein dichotomisch; von den Zweigen mittleren Kalibers dagegen treten zwischen den Lamellen häufig Äste derart dicht beieinander ab, daß ein Büschel feinsten Tracheen entsteht. Die gröberen Tracheen verlaufen zwischen den beiden Lamellen jedes Kiemenblättchens, die feineren treten jedoch in die Epithelzellen selbst ein, welche durch keine erkennbaren Grenzen voneinander gesondert sind. In dieser syncytiellen Schicht liegen sowohl die Kerne der Tracheenmatrix, als auch des Darmfaltenepithels.

Zwischen den beiden Lamellen jedes Kiemenblättchens bleiben Lücken bestehen, welche mit der perivisceralen Leibeshöhle kommunizieren und dem Blute den Zutritt zu den Darmkiemen gestatten. Allerdings ist in ihnen eine lebhaftere Zirkulation nicht zu konstatieren, weil

besondere zuleitende Gefäße und blutbewegende Apparate in ihrem Bereiche fehlen. Die Wasserzirkulation im Rectum geschieht unter abwechselnder Erweiterung (Ingestion durch den After) und Verengung (Egestion aus dem After) des Darms unter Wirkung der Muskulatur, wobei eine deutliche Erweiterung und Zusammenpressung des ganzen Abdomens (Atembewegung) beobachtet wird.

Schon Palmén (1877) fand, daß die *Aeschna*-Larven nicht nur Wasser, sondern auch Luft in ihren Enddarm aufnehmen, indem sie die Hinterleibsspitze über den Wasserspiegel erheben. Dewitz (1890) überzeugte sich davon, daß diese Luftaufnahme dann stattfindet, wenn das Wasser zur Atmung untauglich ist, indem er die Tiere in abgekochtes (luftarmes) Wasser brachte. Während die jüngeren Larven stets Luft durch den After aufnehmen, benutzten die Nymphen hierzu auch ihr offenes prothorakales Spiraculum.

Palmén gibt an, daß die Darmkiemen der Odonaten bei der Imago erhalten bleiben. Nach Hagen (1880) trifft dies jedoch keineswegs in der, wie es scheint, von Palmén angenommenen Allgemeinheit zu, da bei *Epitheca bimaculata* Charp und *princeps* Hag. stets der ganze Apparat in der Exuvie bleibt und nicht in die Imago übergeht. Auch die larvalen Rectalkiemen von *Plathemis lydia* Drury fehlen der Imago (Scott 1905).

Tracheenkiemen. Die Larven der Agrioniden besitzen Tracheenkiemen am Ende des Abdomens in Gestalt von drei Blättchen (Fig. 240), welche bei der jungen Larve noch nicht platt, sondern drehrund er-

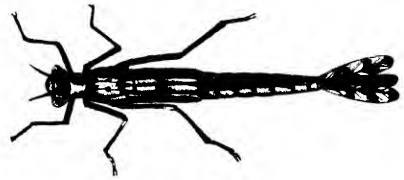


Fig. 240.

Alte Agrionidenlarve (Nympe). Vergr. 2:1. (Vosseler bei Lampert 1910.)

scheinen. Dies sind indessen nicht die einzigen Respirationsorgane dieser Tiere, sondern es scheint auch hier der Darmatmung eine wichtige Rolle zuzufallen. Die Larven ertragen den Verlust der Tracheenkiemen ohne erheblichen Nachteil und ersetzen sie durch Regeneration. — Bei *Calopteryx* kommen (Gerstäcker, Hagen) außer den „Schwanzkiemen“ auch Darmkiemen vor. — Auch die Nymphen der Agrioniden nehmen durch das Thorakalstigma schon atmosphärische Luft auf (Dewitz 1890).

Außer den Spiracula, den Schwanz- und Darmkiemen kommen bei *Euphaea* und *Anisopteryx comes* Mag. im Larvenstadium sieben Paare lateraler Tracheenkiemen (am 2.—3. Abdominalsegment) zur Entwicklung in Gestalt langgestreckter Anhänge (ähnlich denen der *Sialis*-Larve) etwas hinter und außen vom Spiraculum. „Die Schwanzkiemen sind birnförmig geschwollen und laufen in eine feine Spitze aus. In der Birne

liegt ein starker, überaus reich mit Tracheen versehener und außen mit schwarzem Pigmente umkleideter Fettkörper. Eine ähnliche dunkle Röhre, die innen starke Tracheenstämme enthält, verläuft im Innern der seitlichen Kiemkegel“ (Hagen 1880). Die Imago von *Euphaea* besitzt Überreste seitlicher Kiemen, welche in der Bauchfalte der Segmente liegen (Hagen).

Bei den erwachsenen *Aeschna*-Larven (Nymphen) ist das Prothorakalstigma nicht geschlossen (Hagen 1881, Dewitz 1890), sondern vollständig entwickelt und offen. Die übrigen Spiracula dagegen sind wie der zu ihnen führende Tracheenstamm sehr klein, übrigens aber nicht hermetisch verschlossen, da sich ihre beiden Ränder auseinanderziehen lassen. Bei den halb-

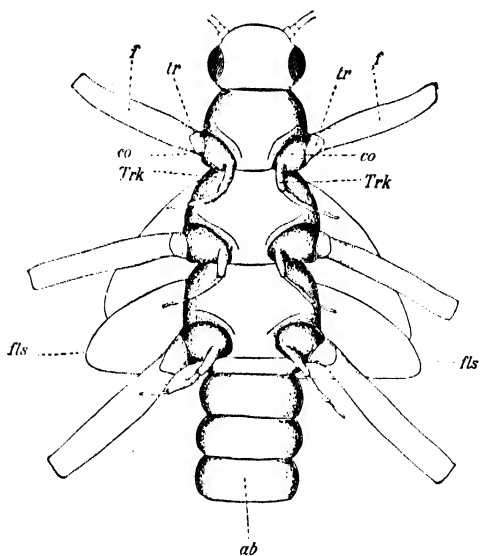


Fig. 241.

Unterseite der Larve von *Taeniopteryx nebulosa* L. mit den schlauchförmigen Tracheenkiemen an den Hüftgliedern der Beine. (Lauterborn 1903.) Vergr. ca. 8:1.

ab Abdomen. co Coxa. f Femur. fls Flügelanlagen.
tr Trochanter. Trk Tracheenkiemen.

erwachsenen Larven ist auch das große Thoraxstigma noch unausgebildet und außer Funktion. Bei den Libellulidenlarven sind die vorderen Thoraxspiracula schon viel früher fertig entwickelt, jedoch, wie es scheint, auch erst bei der Nymphen zur Luftaufnahme fähig.

Plecoptera. Bei den Larven der Plekopteren (Perliden) kommen Tracheenkiemen an verschiedenen Körperstellen vor. Palmén (1877) unterscheidet:

1. Die Prosternalkiemen am Vorderrande des ersten ventralen Thoraxschildes, sowie auf dessen Mitte (*Nemura cinerea* Oliv., *Nemura lateralis* Pict., *N. inconspicua* Pict., *Pteronarcys regalis* Newm.).

2. Analkiemen jederseits der Afteröffnung an der Wurzel der beiden Schwanzborsten (*Perla abdominalis* Burm., *P. cephalotes* Curtis, *P. bicaudata* L., *Pteronarcys*).

3. Pleuralkiemien oder laterale Kiemenquasten an den Seiten des Thorax (*Pteronarcys*, *Nemura* und die sub 2. erwähnten *Perla*-Arten).

4. Laterale Hinterleibskiemien am Seitenrande des Abdomens (*Pteronarcys*). Diesen vier Gruppen fügt Lauterborn (1903) als

5. die Coxalkiemien hinzu, welche den Hüftgliedern der Beine angehören (*Taeniopteryx nebulosa* L.). Diese Kiemen sind schlauchförmig und je eine entspringt von der Coxa jedes der drei Beinpaare (Fig. 241). Die Länge dieser dreigliedrigen Anhänge beträgt 2 mm; ihre Glieder können fernrohrartig ineinander geschoben werden durch quergestreifte Muskeln, welche dem ersten (basalen) und zweiten Gliede angehören. Jeder der beiden lateralen Haupttracheenstämme eines Thoraxsegmentes erfährt in der Nähe der Extremitäteninsertion eine Knickung und entsendet zwei Äste in das Bein; der innere Ast fasert

sich bald in ein Bündel von etwa sechs feinen Tracheen auf, welche in die Anal-kieme eintreten; der äußere Ast entsendet einen Zweig in das Bein, einen anderen zur Kieme, wo er sich auffasert und den peripherischen Teil des Basalgliedes umspinnt.

Tracheenkieme der Imagines. Nach Newport (1844) finden sich bei der nordamerikanischen *Pteronarcys regalis* Newm. an den Sternis aller Thoraxsegmente und an den beiden ersten

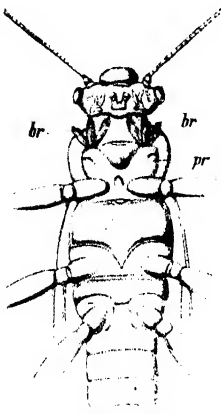


Fig. 242.

Vorderteil des Körpers von *Nemura lateralis* Pict. von der Ventralseite. Vergr. (Gerstäcker 1874.)

pr Prosternum. br Tracheenkiemen.

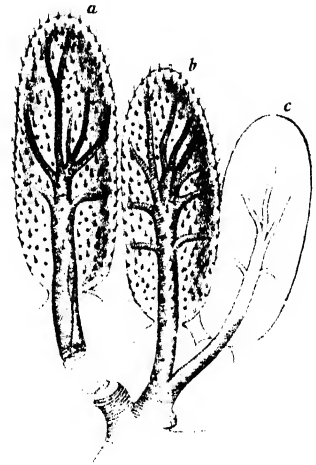


Fig. 243.

Die drei Prosternalkiemien von *Nemura lateralis* Pict. mit ihren Tracheenstämmen, stärker vergr. (Gerstäcker 1874.)

a innere, b mittlere, c äußere Kieme.

Abdominalsegmenten 13 Paare quastenförmiger Kiemen. Außerdem sind am Thorax drei paarige sternale Spiracula vorhanden. Diese Tracheenkiemen sind unzweifelhaft Reste aus dem Larvenleben, denn sie entsprechen in ihrer Form und Lage den larvalen Kiemen. — Die südchilenische Gattung *Diamphipnua* besitzt als Imago ebenfalls je ein Paar ventraler Kiemen an den ersten vier Abdominalsegmenten. — Die imaginalen Kiemen von *Nemura lateralis* Pict. sitzen jederseits in der Dreizahl am Prothorax (Fig. 242). Ihre Natur als echte Tracheenkiemen ist aus Fig. 243 zu erkennen. Die drei thorakalen Stigmenpaare sind normal entwickelt. Auch hier handelt es sich um larvale Organe, welche der Imago keinen erkennbaren Nutzen mehr gewähren, jedoch erhalten bleiben konnten, weil sie wenigstens nicht hinderlich und nachteilig für das luftatmende Tier sind (Gerstäcker 1874).

Bei *Dictyopteryx signata* (Aut. ?) erhalten sich im Imagozustande zwei Paare von Kiemenblindsäcken an der Ventralseite des Kopfes. Das erste Paar steht auf der Basis des Submentums, das zweite in der Gelenk-

haut zwischen Kopf und Prothorax (Hagen 1880). — Vgl. die larvalen Kiemen bei Odonatenimaginees!

Neuroptera. Die Larve von *Sialis* ist mit sieben Paaren (1.—7. Abdominalsegment) gegliederter Tracheenkiemen ausgerüstet, welche schon während der Embryonalentwicklung angelegt werden. Heymons weist auf ihre Beziehungen zu den Resten abdominaler Gliedmaßen hin.

Jedenfalls aber handelt es sich hier so wenig wie bei den Ephemeriden um wieder aufgetauchte Organe der Stammeltern, sondern um provisorische, von der Larve neuerworbene Organe, welche, wenn auch nicht ganz unabhängig von Beinrudimenten entstanden, dennoch in ihrer Eigenschaft als Tracheenkiemen Neuerwerbungen darstellen (Fig. 244).

Ähnliche Kiemen finden sich auch bei der *Corydalus*-Larve, doch treten die bauchständigen Anhänge erst nach der ersten Häutung auf (Riley 1879). — Die *Sisyra*-Larve trägt seitlich ventrale fadenförmige Tracheenkiemen.

Diptera. Die Larve von *Simulium damnosum* Theob. (aus Afrika) besitzt Rektalkiemen, welche zurückgezogen werden können. Ausgebildet stellt sich dieser accessorische Respirationsapparat als eine voluminöse Blase dar (Ausstülpung der Rectalwand), deren zarte durchsichtige Wand an ihrem distalen Ende drei gefiederte divergierende Kiemen trägt, deren jede aus einer Achse und 12—14 fingerförmigen Blindschläuchen besteht. Daß bis in die Blindschläuche Tracheen eindringen, beweist ihre Natur als Tracheenkiemen, welche eine Anpassung der Tiere an die hohen Wassertemperaturen des äquatorialen und tropischen Afrika darstellen dürften (Roubaud 1907). — Nach Meinert besitzen die Larven von *Ceratopogon*, *Simulium* und *Tanypus* keine Spiracula.

Respirationsorgane der *Culex*-Larve. Die beiden lateralen Tracheenstämme biegen im vorletzten Körpersegmente seitlich ab, um in eine lange,

in der Mitte bauchig erweiterte, weichhäutige Atemröhre einzutreten, in welcher sie nicht mehr neben-, sondern übereinander liegen. Beide münden mit gemeinsamer Öffnung, und über diese ragen zwei gelenkig mit dem Atemrohr (Sipho) verbundene Klappen hinaus. Dorsal trägt die Wand des gemeinschaftlichen Hohlraumes der Tracheenstämme noch eine mittlere und zwei kleine Klappen, die ebenfalls mit dem Ende des Atemrohres gelenkig verbunden sind (*Culex nemorosus* Meig.). Sie bewirken den Verschuß des Atemrohres, wenn die Larve

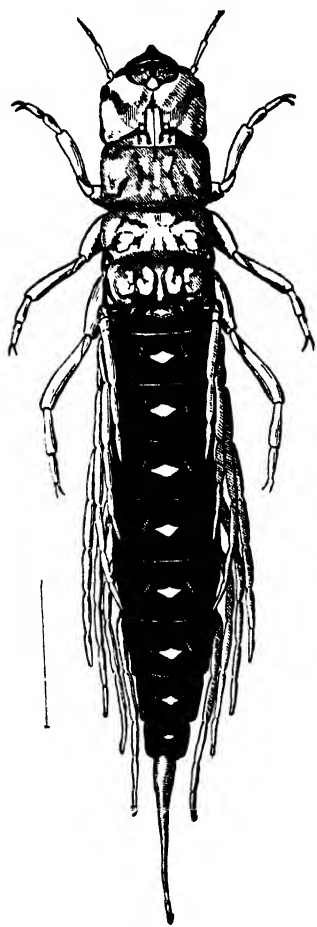


Fig. 244.

Larve von *Sialis* mit gegliederten Kiemen des Abdomens. (Nach Miall aus Henneguy 1904.)

taucht. Die Verschlußvorrichtung ist mit eigenen Muskeln ausgestattet (Raschke 1887).

Außer diesem die Ventilation der Tracheen gewöhnlich zulassenden Atemapparat, mit dessen Hilfe die Mückenlarven atmosphärische Luft aufnehmen, indem sie sich an der Wasseroberfläche gleichsam aufhängen, besitzen diese Tiere noch Tracheenkiemen, welche sie in Stand setzen, längere Zeit unter Wasser auszuharren. Die Kiemen sind lange schmale lanzettliche Blätter, in welchen sich feine Tracheenverästelungen vorfinden. Diese vier zarthäutigen Anhänge stehen am Endsegment in der Umgebung des Afters (Fig. 245) und enthalten außer den Tracheen einen Blutraum; sie sind durch Muskeln beweglich (Raschke 1887). Die Tracheenkiemen besitzt auch die Puppe, deren Atemröhre jedoch, der Lage des Puppenkörpers im Wasser entsprechend, nicht mehr dem Abdomen, sondern dem Thorax angehört. Beide Arten von Respirationorganen sind provisorische Bildungen, welche der Imago fehlen (Haller 1878).

Übrigens ist das Tracheensystem der *Culex*-Larve im Gegensatz zu der *Corethra*- u.

Chironomus-Larve außerordentlich reich entwickelt. Außer der Luftatmung und dem

Gasaustausch durch die Tracheenkiemen kommt jedenfalls in beschränktem Maße auch noch die Hautatmung in Frage.

Endlich scheint die *Culex*-Larve auch noch zu einer Darmatmung fähig zu sein. Ihr Enddarm ist mit papillenartigen, ein- oder mehrzelligen Einstülpungen versehen, welche von sehr zahlreichen feinen Tracheen umspinnen werden, denen die Spiralfalte fehlt (Raschke 1887).

Bei der *Corethra*-Larve ist das Tracheensystem sehr stark reduziert. Im 9. und 10. Körpersegment liegt je ein Paar von nierenförmigen Tracheenblasen, deren zipfelförmige Enden in einen feinen Tracheenstamm auslaufen (Leydig). Physiologisch haben diese Blasen die Bedeutung eines hydrostatischen Apparates, mit dessen Hilfe sich die Larve in horizontaler Lage im Wasser schwebend erhält (Fig. 246). Das Tracheensystem ist vollständig geschlossen, Spiracula fehlen. Tracheen sind nur sehr spärlich entwickelt und kommunizieren nicht miteinander

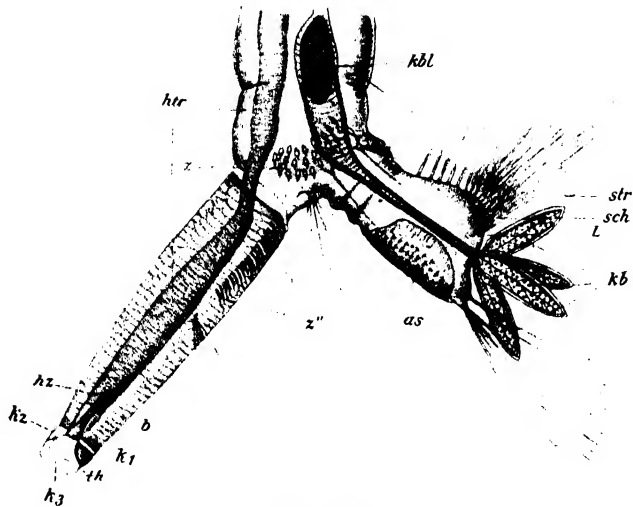


Fig. 245.

Endstück einer Larve von *Culex nemorosus* Meig. von der Seite gesehen; die Verzweigung des Haupttracheenstammes fortgelassen. Vergr. (Raschke 1887.)

as Chitinschild des letzten Gliedes. b Becher des Verschlußapparates. htr Haupttracheenstamm. hz Hohlzapfen des Verschlußapparates. h1, h2, h3 Siphoklappen. kb Kiemenblättchen. kbl Kotballen im Enddarm. l leistenartige Verdickung des Ruders. sch Schenkel des Ruders. str Ruder. th Tasthaare der Siphoklappen. z Borsten des vorletzten Segmentes, z'' des Siphos.

und ebenso wenig mit den Blasen. Die Atmung geschieht also ausschließlich durch die Haut, und dem Blute fällt unzweifelhaft die Rolle des Trägers der Atemgase zu. Bei der jungen Larve fehlen lufthaltige Tracheen noch vollständig, und auch die Tracheenblasen sind am ersten metembryonalen Lebenstage noch luftleer (Weismann 1866).

Das Tracheensystem der *Chironomus*-Larven ist ebenfalls stark reduziert und tritt während der Dauer der Larvenperiode überhaupt nicht in Funktion. Die Tracheen sind luftleer und vollständig geschlossen. Die allgemeine Hautatmung wird wahrscheinlich durch die beiden Blutkienenpaare unterstützt, welche als blindschlauchförmige Anhänge des 8. Abdominalsegmentes bei gewissen Arten entwickelt sind (Fig. 247) und in welche das hämoglobinhaltige Blut direkt aus der Leibeshöhle eintritt. Zur Erneuerung des die Haut umspülenden Wassers führt das Tier schlängelnde Bewegungen des ganzen Körpers aus.

Müller (1888) fand bei Psychodiden-Larven am Ende des Abdomens zwei große, von einem Haarkranz umgebene Atemlöcher, welche in die beiden Längsstämme des Tracheensystems führen. Jeder dieser Stämme entsendet kurz vor seiner Mündung einen ziemlich starken Ast ventralwärts, dessen drei Zweige in ebensoviele am After vorstreckbare fingerförmige Blindschläuche eintreten und sich dort weiter verästeln. Es sind also drei Paare von Tracheenkienen entwickelt, und die Tiere sind ebenso wie die *Culex*-Larven zur Luftaufnahme aus der Atmosphäre und aus dem Wasser befähigt.

Das Hinterleibsende der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L. zieht sich in eine lange Atemröhre aus, deren verjüngtes distales Ende mit einem Kranz langer Wimperhaare ausgestattet ist, welcher die Tracheenöffnungen umfaßt. Taucht die Larve, so schließen sich die Haare zu einem ovalen, eine Luftblase umschließenden Körper.

Von enormer Länge ist das Atemrohr der *Eristalis*-Larve (daher der Name „Ratten-

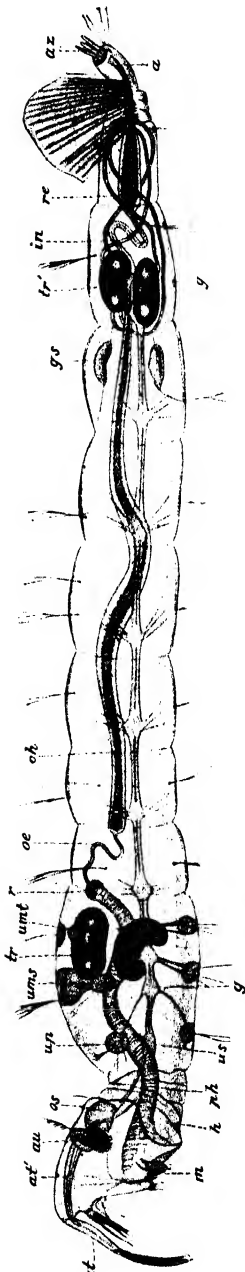


Fig. 246.

Erklärung zu Fig. 246.

Larve von *Corethra plumicornis* Fabr. nach der 4. Häutung schräg von der Ventralseite aus gesehen. Vergr. ca. 11:1. (Weismann 1866.)

at Antennen. at' Anlage der Imaginalantennen. au Ango, dahinter das punktförmige Nebenaugo. m Mund. ph Pharynx. r Reusenartige Endkugel des Schlundes. oe Ösophagus. ch Mitteldarm. in Dünndarm. re Rectum. a After. az fingerförmige Analschläuche. h halsartige Verbindungspartie zwischen Kopf und Thorax. os oberes Schlundganglion. g' erstes, g'' letztes Bauchganglion. up Anlage des vorderen Beinpaars. ums Anlage des mittleren, umt des hinteren Beinpaars. gs Anlage der Hoden. tr Tracheenblasen.

schwanzlarve“) im ausgestreckten Zustande. Sie besteht aus mehreren fernrohrartig ineinander einstülpbaren Gliedern, welche es dem Tiere gestatten, tief ins Wasser zu gehen (sie leben nicht nur in Dunggruben,

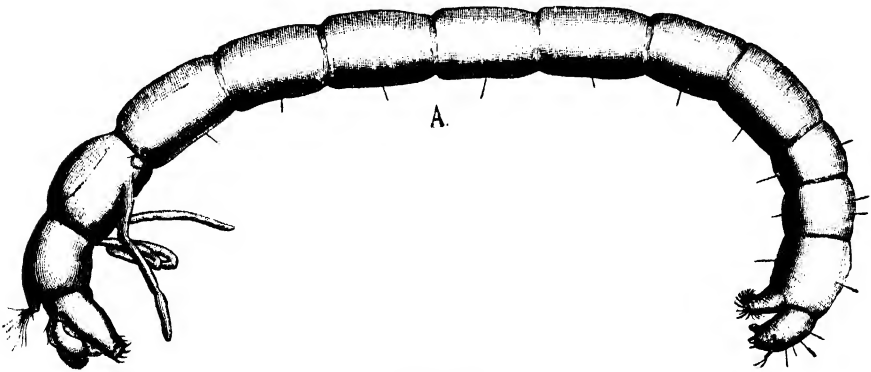


Fig. 247.

Chironomus-Larve. Vergr. 12:1. (Vosseler bei Lampert 1902.)

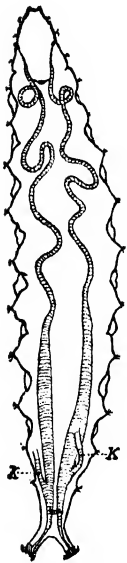


Fig. 248.

Larve von *Teichomyza fusca* Macquart. Vergr. 25:1.

(Vogler 1900.)

Infolge der Verkürzung der Larve verlaufen die Tracheenstämmen (K), deren Verkümmelungen nicht ausgeführt sind, gewunden.

Aborten usw., sondern auch in reinem Wasser mit schlammigem Grunde), ohne von der Atmosphäre abgeschnitten zu sein. (Ähnlich *Helophilus*, *Malota* u. a.).¹⁾

Bei den Larven, welche in flüssigen Stoffen wie Jauche, Faeces, Urin u. dgl. leben, treten ähnliche Anforderungen an das Respirationssystem heran, wie bei den Wasserlarven, nur scheinen die Tiere der sie umgebenden Flüssigkeit keine Atemgase entnehmen zu können. Bei der Larve von *Teichomyza fusca* Macquart (Muscidae) aus

menschlichen Faeces und Exkreten beginnen mit den beiden Stigmen zweier am hinteren Körperende gelegener, kurzer Atemröhren

zwei Längstracheenstämmen, deren Form und Verlauf Fig. 249 wiedergibt. Die Tracheenluft wird erneuert, indem das Tier die Enden der Atemröhren mit der Atmosphäre in Berührung bringt; sie sind sehr beweglich und können

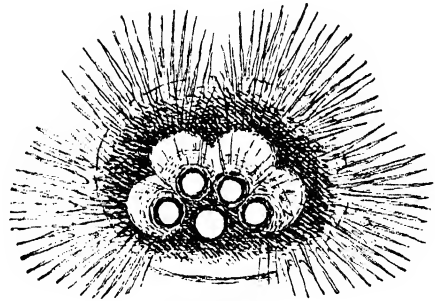


Fig. 249.

Linkes Gabelende der Larve von *Teichomyza fusca* Macquart; Blick auf die Kuppe. Man sieht die vier in einem Bogen liegenden Stigmenöffnungen, von denen Haarstrahlen ausgehen, und die fünfte innen gelegene unbehaarte Öffnung. Vergr. 200. (Vogler 1900.)

¹⁾ Eine eingehende Darstellung des Tracheensystems von *Eristalis* verdanken wir Wahl (1900). Auf diese sei hier verwiesen.

verkürzt oder verlängert, einander genähert und gespreizt werden. Am Ende jeder Atemröhre stehen vier flache kegelförmige Erhebungen (Fig. 249), welche distal eine kreisförmige Öffnung tragen; ein fünftes Loch liegt ohne Erhöhung auf der inneren Seite. Die langen Haare der Umgebung sind basal miteinander verwachsen, und man gewinnt so den Eindruck einer geschlitzten Membran (Laboulbène); ihre Aufgabe besteht darin, die Atemlöcher über der Flüssigkeit zu halten (Vogler 1900).

Vorn und jederseits am ersten Körpersegment geht jeder Tracheenlängsstamm durch ein kurzes dunkelgefärbtes Verbindungsstück in den vorderen Endapparat über; dieser beginnt im Inneren des Körpers mit einer kurzen Röhre, die mit dem Verbindungsstück verwachsen ist, sich nach vorn verjüngt, die Haut durchbricht und sich dann in eine annähernd dreieckige Scheibe erweitert, welche ringsum 18—19 blinde Röhrchen entsendet (Fig. 250), die in zwei handförmigen Gruppen stehen

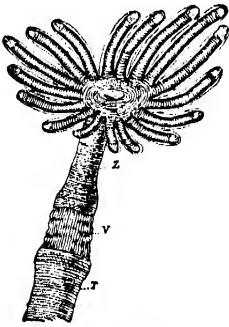


Fig. 250.

Tracheenkieme von *Teichomyza fusca* Macquart. Vergr. 100:1. (Vogler 1900.)

Die Rosette liegt außerhalb des Körpers, das Zuleitungsrohr (Z) im Körper. V Verbindungsstück. T Trachee.

und mit Luft gefüllt sind. Es handelt sich hier um tracheenlose ähnliche „Röhrenkiemen“ („Branchiae tubulatae“) wie bei der *Simulium*-Puppe (siehe unten!). Vogler (1900) hält diese Anhänge für Rudimente, die für die Atmung nicht in Frage kommen. Immerhin wäre es nicht unmöglich, daß sie Kohlensäure abgeben, während die Spiracula vorwiegend zur Aufnahme

von Sauerstoff dienen.

Dipterenpuppen. *Bolitophila cinerea* Meig. (Mycetophilidae) besitzt als Puppe am Prothorax und 1.—7. Abdominalsegment je ein Stigmenpaar. Die prothorakalen Spiracula springen nur wenig vor, und alle Atemlöcher zeigen die Form runder Scheiben mit einigen in Kreisen angeordneten ovalen Stellen, durch welche der Gasaustausch vor sich geht und von welchen nicht sicher ist, ob sie offen oder durch eine zarte Membran verschlossen sind. De Meijere nennt sie „Stigmentüpfel“. An das Spiraculum setzt sich nach innen die Trachee an, deren Spiralfalte erst in einiger Entfernung von jenem beginnt (Fig. 251). Besonders an den abdominalen Stigmen ist neben dem spiralfadenlosen Abschnitt eine narbenartige Stelle vorhanden, welche ein solider Strang mit dem distalen Ende des genannten Tracheenabschnittes verbindet. Dieser Bau entspricht wesentlich dem der Larven und kommt bei diesen so zustande, daß bei jeder Häutung ein neuer spiralfaltenloser Tracheenabschnitt mit seinem Spiraculum gebildet wird, während der alte kollabiert und den Narbenstrang bildet.

Bei den verwandten Cecidomyiden sind oft sehr lange Atemröhren am Prothorax entwickelt. Diese „Atemhörner“ sind Anhänge

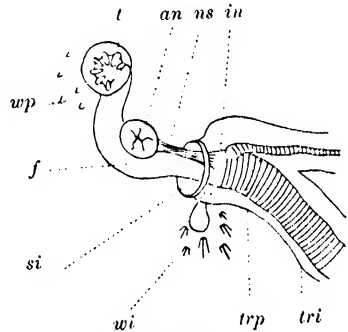


Fig. 251.

Abdominalstigma der Puppe von *Bolitophila cinerea* Meig. (De Meijere 1901.)

si neu gebildetes Stigma der Imago. trp Trachee der Puppe. tri neugebildete Trachee der Imago. wp Warzen der Puppenhaut. wi gruppierte Härchen der imaginalen Chitinschicht. f Filzkammer. t Tüpfel. an äußere Stigmennarbe. ns Narbenstrang. in innere Stigmennarbe.

der Prothorakalhaut, in welchen die „Filzkammer“ liegt, d. h. eine Partie des spiralfaltenlosen Tracheenabschnittes, welche einen dichten inneren Besatz von verfilzten, oft verzweigten Haaren trägt. Die kurzen, am Ende erweiterten Ästchen des Spiraculums nennt de Meijere „Knospen“; ihre Anzahl wechselt.

Die Atemhörner der Puppe von *Scatopse* nehmen die Gestalt geweihartig verzweigter Gebilde an, indem die Knospen zu beiden Seiten des Horns ziemlich langgestielt sind (Fig. 252).

Bei *Tipula* und *Ctenophora* fehlen Tüpfel, die Hörner sind an ihrem Ende eingesenkt. *Psychoda* hat lange Stig-

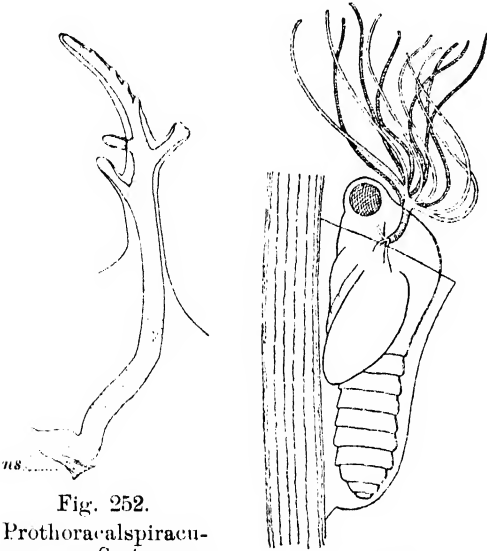


Fig. 252.

Prothoracalspiraculum von *Scatopse notata* L. (Puppe). Vergr. (De Meijere 1901.)
ns Nebenstrang.

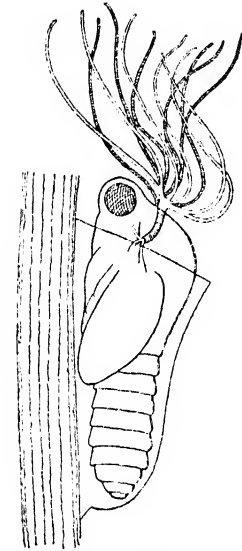


Fig. 253.

Simulium-Puppe.
Vergr. (Vogler 1887.)

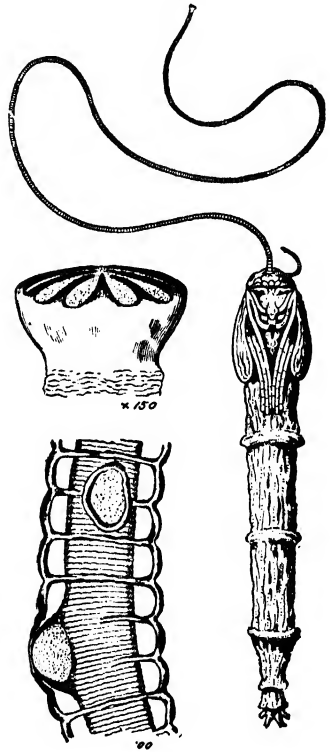


Fig. 254.

Puppe von *Ptychoptera paludosa* Meig. mit wohlausgebildeter und rudimentärer Atemröhre. Links stärker vergrößert: oben das distale Ende, unten ein Stück der mittleren Partie der Atemröhre mit der Trachee. (Miall aus Henneguy 1904.)

menhörner, welche einseitig in ihrer ganzen Länge Knospen tragen.

Das kurze eigentliche Horn der Simuliiden-Puppen (Fig. 253) trägt an seinem distalen Ende einige lange röhrenförmige Fortsätze, die sich zum Teil bald wieder gabeln, so daß im ganzen jedes Spiraculum meist 6—8 oder mehr (*Simulia pecuarum*) fächerartig angeordnete Röhren besitzt. Diese als Tracheenkiemen zu bezeichnen, geht nicht an, weil sie keine Tracheen enthalten. Vogler (1887) konstatierte schon, daß weder Tracheen noch Blut in diesen auffallenden Anhängen zu finden seien und es sich somit um von Tracheen- und Blutkiemen verschiedene Bildungen handle. Wir nennen sie mit Vogler Röhrenkiemen. Histologisch bestehen sie aus einer eigentümlich gebauten, lufthaltigen, äußeren Chitinschicht und einem inneren, ursprünglich ziemlich hohen Epithel (Taylor 1902).

Eigentümlich ist das Verhalten der Ptychopteriden-Puppen

insofern, als hier zwei sehr ungleich lange Röhrenkiemen entwickelt sind (Fig. 254). Das kürzere Horn entbehrt der Knospen, das lange, den ganzen Körper an Länge übertreffende trägt an seinem freien Ende eine Rosette von ungestielten Knospen, die sich auch sonst über die ganze Wand des respiratorischen Fortsatzes in spiraliger Anordnung verteilen (Miall. Grobber). Nach Grobber (1876) sind die Tüpfel offen, nach Miall (1895) durch eine zarte Membran verschlossen.

Bei den Culiciden und Chironomiden, deren Puppen oft gute Schwimmer sind, herrscht die größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der prothorakalen respiratorischen Anhänge. *Ceratopogon bipunctatus* L. (Fig. 255) hat zwei am Ende stark erweiterte, senkrecht vom Körper abstehende Atemhörner, in deren Innerem die Hornfilzkammer und an deren einer Seite im Bereiche der Enderweiterung das Tüpfelstigma liegt. Die Tüpfel stehen je am Ende einer ziemlich langen Knospe. Übrigens enthalten diese Fortsätze niemals lebende Zellen, weil sich das Epiderm zur Ausbildung der Imaginalhaut bis zur Basis des Anhanges zurückzieht.

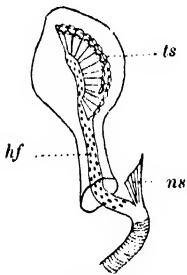


Fig. 255.

Prothorakalstigma der Puppe von *Ceratopogon bipunctatus* L. Vergr. (De Meijere 1901.)

ts Tüpfelstigma. hf Hornfilzkammer. ns Narbenstrang.

— *Chironomus venustus* L., *Ch. aprilius* Meij., *Ch. viridis* Macqu. sind als Puppen mit Federbüscheln ausgestattet, welche von Meinert (1886) als Homologa der Atemhörner aufgefaßt werden. De Meijere bestreitet diese Homologie und beschreibt diese Anhänge als echte Tracheenkiemen; er sagt: „Die Entstehung dieser Respirationsorgane, welche bei der primitiven Gattung *Orthocladus* vermißt werden, hängt vielleicht mit der bedeutenderen Größe zusammen, welche von den Chironomi erreicht wird, womit eine dickere Chitinschicht und demzufolge geringere Hautatmung zusammengeht; sind doch bei den größten Arten, wie *Ch. plumosus* L. die Büschelzweige am zahlreichsten.“

Die länglich ovalen, an der Spitze stark verlängerten Atemhörner der *Corethra*-Puppe sind nach Palmén (1897) geschlossen, nach Weismann. Miall und Meinert dagegen offen. De Meijere beschreibt sie als blasenartige Organe mit doppelter

Wand, deren innere Schicht unten in eine unregelmäßig quer gestrichelte Röhre übergeht, welche der Narbenfilzkammer entspricht. Das Tüpfelstigma ist rückgebildet.

Culex und *Anopheles* nehmen eine Sonderstellung ein. Ihre Atemhörner tragen an der Spitze eine weite Öffnung, die in einen das ganze Horn durchsetzenden Kanal führt, dessen Wand mit zahlreichen mehrmals gegabelten Haaren besetzt ist. Die Enden der Gabeln verschiedener Haare hängen miteinander zusammen, und so entsteht ein Apparat, welcher sehr geeignet ist, Luftblasen festzuhalten, wenn die Tiere untertauchen. — Die distale Öffnung kommt durch Einstülpung des Hornes von seinem freien Ende her zustande; die abschließende Membran des entstandenen Kanals liegt demzufolge nicht am distalen, sondern am proximalen Ende des Horns, und die Filzkammer ist rückgebildet.

Weitere interessante Daten über zahlreiche Dipterenpuppen, die hier nicht alle Platz finden können, bringt de Meijere (1901-02), auf dessen Abhandlung besonders verwiesen sei. — Alle diese prothorakalen Respirationsorgane sind provisorische Puppenorgane, welche der Larve und Imago fehlen; doch handelt es sich nicht um Bildungen ganz heterogener

Art, da die „Atemhörner“ nur eine bedürfnismäßige umgestaltung der larvalen Prothorakalspiracula darstellen. In ihnen umgebildete Flügel oder atavistisch wieder aufgetauchte Homologa der hypothetischen prothorakalen Flugorgane zu sehen, ist eine Auffassung, welche wohl jetzt ziemlich allgemein und mit Recht abgelehnt werden dürfte.

Trichoptera. Während die Imagines der Trichopteren ein offenes Tracheensystem besitzen, ist dieses bei den im Wasser lebenden Larven und Puppen geschlossen, und es treten provisorische Atmungsorgane in Gestalt von Tracheenkiemen oder Blutkiemen auf.

Wo die Spiracula geschlossen (funktionsunfähig) sind, ist die Hautcuticula so dünn, daß eine Hautatmung möglich wird (allgemeine Hautatmung); diese existiert wohl bei allen Larven in der ersten Jugend, vielfach aber auch während des ganzen Larvenlebens und auch noch bei der Puppe (Sericostomatiden, Brachycentrinae, *Micrasema* pr. p., *Beraca*, Philopotaminae, Ecnominae, Glossosomatidae, *Rhyacophila tristis* Pict., alle Hydroptilidae, einige Polycentropinae, deren Puppen Kiemen haben).

Mit dem Übergang der Larven zum Wasserleben ging der (sekundäre) Verschluß der Spiracula durch Kollabieren der Wände ihres Tracheenganges Hand in Hand. Das Spiraculum selbst verliert jedoch seine Öffnung nicht, durch welche bei jeder Häutung die Tracheenintima entfernt wird. Mit dem Verschluß des Tracheensystems werden die Tracheen nicht funktionslos, wie Palmén annahm, sondern „sie schaffen sich ein Äquivalent für den verlorengegangenen Stigmenang in der Weise, daß sie ein reiches Netz von Tracheenverästelungen an den Körperwänden ausbreiten. So entsteht die „allgemeine Hautatmung“ des geschlossenen Tracheensystems“. Die Bezeichnung „allgemein“ trifft natürlich nicht im strengsten Wortsinne zu, denn die stärker chitinisierten Partien der Haut scheiden von vornherein als respirierende Flächen aus. Die Hauttracheen pflegen sich nach den lateralen und ventralen Körperwänden hin zu lokalisieren (Lübben 1907).

Eine Übergangsstufe zur lokalisierten Hautatmung sieht Lübben in den Hautsäckchen von *Ithytrichia lamellaris* Eat. und den Subcoxalsäckchen verschiedener Polycentropinen; letztere sind dünnwandige

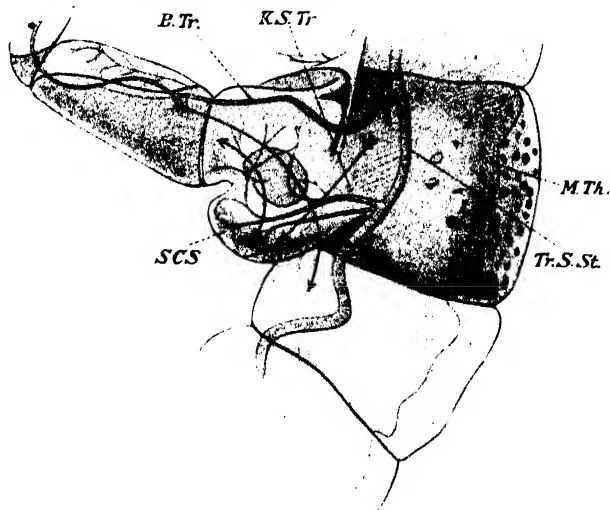


Fig. 256.

Plectrocnemia conspersa Curt, Larve: Metathorax mit Bein, dieses mit Subcoxalsäckchen. Vergr. 20:1.

(Lübben 1907.)

Die Pfeile bezeichnen die Richtung des Blutstromes. — *B.Tr.* Beintrachee. *KSTr* Kiemensacktrachee. *MTh* Metathorax. *Tr.S.St* Tracheenseitenstamm. *SCS* Subcoxalsäckchen.

sackartige Ausstülpungen jeder Subcoxa (Fig. 256) der beiden hinteren Beinpaare, welche stark verzweigte Tracheen enthalten. Sie kommen wohl in erster Linie für die Sauerstoffversorgung der Beine in Frage, deren feste Chitincuticula eine Hautatmung unmöglich macht oder doch sehr einschränkt; dabei fällt dem Blute eine wichtige Rolle als Vehikel der Atemgase zu (s. die Pfeile in Fig. 256).

Zu einer lokalisierten Hautatmung, d. h. zur Ausbildung respiratorischer Hautanhänge kommt es bei den erwachsenen Larven (und Puppen) von Phryganeiden, Limnophiliden, den meisten Sericostomatiden und Leptoceriden, einigen Hydropsychinae sowie bei Larven, deren Puppen allgemeine Hautatmung und Puppen, deren Larven allgemeine Hautatmung haben. Alle diese Anhänge sind Tracheenkiemen. — Endlich kann die lokalisierte Atmung bei vielen gehäuselosen Larven auf der Ausbildung von Blutkiemen beruhen,

welche tracheenlose Enddarmausstülpungen (Rectalkiemen) mit großzelligem, drüsenartigem Epithel darstellen, deren Lumen vom Blut durchflossen wird (Lübbers 1907).

Die Tracheenkiemen der Larven stehen gewöhnlich am Abdomen (Fig. 257), können aber auch an den beiden letzten Thorakalsegmenten (*Hydropsyche*, *Rhyacophila*) entwickelt sein. Sie erscheinen in der Regelfadenförmig, nur bei *Ithytrichia*

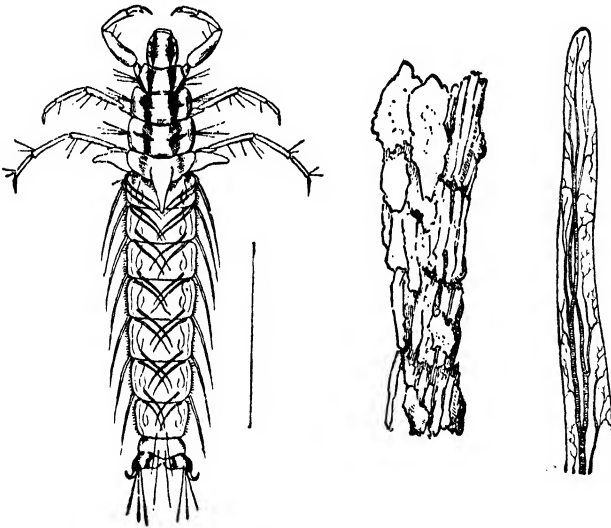


Fig. 257 u. 258.

Phryganea varia Fabr., links Larve, in der Mitte ihr Gehäuse, rechts isolierte stärker vergr. Tracheenkieme. (Nach Miall aus Henneguy 1904.)

breit lappenartig. Die Kiemenfäden stehen entweder einzeln oder bilden, an ihrer Basis miteinander verwachsen, Büschel. Zumeist sind sie in sechs Reihen angeordnet, nämlich jederseits in einer Rücken-, Seiten- und Bauchreihe; dem ersten und letzten Abdominalsegment fehlen sie. Bei *Rhyacophila* aber stehen die verzweigten zweiflügeligen Kiemen nur an der Seite, bei *Hydropsyche*, bei der sie strauchartig verästelt sind, nur an der Bauchfläche (Ulmer 1909).

Die Tracheenkiemen können auch als Analkiemen auftreten. Aus dem After der Larve von *Glossosoma Boltoni* (Curt.), einer Rhyacophilide, ragen 6 kurze fingerförmige zurückziehbare Fortsätze hervor, in deren jeden 1—2 reich verästelte Tracheenstämme eintreten, wodurch sie sich als echte Tracheenkiemen erweisen. Jeder Schlauch setzt sich aus großen Zellen mit feinkörnigem Plasma zusammen, in deren Kernen das Chromatin eine einseitige Ansammlung zeigt (Thienemann 1904).

Bei den Hydropsychiden finden sich 4 (*Hydropsyche*, *Philopotamus*) oder 5 (*Tinodes*) Blutkiemen in Gestalt tracheenloser Analschläuche. Eine Blutbewegung konnte wegen der Undurchsichtigkeit ihrer Wandungen in ihnen nicht konstatiert werden (Thienemann 1904). Bei *Plectrocnemia* fand Lübben (1907) fünf einfache Analschläuche, und diese Form der Blutkiemen soll auch bei anderen Trichopterenlarven (Beraeinae, *Ithytrichia lamellaris* Eat.) vorkommen. — Als modifizierte Blutkiemen bezeichnet Lübben solche Anhänge, in welche erst sekundär Tracheenverzweigungen eintreten; sie liegen im Enddarm und sind retraktil (Hydropsychiden und Rhyacophiliden).

Interessant ist die Tatsache, daß die nicht mit Analschläuchen ausgestatteten Larven einen umfangreichen, mit großen drüsigen Falten ausgekleideten Enddarm besitzen, welche weniger ausgeprägt sind, wenn Rectalkiemen auftreten. Möglicherweise ist hier eine Darmatmung entwickelt, wie bei anderen Wasserlarven.

Müller (1888) berichtet von einer *Macronema*-Larve, welche für die Erneuerung des umgebenden Wassers nicht durch Bewegungen des Abdomens, sondern der Kiemen selbst sorgt. Die an den ersten 7 Abdominalsegmenten befestigten Kiemen sind in selten unterbrochener, rascher Bewegung, welche das Wasser im Gehäuse von vorn nach hinten treibt. Außer den Kiemen sind vier schlanke fingerförmige Analschläuche (Blutkiemen) entwickelt, die in der Regel zurückgezogen liegen; sie sind aber stets ausgestülpt, wenn die Bewegung der Kiemen ruht. Müller beobachtete an einer Larve mit verschmutzten und funktionsunfähigen Kiemen, daß die Afterschläuche permanent ausgestreckt und in Bewegung blieben; sie können also wohl stellvertretend für die Kiemen die Atmung zeitweise allein übernehmen. Auch bei der jungen noch kiemenlosen Larve scheinen die Analkiemen niemals eingezogen zu werden.

Atmung der Puppen. „Bei den Puppen finden sich die Tracheenkiemen entweder als eine direkte Übernahme aus dem Larvenleben, oder als eine Neuerwerbung, wie z. B. bei den Polycentropinae, deren Larven kiemenlos sind“ (Lübben).

Die Puppen der Trichopteren führen zur Unterstützung der Atmung Bewegungen des Abdomens in dorsoventraler Richtung aus, welche den Wasserwechsel im Gehäuse bewirken. Terrestrische Formen (*Eneucyba pusilla* Burm.) liegen dagegen völlig regungslos in ihrem Gehäuse. Die Aufnahme des Sauerstoffs vermittelt entweder die Körperhaut, oder es sind Tracheenkiemen entwickelt (Phryganeidae, Limnophilidae, Sericostomatidae, Leptoceridae). Diese sind kleine dünne Schläuche, welche einzeln oder in Büscheln an den Abdominalsegmenten stehen. Ihre Anzahl wechselt selbst bei Individuen derselben Art, und bei manchen Spezies tritt eine Rudimentation bis zum vollständigen Verschwinden ein (*Beraea maurus* Curt.), welche hier mit dem Aufenthalt in sehr sauerstoffreichem Wasser (überrieselte Felsen) zusammenhängt, bei anderen Formen indessen noch unerklärt ist. Besonders interessant ist die Tatsache, daß die Puppen der Polycentropinae fadenförmige, zu zweien vereinigte Kiemen besitzen, während ihre Larven kiemenlos sind (Thienemann 1905).

Lübben (1907) glaubt, daß bei denjenigen Puppen, welchen die Tracheenkiemen fehlen (*Rhyacophila*), der Atmungsprozeß vornehmlich auf Rechnung der äußerst zarthäutigen Puppenflügel zu setzen sei.

Wie bei dem letzten präimaginalen Stadium (Nymphe) der Odonaten ist auch bei gewissen Trichopterenpuppen ein in anderen Fällen nur „rudimentäres“ prothorakales Spiraculum vorhanden, welches bei *Rhyacophila septentrionis* McLach. u. a. noch ganz den Charakter eines gebrauchsfähigen Organes hat, ohne doch eine respiratorische Bedeutung zu besitzen.

Lepidoptera. Die Larve von *Acentropus niveus* Ol. lebt im Wasser. Tracheenkiemen fehlen ihr, doch ist das Tracheensystem geschlossen und anfangs mit Flüssigkeit gefüllt. Die Spiracula sind in 9 offenen Paaren vorhanden (Rebel 1899). „Die Tracheen legen sich mit ihren feinsten Verzweigungen nach und nach der Haut in immer größerer Zahl an und werden dadurch befähigt, den Sauerstoff endosmotisch aufzunehmen und Kohlensäure abzuscheiden.“ (Vgl. allgem. Hautatmung der Trichopterenlarven!) Bevor sich die Tracheen an die Haut anlegen, kommt als Träger der Atemgase nur das Blut in Frage, das den Gasaustausch an der ganzen Körperoberfläche vermitteln kann. Wahrscheinlich spielt das Blut diese Rolle auch noch weiter, wenn die Funktion der Hautäste des Tracheensystems schon begonnen hat.

Die Puppe von *Acentropus* atmet durch ein offenes Tracheensystem ebenso wie die männlichen Imagines; das Weibchen dagegen lebt unter Wasser, geht in sauerstoffreichem Wasser schnell zugrunde, bleibt aber in sauerstoffreichem auch unter Abschluß von der Oberfläche am Leben, benötigt also der Atmung durch offene Tracheen aus der Atmosphäre nicht. Nigmann (1908) hält eine Hautatmung für den einzig möglichen Respirationsmodus, welche nur an der Bauchseite des Tieres stattfinden könne. Dann würde auch hier, wie bei der Larve, dem Blute die Rolle des Gasträgers zufallen, und damit müssen sich die Anforderungen an die Zirkulation steigern. Nigmann fand nun „an der Ventralkommissur im Abdomen dicht bei der Mittellinie zwei kurze Tracheenstämme nach vorn sich abzweigen“, welche rhythmisch und parallel nach rechts und links schwingen. Die Schwingungen sind zwar nicht regelmäßig, währen aber oft minutenlang in schneller Folge (89 Ausschläge nach jeder Seite in einer Minute). Man darf wohl annehmen, daß diese Schwingungen das Blut zu bewegen und in bessere Berührung mit der respirierenden Hautfläche zu bringen bestimmt seien (Nigmann).

Die Raupe von *Nymphula nympheata* L. atmet in der Jugend durch die Haut, in späterem Alter durch die Spiracula, welche das Atemgas der den Körper umgebenden Luftschicht entnehmen, die allem Anscheine nach von Wasserpflanzen geliefert wird. Ähnlich verhält sich die Raupe von *Cataclysta lemnata* L. Die Larve von *Nymphula* (*Paraponyx*) *stratiotata* L. atmet dagegen durch zahlreiche fadenförmige Tracheenkiemen, welche nur am Kopfe und Prothorax fehlen, am übrigen Körper aber jederseits in drei Längsreihen angeordnet stehen: eine „suprastigmale“ Reihe befindet sich jederseits der dorsalen Medianlinie; eine „infrastigmale“ ventralwärts und in geringer Entfernung von der Stigmenreihe; eine pedale endlich verläuft dicht über der Basis der Beine. Jede Kieme besteht aus einer Anzahl fadenförmiger Anhänge, welche von einem gemeinsamen Stamme entspringen. In der supra- und infrastigmalen Reihe des 2.—11. Segments stehen an jedem Segmente zwei Kiemen derart hintereinander, daß die vordere dem vorderen, die hintere dem hinteren Rande des Segmentes genähert ist. In der

pedalen Reihe trägt jedes Segment nur eine annähernd mittelständige Tracheenkieme (Fig. 259). Das Tracheensystem ist bei dem Mangel offener Spiracula vollständig geschlossen (Rebel 1899).

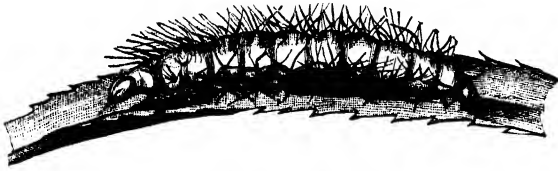


Fig. 259.

Raupe von *Nymphula stratiotata* L. (Vosseler bei Lampert 1910.)

Auch die Raupe von *Pyropalis* Gn. atmet nach Müller durch Tracheenkiemen, welche jedoch biserial angeordnet sind. Die oberen Kiemen stehen an der Seitenkante des Körpers, die unteren am Rande der Sternalplatten.

Die Raupe von *Palustra* (Arctiidae) lebt zwar unter Wasser, atmet aber Luft,

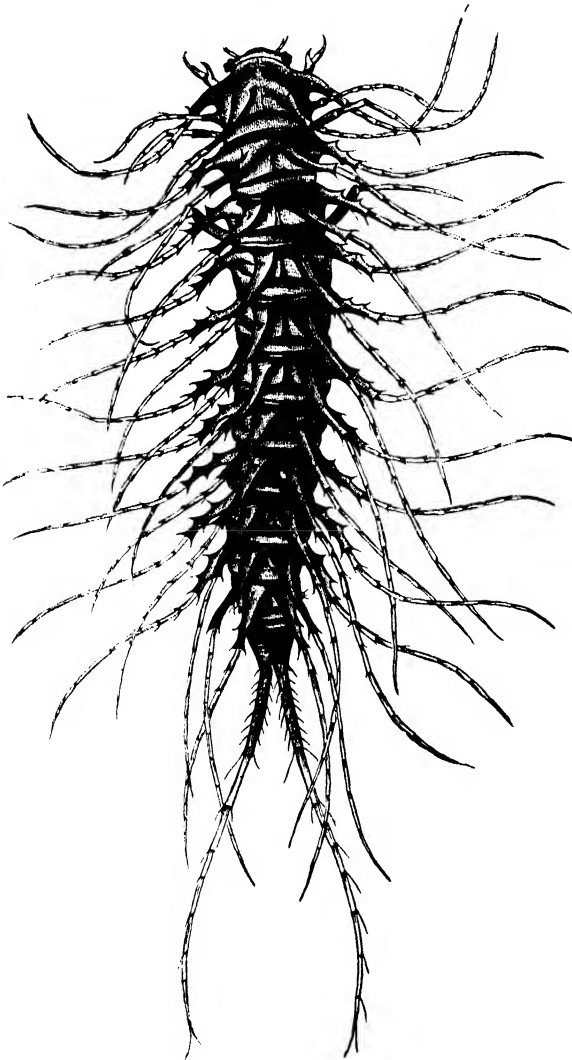


Fig. 261.

Larve von *Cnemidotus caesus* Duft. Vergr. 15:1.
(Nach Schiödte aus Lampert 1910.)

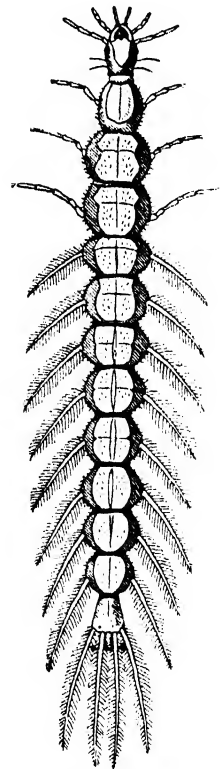


Fig. 260.

Larve von *Gyrrinus marinus* Gyll. Vergr.
(Nach Schiödte aus Henneguy.)

welche sie von Zeit zu Zeit an der Oberfläche aufnimmt, indem sie das Hinterleibsende aus dem Wasser streckt. Die Atemluft wird von dem reich entwickelten Haarkleid festgehalten, wofür die Form der Haare besonders günstig ist, welche kolbig verdickt, gefiedert und bedornt sein können.

Coleoptera. Die Spiracula der *Dytiscus*-Larve sind mit Ausnahme des letzten Paares geschlossen und funktionslos. Das letzte Paar ist an das hintere Körperende verlagert und liegt hier zwischen zwei blattartigen Anhängen, mit deren Hilfe sich die Larve an der Wasseroberfläche hält. Sie werden vom Wasser nicht benetzt und schließen, wenn das Tier taucht, zusammenklappend eine Luftblase ein, welche das Eindringen von Wasser in die Spiracula hindert. Bringt man an das Hinterende einer lebhaft atmenden Larve einen Tropfen Wasser,

so werden die Respirationsbewegungen so plötzlich zum Stillstand gebracht, daß nicht die geringste Wassermenge in die Tracheen gelangen kann (Portier 1909).

Geschlossen ist das Tracheensystem bei der *Gyrinus*-, *Pelobius*-, *Cnemidotus*- und der jungen *Elmis*-Larve. Diese sind somit sämtlich auf die Wasseratmung angewiesen. Die *Gyrinus*-Larven verfügen über 10 Tracheenkiemenpaare (Fig. 260). Die Anhänge, welche die *Pelobius*-Larve an den Hüften und an den 3 Thoraxsegmenten trägt sind büschelförmige tracheenlose Blutkiemen (Schiödte). Die Tracheenkiemen der *Cnemidotus*-Larve geben als paarige lange gegliederte Anhänge der Dorsalseite des Thorax und Abdomens dem Tier ein

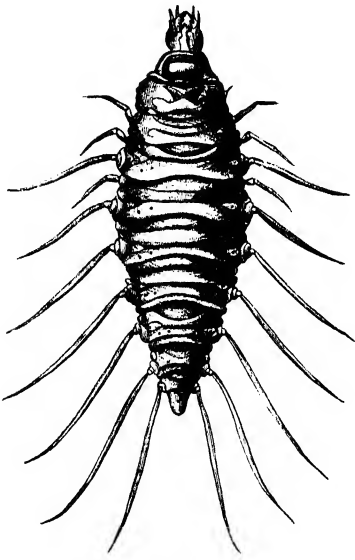


Fig. 262.

Larve von *Berosus spinosus* Stev. Vergr. 6:1. (Nach Schiödte aus Lampert 1910.)

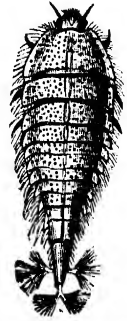


Fig. 263.

Larve von *Elmis*. Vergr. 16:1. (Vosseler bei Lampert 1910.)

auffallendes und abenteuerliches Aussehen (Fig. 261).

Zur Luft- und Wasserrespiration sind die Larven der Cyphoniden (*Cyphon*, *Hydrocyphon*, *Helodes*) befähigt. Das einzige offene Stigmenpaar gehört dem vorletzten Abdominalsegment an und dient gewöhnlich zur Zuführung der Luft in die beiden stark erweiterten Längstracheenstämme. Außerdem trägt das Ende des Abdomens noch Tracheenkiemen, deren sich das Tier bei längerem Aufenthalt unter Wasser bedient.

Während bei der jungen *Elmis*- (Fig. 263), *Potamophilus*- und *Macronychus*-Larve das Tracheensystem noch geschlossen ist, treten später die dorsal gelegenen Stigmenpaare auf. Die außerdem entwickelten Tracheenkiemen liegen nach Dufour bei *Potamophilus* am letzten Abdominalsegment jederseits als drei Büschel fadenförmiger Anhänge. Die Äste der abdominalen Tracheen weisen zahlreiche blasige

Erweiterungen auf, deren Wand die Spiralfalte nicht verliert. Hier ist die Kiemenatmung der gewöhnliche Respirationsmodus, an dessen Stelle nur dann Stigmenatmung tritt, wenn die Larve bei niedrigem Wasserstande nicht mehr untergetaucht ist.

Die Larve von *Psephenus* (Elmiden) hat ein mesothorakales und ein dem vorletzten Segmente angehöriges Stigmenpaar, dagegen Kiemen am 2.—6. Abdominalsegment.

Von den Hydrophiliden-Larven besitzen die *Berosus*- (Fig. 262) und *Hydrous*-Arten laterale Kiemen, außerdem aber die gewöhnlichen beiden

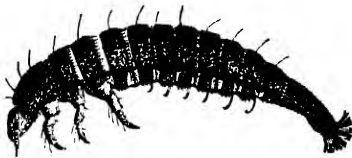


Fig. 264.

Larve von *Limnius troglodytes*
Gyll. (Wesenberg-Lund
1908.)

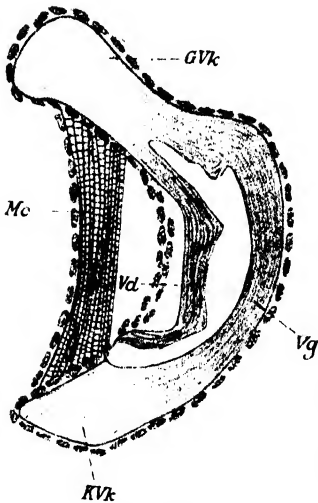


Fig. 266.

Schnitt senkrecht zur Achse der Trachee durch den Verschlussapparat eines Larvenspiraculums von *Macrolea*. Vergr. 350:1. (Deibel 1910.)

GVK großer Verschlusskegel. Vg Verschlussbügel. KVk kleiner Verschlusskegel. Vd Verschlussband. Mc Musculus constrictor.

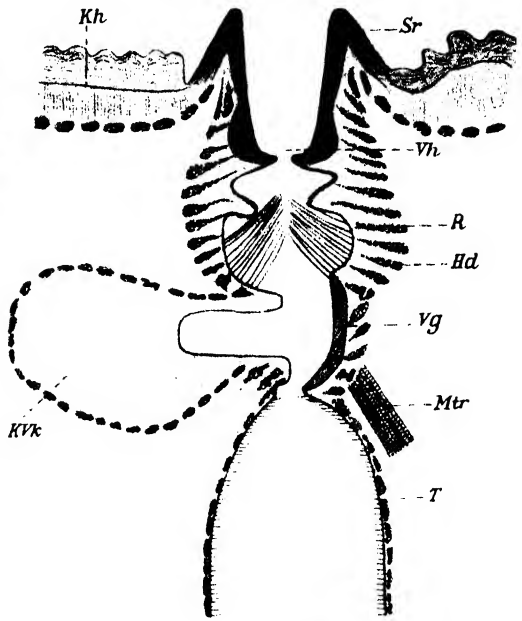


Fig. 265.

Längsschnitt durch das Spiraculum einer erwachsenen Larve von *Donacia aquatica* K. Vergr. 350:1. (Deibel 1910.)

Kh Körperhaut. sr Stigmenring. Vh Vorhof. R Rousenapparat. Hd Epiderm. Vg Verschlussbügel. Mtr Musculus transversus. T Tracheenstamm. KVk großer Verschlusskegel.

Endspiracula des Abdomens zur Aufnahme von Atemluft aus der Atmosphäre. — Eine für die Beurteilung der Larven bemerkenswerte Tatsache liegt darin, daß die erwachsene *Hydrophilus*-Larve nur ein Stigmenpaar am Ende des Abdomens besitzt, während der Embryo 7 Paare abdominalen Stigmenanlagen auf-

weist, von welchen 6 eine Rückbildung erfahren. Darin liegt eine deutliche sekundäre Abweichung der Larve von dem primären Verhalten, welche nicht zugleich auch die Imago betrifft. — Die beiden großen Tracheenlängsstämme der *Hydrophilus*-Larven münden in ein gemeinsames Atrium aus, welches mit unbenetzbarem Chitin ausgekleidet ist (Sicherheitskammer oder prästigmatische Kammer Portier's).

Die Larve von *Limnius troglodytes* Gyll. (Parnidae) besitzt an der Ventralseite des letzten Segmentes einen Kranz längerer weißer Fäden (Fig. 264), welche bald pinselförmig vereinigt, bald kranzförmig ausgebreitet sind und zurückgezogen werden können. Außer diesen Blutkiemen sind Spiracula vorhanden, die jedoch bei der fast beständig untergetauchten Lebensweise des Tieres nur ganz ausnahmsweise in Tätigkeit treten könnten. Leider macht Wesenberg-Lund (1908) keine näheren Angaben über die Respirationsorgane.

Eine genauere Untersuchung der Atmung von *Donacia* in den verschiedenen Stadien verdanken wir Deibel (1910). Bei der jungen Larve sind die Stigmengänge kollabiert. Reusen- und Verschlußapparat entstehen erst später, und erst im letzten Larvenstadium haben die Spiracula (ausschließlich des 2. thorakalen) ihre definitive funktionsfähige Gestalt erreicht (Fig. 265), ohne jedoch in Tätigkeit zu treten; denn die Larve lebt im Schlamm. Von einer Beschreibung der Spiracula und des Verschlußapparates (Fig. 266) kann mit dem Hinweis auf

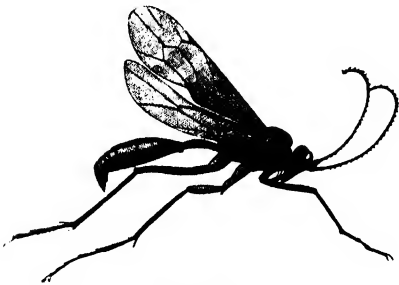


Fig. 267.
Agriotypus armatus Walker. Vergr.
6 : 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)



Fig. 267 a.
Gehäuse einer von *Agriotypus* befallenen Silo-Larve mit riemenförmigem Fortsatz. Vergr. $1\frac{1}{2}$: 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)



Fig. 267 b.
Mündung mit Deckel des Silo-Gehäuses nach dem Ausschlüpfen des *Agriotypus*. Vergr. $2\frac{1}{2}$: 1. (Vosseler bei Lampert 1910.)

die Figuren abgesehen werden. Die dorsal am 8. Abdominalsegment gelegenen Spiracula des letzten Paares, die „Häkchenstigmata“, zeigen einen komplizierten Bau, der hier nicht eingehend beschrieben werden kann (siehe Deibel 1910). Die Häkchen werden in sehr eigenartiger Weise zur Atmung verwendet. Schon v. Siebold (1859) fand, und seine Angabe wurde von Dewitz (1888) und Deibel (1910) bestätigt, daß das hintere Körperende in ein von der Larve in eine Pflanze gefressenes Loch gesteckt werde; indem die Häkchen in die Wurzel eindringen, werden die beiden hinteren Spiracula fest in die ausgenagte Grube der Wurzel eingedrückt, wobei eine Luftaufnahme aus den Interzellularräumen des Pflanzengewebes stattfindet. Nach Deibel tritt die Luft zunächst in die Hohlräume des Häkchens ein und dann zur Stigmenplatte. — Die Puppe atmet unter Wasser ebenfalls, indem sie die Lufträume des Wurzelgewebes der Nährpflanze benutzt.

Hymenoptera. Auch unter den Hymenopteren gibt es wasserbewohnende (parasitäre) Larven und Imagines (Ichneumoniden), welche sich zwar an das Wasserleben angepaßt, aber keine besonderen Respirationsorgane zur Ausbildung gebracht haben (*Prestwichia aquatica* Lubbock, deren Larven in den Eiern von *Ranatra*, *Notonecta*, *Dytiscus*,

Pelobius parasitieren; *Agriotypus armatus* Wlk., dessen Wirte Trichopterenlarven sind; *Anargus subfuscus* Först. in den Eiern von *Calopteryx virgo* L.; *Gyrocampa stagnalis* Heymons, dessen Weibchen und Wirt noch unbekannt zu sein scheinen).

Heymons (1908) berichtet, daß die jungen *Anargus* und *Prestwichia* schon luftgefüllte Tracheen besitzen, wenn sie ausschlüpfen und ins Wasser gelangen. Die Spiracula sind offen. Ganin's Ansicht, daß die Flügel unter Wasser als Kiemen gebraucht werden, weist Heymons zurück und glaubt vielmehr, daß eine Hautatmung möglich sei. In den Antennen und Beinen verlaufen die Tracheen dicht unter der dünnen Hautcuticula, und hier könnte der Gasaustausch stattfinden. Diese Hautatmung vermag aber auf längere Zeit dem Atembedürfnis nicht gerecht zu werden.

Die Larven von *Agriotypus armatus* Wlk. (Fig. 267) stellen einen langen riemenartigen Fortsatz her, welcher aus dem Gehäuse der Wirtslarve zwischen dessen Mündung und dem Verschlußsteinchen frei hervorragt und von einem lederartigen Deckel ausgeht, welcher die Mündung des Wirtsgehäuses hinter dem Steinchen verschließt. Müller (1889) sagt: „Es wäre denkbar, daß der Fortsatz die Atmung vermittelte. Der Fortsatz schließt Lufträume ein. — Man müßte annehmen, daß einmal ein Gaswechsel zwischen der Luft des Fortsatzes und der im Kokon, sowie zwischen Fortsatz und umgebendem Medium (Wasser) stattfindet. Es würde alsdann das Bändchen etwa wirken wie eine Tracheonkieme.“ — Während des 6 Monate langen Verharrens der Schlupfwespe (als Larve, Puppe und Imago) in dem Phryganeidengehäuse sei (nach Müller) ein anderer Weg des Gaswechsels absolut ausgeschlossen.

3. Respiration der Parasiten.

Die Parasiten sind für die Atmung, sofern sie nicht in direkter Berührung mit der Atmosphäre bleiben, auf die Tracheen und das Blut ihres Wirtstieres angewiesen oder (Parasiten des Darms) müssen die mit der Nahrung vom Wirt verschluckte Luft benutzen. — Im folgenden sollen einige Anpassungen der Schmarotzer an ihre Lebensweise mit Rücksicht auf die Respiration beschrieben werden.

Diptera. Bevor wir die Modifikationen des Tracheensystems der Gastriden beschreiben, wird es nötig sein, zunächst die Respirationsorgane der Musciden in Kürze kennen zu lernen. Bei der jungen Larve durchziehen den Körper in der Längsrichtung zwei Tracheenstämme, welche unter allmählicher Verjüngung nach beiden Seiten hin Tracheen abgeben. In jedem Segment verläuft ein Ast nach außen und einer nach innen; ferner ziehen mehrere größere Zweige zum Darm. Am Hinterende des zweiten Segmentes lösen sich die Längsstämme in ein Büschel feiner Äste auf, und im dritten Segmente verbinden sich beide durch eine Querkommissur, ebenso im 11. Segment. Dorsal am 12. Segment liegen die beiden Spiracula, welche jetzt noch aus einem nierenförmigen Chitinring bestehen, der z. T. von einer rundlichen dreieckigen Hautfalte umgeben ist. Nach der ersten Häutung gewinnt jedoch das Spiraculum eine ganz andere Gestalt: es treten in dem hellen ovalen Hofe zwei getrennte längliche Chitininge auf, deren jeder eine Stigmenspalte einschließt, und nach der zweiten Häutung bilden sich 3 solche „Peritremata“ mit ebensovielen

Spalten (Fig. 268). Jedes Peritrema besteht aus zwei ineinander umbiegenden Schenkeln, welche einen nur schmalen Spalt zwischen sich fassen, der noch durch Querfortsätze teilweise verdeckt wird. Nach innen vom Peritrema liegt eine feine strukturlose Membran mit einem mittleren Längsspalt, dem Eingang in den Tracheenstamm.

Das letzte (11.) Segment der Gastridenlarven, deren Respirationsorgane durch die parasitäre Lebensweise modifiziert erscheinen, stülpt sich nach innen zu einer ringförmigen wulstigen Falte ein, der äußeren Stigmenfalte (Fig. 269), welche im Inneren nochmals eine kleinere und schmalere Falte (innere Stigmenfalte) abgibt und schließlich in den Rand der Stigmenplatte übergeht, nachdem sie noch dicht vor der Platte eine sehr kleine Falte nach dem Körper zu gebildet hat,

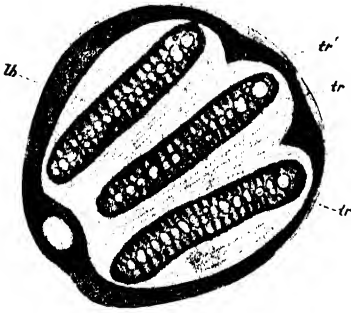


Fig. 268.

Eins der beiden hinteren Spiracula der Muscidenlarve (*Musca vomitoria* L.) nach der zweiten Häutung. Vergr. 160 : 1. (Weismann 1864.)

tr äußerer Chitinring, die 3 länglichen Peritremata (*tr*) einschließend. Durch die Maschenwerke des Gitterwerkes feiner Chitinstäbe erkennt man die Längsspalte zwischen den dicht aneinander schließenden „Labien“ (*lb*).

die sich in Form einer Rinne um das ganze hintere Stigma zieht: die Ringfurche. Die beiden Stigmenfalten können sich lippenähnlich ganz über der Stigmenplatte schließen, welche im wesentlichen ein kompliziertes System von Stützvorrichtungen und Verschlusseinrichtungen darstellt und oralwärts von einem größeren Hohlraum, der Luftkammer, begrenzt wird. In der Kammer steht hinten dicht hinter der Stigmenplatte ein streifenartiger Ring aus spongiösem Chitin, der, gleich einem Diaphragma parallel zur Stigmenplatte gestellt, diese verdeckt. Mit seiner breiteren Basis setzt er sich an die Wand der Luftkammer an. Dorsal und ventral bildet der Ring je einen medianen größeren Zapfen, deren Enden sich einander nähern und nur einen geringen Zwischenraum zwischen sich lassen. Sie setzen sich in ihrer ganzen Länge an die Stigmenplatte an, welche auf ihnen ruht. Die orale Wand der Luftkammer ist der Ausgangspunkt für alle in den Körper eintretenden Tracheenstämmen. Die beiden normalen Seitenstämmen entspringen

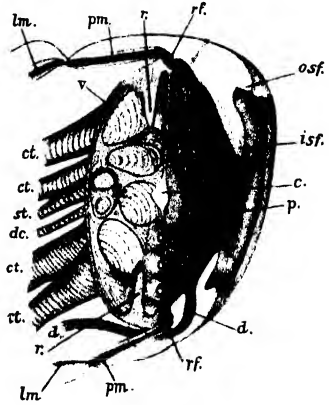


Fig. 269.

Rechte Hälfte des hinteren Körperendes der Larve von *Gastrus equi* Fabr.; man sieht von der Schnittfläche aus in den Körper hinein. Der sagittale Längsschnitt ist etwas rechts von der Medianlinie geführt, so daß die Zapfen des Ringes mit weggeschnitten und die drei Arkaden unten angeschnitten sind. Vergr. (Enderlein 1899.)

osf Äußere Stigmenfalte. *isf* innere Stigmenfalte. *p* Stigmenplatte. *rf* Ringfurche. *r* Ring. *c* Centralhöcker. *d* Darm. *lk* Luftkammer mit den 6 Tracheenöffnungen. *v* Vorderwand der Luftkammer. *st* Seitenstamm. *tr* Tracheenstämme. *ct* konische Tracheenstämme. *pm* Plattenmuskel. *lm* Längsmuskel.

in der Mitte der Wand, dicht darunter (nicht ventral) entspringen zwei Darmtracheenstämme und rings um diese vier Öffnungen liegen noch jederseits vier weite Löcher, deren sich anschließende ebensoviele Tracheenstämme alsbald nach allen Seiten hin eine vielfache Verästelung erfahren und in den Tracheenzellen endigen, welche die Hauptmasse des roten Organs bilden. Der seitliche Hauptstamm jederseits

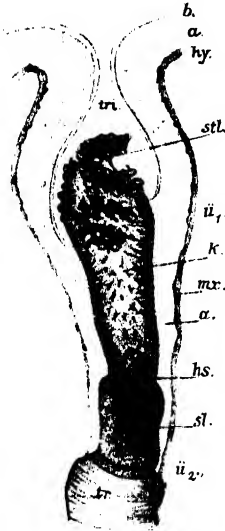


Fig. 270.

Ein vorderer Stigmenapparat von *Gastrus equi* Fabr. (Nat. Größe = 1 mm.) Apparat und Trachee sind körperlich, die umhüllende Epithel- und Chitinschicht im Schnitt gezeichnet. Luftsack von der Seite gesehen, so daß man von den vier hufeisenförmigen Stigmenwülsten nur zwei erkennt. (Enderlein 1899.)

tr Trichter. *k* Kopf. *hs* Hals. *sl* Stiel des Luftsacks. *stl* eines der Stigmenlöcher. *tr* Mündung des Seitentracheenstammes. *ü₁* Übergangsstelle vom Epiderm zur Matrix. *ü₂* Übergangsstelle von der Matrix des Luftsacks zur Matrix des Tracheenstammes. *hy* Epiderm. *a* Faserschicht. *b* äußere Schicht der Cuticula. *mx* Matrix der Tracheonwand.



Fig. 271.

Ansicht eines Teiles des roten Organes einer jungen *Oestrus*-Larve. Vergr. 60:1. (Prenant 1900.)

wird vorn sehr eng und mündet, nachdem er unterwegs zahlreiche Zweige abgegeben hat, in einen chitinösen Luftsack, dessen vorderes Ende die Stigmenöffnungen trägt. Über diesen Stigmenlöchern findet sich eine trichterförmige Einstülpung der Körperhaut (Fig. 270), deren Mündung am Vorderrande des zweiten Segmentes liegt (Enderlein 1899).

In der Leibeshöhle fällt das oben erwähnte sogenannte rote Organ durch seine blutrote Färbung auf. Es setzt sich gewöhnlich aus zwei symmetrischen Teilen zusammen, die, rechts und links gelegen, von je vier starken Tracheenstämmen durchzogen werden. Auch der Fettkörper zerfällt in zwei Partien, welche vorn das rote Organ jeder Seite umgeben, ohne scharf von ihm abgegrenzt zu sein; vielmehr gehen die Tracheenzellen des roten Körpers allmählich in die Fettzellen über. Prenant (1900) vermutet mit allem Vorbehalt in dem roten Farbstoff

Haemoglobin oder eine verwandte Substanz. Das rote Organ besteht aus zahlreichen großen Zellen, in welche die Tracheenendigungen eindringen (Fig. 271). Umgeben ist das ganze Organ von einer äußeren Cuticula und deren Matrix. Darauf folgt eine Muskelschicht und schließlich die Hauptmasse, welche aus den großen Endzellen der Tracheen

(Zellen des roten Organs oder Trachealzellen) und den Tracheen besteht. Die Form der mit bloßem Auge sichtbaren, im Durchmesser 1 mm großen Zellen wechselt. Sie empfangen von ihrem einen Pol die Tracheen, der andere Pol ist frei. Jede Zelle besitzt eine dicke Membran. Der Kern liegt ungefähr zentral (Fig. 272). Die in jede Endzelle eintretenden zahlreichen Tracheenzweige haben am Eintrittspol noch eine schwache Spiralfalte, verlieren diese aber bald, während sich die Intima bis in die feinsten Zweige erhält. Sie umgreifen den Kern derart, daß eine tracheenfreie circumnucleäre Zone entsteht, und in der Peripherie der Zelle finden sich die meisten und feinsten Tracheenzweige. Diese und die größeren Stämme geben in ihrem ganzen

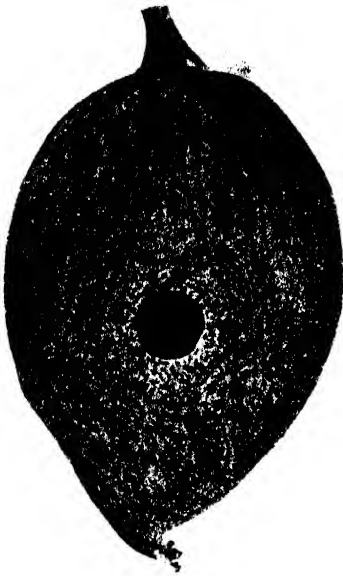


Fig. 272.

Zelle aus dem roten Organ einer 1 cm langen *Oestrus*-Larve mit intrazellulären Tracheenverzweigungen. Vergr. 250 : 1. (Prenant 1900.)

entocytären Verlaufe sehr feine Zweige ab, welche, in verschiedener Weise verlaufend und mit einander in Verbindung tretend, ein Netzwerk bilden. Ein doppelter Contour dieser Zweige ist nicht zu erkennen, und sie sind nichts anderes als Gerüstfäden der Tracheenzelle, welche sich an die Tracheenwände ansetzen. Tracheenenenden fand Prenant nicht; doch scheinen sie nicht netzförmig zu sein, sondern isoliert im Plasma zu liegen (Prenant 1900).

Die Larven der Gastriden sitzen an der Magenwand ihrer Wirte und somit muß ihre Stigmenplatte in der Regel vom Magensaft umspült sein, der jedoch am Eindringen durch die engen Stigmenspalten und die sie überdeckenden Chitinhäutchen der Ränder verhindert wird. „Kommt nun eine Blase von der mit dem pflanzlichen Material der Nahrung des Wirtes jedenfalls reichlich verschluckten Luft oder der sonst im Magen vorhandenen sauerstoffhaltigen Gasmenge an das Stigma, so wird die Magenflüssigkeit schnell infolge ihrer geringen Adhäsion verdrängt. Es kann jetzt ungehindert ein Gasaus-

tausch stattfinden. — In ähnlicher Weise wirken die vorderen beiden Stigmen.“ — Diese kommen jedoch wahrscheinlich zur Aufnahme der Luft kaum in Frage, da die Trichteröffnung meist in der Segmenteinschnürung verborgen ist und in der Regel in der Magenschleimhaut des Wirtes liegen dürfte, in welche die Larve einen ziemlich großen Teil ihres Vorderkörpers eingräbt. Zur Ausatmung aber können sie trotzdem gebraucht werden. „Ihre eigentliche Bedeutung erlangen die Vorderstigmen erst im Puppenstadium, wo sie sich in Form der runden braunen Knöpfchen hervorstülpen; die Innenwand des Trichters gelangt dann nach außen.“ — Enderlein faßt die Anpassungen der Gastridenlarven (im einzelnen muß auf seine interessante Abhandlung verwiesen werden) mit Rücksicht auf die Respiration in folgenden Sätzen zusammen: es kommt erstens zu einer Komplikation des die Luftwege verschließenden Mechanismus; zweitens zu einer Verlängerung

der Stigmenspalten; drittens zu einer Anlage von Luftreservoirs entweder rein räumlicher Art (*Cobboldia*), oder durch ausgedehnte Flächenbildungen des Chitins, an denen eine große Luftmenge verdichtet wird; viertens zu einer Vervollkommnung der Organisation für den durch das Blutmedium zu rezipierenden Sauerstoff.

Die *Hypoderma*-Larven entnehmen ihre Atemluft der Atmosphäre direkt, indem das die beiden Stigmata tragende Ende des Abdomens aus dem Geschwür des Wirtes (Mammalia) hervorgestreckt wird.

Nach Meinert (1889) sind bei der unter der Haut junger Vögel parasitierenden Larve von *Philornis molesta* Meig. die hinteren Spiracula stets in oberflächlicher Lage, die vorderen dagegen rudimentär.

Cholodkowsky (1884) machte eine für das Verständnis der Atmung parasitärer Insektenlarven wichtige Beobachtung an einer *Tachina*-Larve, welche in *Carabus* lebt. Darnach stehen die hinteren Spiracula des Parasiten dicht bei dem Spiraculum des Wirtskäfers mit einem Tracheenstamme in Verbindung; das Hinterende der Larve wird von einem chitinösen „Calyx“ umfaßt. Der Parasit entnimmt also die Atemluft dem Tracheenstamme des Wirtes. Wahrscheinlich legt die Fliege ihr Ei an oder in das Spiraculum des Käfers, die junge Larve durchbohrt die Tracheenwand und streckt ihren Körper in die Leibeshöhle hinein, bleibt aber hinten mit dem Tracheenstamm in Verbindung und wird hier von chitinösen pathologischen Bildungen der Tracheenmatrix umgeben. — Ein ähnliches Verhalten konstatierte schon Kunckel d'Herculais (1879) bei einer Fliegenlarve aus *Pentatoma*.

Zur Ausbildung einer Rectalblase kommt es nach Pantel (1901) auch bei *Tachina*-Larven (vgl. Hymenoptera, S. 370) und verwandten Gattungen. Sie kann aus- und eingestülpt werden und zeigt im ausgestülpten Zustande einen vierlappigen Bau. Ihre Ausbildung steht in umgekehrtem Verhältnis zu der des Tracheensystems. Pantel schreibt ihr die Funktion einer Blutkieme zu.

Bei der Larve einer Acanthomeride (Diptera), *Acanthomera teretrum* Fiebrig, welche in ausgemeißelten Gängen harter Hölzer Paraguays lebt, fand Fiebrig (1906) eigentümliche Verhältnisse: „Das amphipneustische Tracheensystem mündet mit dem hinteren Stigmenpaare in eine vom Körperende gebildete, muldenartige Kammer, die mittels einer kieferförmigen Klappe verschließbar ist.“ An der Unterseite der Klappe finden sich die sogenannten „fingerförmigen Körper“ (Fig. 273), welche jederseits aus elf fächerförmig ausgebreiteten, fingerförmigen Anhängen bestehen. Diese sind außerordentlich reich mit Tracheen versorgt und machen ganz den Eindruck von Tracheenkiemen (Fig. 274). Da die Larve von einer aus dem Baum in den Bohrgang tretenden Flüssigkeit umgeben zu sein pflegt, kann man wohl mit Fiebrig annehmen, daß die Spiracula zeitweise geschlossen bleiben und dann die Atmung durch die fingerförmigen Organe erfolgt.

Siphonaptera. Bei den parasitären Weibchen von *Sarcopsylla penetrans* L. stehen die Endzweige der Tracheen ebenfalls in Verbindung mit besonderen ovalen oder runden Zellen, welche schon Landois bei *Pulex canis* Curt. als Respirationszellen beschrieben hat. Sie sind von einer dicken bindegewebigen Kapsel bedeckt; die Tracheen dringen in den Zellkörper ein (vgl. das rote Organ der Gastridenlarven). Auch nach anderer Richtung hin ist das Tracheensystem der *Sarcopsylla* in interessanter Weise umgebildet: die letzten Abdominalsegmente mit ihren

Stigmen stülpen sich nach innen ein und bilden die sog. „Kloake“, in welche sich jederseits vier Tracheenstämme öffnen. Die Tracheen des Kopfes und Thorax erfahren keine Veränderung.

Hymenoptera. Die Larve von *Apanteles* hat im Anschluß an die endoparasitäre Lebensweise (in der Leibeshöhle der Raupe von *Pieris brassicae* L.) sehr merkwürdige Verhältnisse ausgebildet. Der Enddarm (der gegen den Mitteldarm abgeschlossen ist) ist vollständig prolabiert und ragt als prall mit Blut gefüllte sog. Schwanzblase aus dem After heraus (Kulagin 1892). Das Herz ragt in den Blutraum der Schwanzblase hinein und nimmt hier durch ein sehr großes Ostium Blut auf. Funktionell ist die Schwanzblase jedenfalls als Blutkieme anzusehen, welche dem sie umspülenden Blute des Wirtes den Sauerstoff entnimmt (Ratzeburg 1844; Weißenberg 1908). Die Rückbildung der Schwanzblase beginnt, wenn sich die Tracheen mit Luft füllen. In den jüngsten

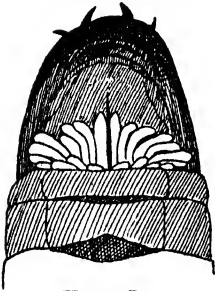


Fig. 273.

Hinterende der Larve von *Acanthomera tere-truncum* Fiebrig. Ventralansicht. Vergr. 3:1. (Fiebrig 1906.)

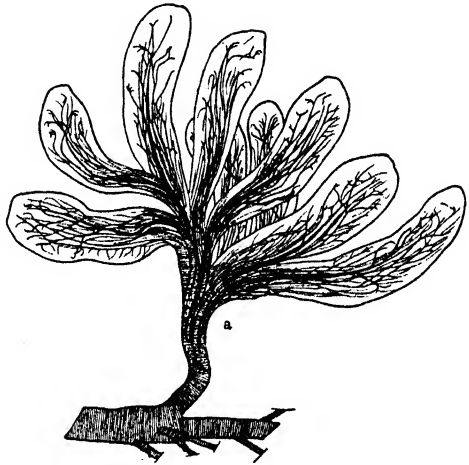


Fig. 274.

Das fingerförmige Organ der Larve von *Acanthomera tere-truncum* Fiebrig. Vergr. 10:1. (Fiebrig 1906.)

a die Stelle des Organs, an welcher dieses aus dem Körper tritt.

Larvenstadien fehlen indessen die Tracheen noch vollständig, entwickeln sich aber allmählich, um zunächst noch luftfrei zu bleiben. Zuletzt erst, nicht lange vor dem Ende des parasitären Lebens, füllen sie sich mit Luft, und noch später, wenn das Tier seinen Wirt verläßt, öffnen sich die Stigmata. Mit dem ersten Auftreten von Luft in ihrem Lumen übernehmen die Tracheen die Atmung, daher die Schwanzblase, die Seurat unzweifelhaft irrtümlich als Bewegungsorgan anspricht, jetzt ohne Nachteil wieder eingezogen werden kann (Weißenberg 1908).

Die endoparasitären Larven der entomophagen Hymenopteren (soweit sie keine Schwanzblase besitzen) atmen nach Seurat (1899) in der Jugend, wenn die Tracheen noch keine Luft enthalten, durch die Haut und entnehmen den Sauerstoff dem Blute des Wirtes. Auch später bleiben die Tracheen noch geschlossen, füllen sich aber mit Luft, und die Atmung wird dadurch unterstützt, daß die innere Fläche der Haut mit einem reichen Netze feiner Tracheen ausgekleidet ist.

4. Intrauterine Atmung der Pupiparen-Larven.

Bei den weiblichen Pupiparen gestaltet sich die Tracheenverteilung etwas anders als bei den Männchen: an der Wand des Uterus verzweigt sich eine enorme Anzahl von Tracheen, welche zwei Gruppen unterscheiden lassen; die Tracheen der einen Gruppe beziehen ihre Luft durch die hinteren Spiracula, die der anderen durch die vorderen abdominalen und die thorakalen Stigmata. Alle konvergieren gegen die Mitte des Abdomens und bedecken den Uterus mit ihren Ramifikationen. Diese reiche Ausstattung mit Tracheen dürfte den Larven die intrauterine Atmung erleichtern. Die Larven atmen durch die hinteren Spiracula die durch die mütterliche Vulva eindringende Luft; doch glaubt Massonat, daß sich auch die seitlichen Stigmata der Larve, die er offen fand, an der Respiration beteiligen. Durch sie scheint ein respiratorischer Austausch zwischen Mutter und Larve stattzufinden (Massonat 1909).

5. Die Atmung.

Die allgemeine Physiologie der Atmung, des sie charakterisierenden Sauerstoffverbrauchs in den lebenden Geweben und der Kohlensäureabgabe (Gasaustausch) darf hier als bekannt vorausgesetzt werden. Wir wenden uns daher gleich speziell der Atmung der Insekten zu.

Die Größe der gesamten Körperoberfläche in ihrem Verhältnis zu der Masse des ganzen Tieres bedingt nicht ausschließlich die Ausbildung besonderer Respirationsorgane an Stelle der Hautatmung, sondern einerseits das Atmungsbedürfnis, das von verschiedenen Faktoren abhängt, und andererseits die Fähigkeit der Haut, diesem zu genügen, nicht mit Rücksicht auf ihre Ausdehnung allein, sondern in Abhängigkeit von der qualitativen Beschaffenheit ihrer Cuticula.

Atembewegungen.

Um die Ventilation der Tracheen zu bewirken, sehen wir die Insekten bestimmte Bewegungen (gewöhnlich des Abdomens) ausführen. Da den Tracheen eigene Muskeln fehlen, welche eine Erweiterung und Verengerung ihres Lumens im Interesse des Luftaus- und -eintrittes bewirken könnten, müssen die Körpermuskeln diese Funktion übernehmen; und da sich das Tracheensystem äußerst reich in allen Geweben zu entfalten pflegt, muß auch jede Muskelkontraktion indirekt einen Druck wenigstens auf eine Anzahl seiner Zweige ausüben und die in ihnen befindliche Luft bewegen, oder vielleicht auch zerrend wirken und dann die Tracheenwände etwa nach Art einer Ziehharmonika auseinanderziehen, so ihr Lumen vergrößern und durch negativen Druck eine Inspiration herbeiführen. Die durch die speziellen Respirationsmuskeln unter antagonistischer Mitwirkung des Skelettes bewirkte, regelmäßige In- und Expiration wird durch die Verschlüßvorrichtungen an den Stigmen reguliert. Das Vordringen der Atemluft bis in die feinsten Tracheenkapillaren wird jedenfalls durch die Muskeln und die Verschlüßvorrichtungen erzwungen, indem die ersteren durch ihre Kontraktion auf die luftgefüllten Tracheen drücken und die letzteren das Entweichen der Luft nach außen verhindern.

Die Atembewegungen des Abdomens lassen sich bei vielen Insekten leicht beobachten. Die Expirationsbewegung ist aktiv, die Inspirationsbewegung passiv. Die rhythmische Bewegung betrifft die Dorsal- oder Ventralwand des Abdomens, oder dessen Seiten werden abwechselnd

eingezogen und wieder ausgedehnt, wobei die weichen Intersegmentalhäute und die Verbindungshäute zwischen den Bauch- und Rückenplatten des Ektoskelettes die Bewegungen ermöglichen. Im übrigen gestalten sich die Atembewegungen nicht bei allen Insekten (hier ist nur von den Land- und luftatmenden Wasserinsekten die Rede) gleich. Die meisten Coleopteren heben und senken nur die hierzu besonders geeignete Rückenwand des Abdomens, welche, durch die Elytren geschützt, eine weiche Beschaffenheit behalten konnte. Wenn die Luftsäcke gefüllt werden sollen (*Lamellicornia*), werden die Atembewegungen besonders lebhaft (*Melolontha*), und der Kopf, der Prothorax und die Flügel beteiligen sich an ihnen in der vom Maikäfer ja allgemein bekannten Weise. — Viele Dipteren führen eine nur auf die vorderen Abdominalsegmente beschränkte pumpende Bewegung aus, wobei die vorderen Bauchplatten gegen die Rückenplatten bewegt werden. — Das ganze Abdomen wird bei den Blattiden durch die Atembewegungen beansprucht, indem sich sowohl die Rücken- als auch die Bauchseite einander nähern und wieder voneinander entfernt werden. — Contejean (1890) stellte bei *Decticus verrucivorus* L. fest, daß die Expiration länger dauerte als die passive, durch die Elastizität des Ektoskeletts und die Reaktion der Eingeweide hervorgerufene Inspiration. Die Ausdehnung des Abdomens wird nach allen Dimensionen hin verändert, und die dem Thorax zunächst liegenden Segmente atmen am intensivsten. Jeder Inspiration folgt eine kurze Pause. Auch am Ende der Expiration befindet sich stets noch Residualluft in den Tracheen, deren vollständige Kompression ja die Spiralfalte verhindert. Die thorakalen und cephalen Tracheen expirieren nur unter dem positiven und inspirieren unter dem negativen Blutdruck. Der Verlust des Kopfes verlangsamt den Respirationsrhythmus kaum, und jeder Teil des zerschnittenen Abdomens atmet weiter. — Sehr lebhaft sind die Atembewegungen bei großen Libellen, an welchen sich leicht beobachten läßt, wie die Seitenflächen des Abdomens in Tätigkeit treten. Die Planken werden bei der aktiven Expiration einander genähert und bei der Inspiration voneinander entfernt. — Bei den Hymenopteren und manchen Dipteren macht sich eine andere Art der Atembewegung bemerkbar, welche darin besteht, daß die Abdominalsegmente dem Bedürfnis entsprechend mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit fernrohrartig ein- und wieder ausgezogen werden.

Die Anzahl der Atembewegungen ist nicht nur generell, sondern auch je nach dem subjektiven Zustande des Individuums verschieden. Burmeister sah Libellen 30—35 (Rathke 80—90), Sorg (1805) *Lucanus cervus* L. 20—25, *Locusta viridissima* L. 50—55, *Deilephila euphorbiae* L. 20 Atembewegungen in der Minute ausführen.

Für die Atmung kommen ferner unzweifelhaft auch die Flug- und Gehbewegungen in Frage, und bei den Larven, sofern sie eigentliche Respirationsbewegungen kaum erkennen lassen, die Bewegungen des Körperstammes mit den Verschiebungen der Segmente gegeneinander. Daß im Zustande der Erregung und während intensiver Muskelarbeit (Flug, Graben usw.) die Atmung eine Beschleunigung erfährt, wird aus allgemein physiologischen Gründen leicht verständlich und ist auch durch Beobachtung und Experiment konstatiert worden.

Langendorff (1883) stellte fest, daß die Atembewegungen des Maikäfers auch nach dem Verlust des Kopfes noch über eine Stunde fortgesetzt wurden, und daß auch der Prothorax entfernt werden könne,

ohne sie aufzuheben. Libellen zeigten ein ähnliches, schon von Marshall Hall (1842) beobachtetes Verhalten; doch atmete hier auch das vom Thorax vollkommen getrennte Abdomen weiter, ja die einzelnen Teile des zerschnittenen Abdomens behielten noch einige Zeit die Atembewegung bei, welche Langendorff noch an Stücken sehen konnte, die in ihrer Größe einundeinemhalben Segmente entsprachen (vgl. Contejean 1890). Hier liegt also unzweifelhaft, wie auch bei *Decticus* (siehe oben), ein respiratorisches Zentrum in jedem Abdominalsegment (soweit ihm ein Ganglion angehört). Diese physiologische Metamerie wird natürlich überall da einer Konzentration Platz machen müssen, wo eine starke morphologische Zentralisation des Nervensystems eingetreten ist (vgl. auch Plateau 1882).

Gasaustausch.

Wenn auch seit Malpighi nicht mehr daran gezweifelt worden ist, daß die Insekten atmen und zu diesem Zwecke besondere Organe besitzen, so ist doch die Physiologie der Atmung dieser Tiere auch heute noch keineswegs in allen Punkten vollkommen geklärt. Zunächst herrschte wohl allgemein die von den Wirbeltieren her übernommene Auffassung, die noch Palmén (1877) vertritt, daß der Gasaustausch durch die Wand der Atmungsorgane derart statfinde, daß dem umspülenden Blute allein die Aufgabe zufällt, die Atemgase aufzunehmen und abzugeben, und daß die Atmung der Zellen und Gewebe durch das Blut vermittelt werde. Demgegenüber sind namentlich neuere Forscher der Ansicht, daß die stärkeren Tracheen wesentlich nur Leitbahnen für die Atemluft darstellen und ihre feinsten Verzweigungen in die Gewebe eindringen, wo sie ohne Vermittlung des Blutes den Gasaustausch ermöglichen. Es bleibt jedoch wahrscheinlich, daß auch die zwischen den Umgängen der Spiralfalte dünnwandigen, stärkeren Tracheenstämme Gase durchlassen und direkt an das Blut abgeben oder aus ihm aufnehmen, denn die Durchlässigkeit für Gase wurde experimentell sogar für die viel dickere Cuticula einer Sphingidenraupe nachgewiesen. Daß möglicherweise der Sauerstoff von den betreffenden Zellen direkt den Tracheenenden entnommen, die Kohlensäure dagegen an das Blut und erst durch dessen Vermittlung an stärkere peripherische Tracheen oder (Darmatmer) an die Darmwand abgegeben und so aus dem Körper entfernt werde, ist vorläufig noch eine unbewiesene Annahme. Unzweifelhaft fällt bei den Insekten in vielen Fällen (wenn nicht überall, wenigstens in beschränktem Grade) dem Blute die Rolle eines Vehikels für die Atemgase zu. Das beweisen z. B. die Blutkiemen, die lebhaft Zirkulation des Blutes an den respirierenden Körperwänden (nach Lübben 1907), die merkwürdige Antennenrespiration von *Macrolea* (siehe oben) und diejenigen Larven, bei welchen die Tracheen nur äußerst dürftig entwickelt sind (*Corethra*).

Übrigens wäre es wohl möglich, daß in manchen Fällen eine Lokalisation der Gasaufnahme und -abgabe wenigstens bis zu einem gewissen Grade durchgeführt wäre; daß beispielsweise durch Blutkiemen nur oder vorwiegend eine Abgabe, dagegen durch die Haut und die Tracheen oder das Blut die Sauerstoffaufnahme und Weiterleitung bewirkt würde; wo Blutkiemen fehlen, könnte dann möglicherweise funktionell der Enddarm als Exspirationsorgan in Frage kommen. Es handelt sich hier jedoch nur um Vermutungen, welche vielleicht Hinweise für künftige Untersuchungen geben können.

Miall macht auf die Schwierigkeiten im Verständnis des Gasaustausches der Tracheenkiemen aufmerksam. Man nimmt gewöhnlich an, daß der im Wasser gelöste Sauerstoff in die Tracheenlumina gelangt, indem er einfach durch das dünne, diese vom Wasser trennende Gewebe hindurchdiffundiert; aber was zieht das Gas in die Tracheenhohlräume und wodurch wird die Kohlensäure zum Austreten veranlaßt? Bei jungen Larven sind die Tracheen mit Flüssigkeit gefüllt, in welcher später Gasbläschen auftreten, die sich vermehren, sich miteinander vereinigen und schließlich die Flüssigkeit ganz verdrängen. Nach den Gesetzen der Osmose und Diffusion ist diese Tatsache nicht ohne weiteres zu erklären; man versteht weder den Beginn noch den Fortgang dieses Prozesses ohne Zuhilfenahme einer speziellen Tätigkeit des lebenden Protoplasmas, einer Art Gasexkretion der Zellen. In den Darmkiemen der Odonatenlarven würden die Zellen der Kiemenblättchen diese Aufgabe übernehmen, weil ja die Tracheen, in ihren Körper selbst eindringend, intrazellulär verlaufen (Sadones 1896).

Sadones sucht für die Odonatenlarven die Frage zu beantworten, wie die Bewegung der Luft in den Tracheen bewirkt werde. Er glaubt, daß mit einer Längsstreckung der Tracheen, bei welcher die Umgänge der Spiralfalte auseinandergezogen und das dünne Intimachitin zwischen ihnen gespannt werde, eine Erweiterung des Lumens verbunden sei, welche inspirierend wirke und den Tracheenhohlraum um das Doppelte seiner Ausdehnung vergrößern könne. Der Zug in der Längsrichtung der Tracheen würde ebenso wirken, wie der Mechanismus einer Handharmonika (Harmonikatheorie). Sadones glaubt hierin den allgemeinen Mechanismus erkannt zu haben, welcher die Lufterneuerung in den Tracheen während der Atembewegung des Tieres ermöglicht. Die aufgenommene frische Luft mischt sich mit der verbrauchten in den Tracheen, und jedesmal bei der Expiration wird etwas verbrauchte Luft ausgestoßen und durch frische ersetzt. Diesen Respirationsmechanismus hält Sadones auch für genügend, um die Lufterneuerung in den Darmkiemen zu bewirken, deren Tracheen sich unter dem verstärkten und nachlassenden Drucke der Atembewegung in der Längsrichtung strecken und wieder verkürzen und so den aufgenommenen Sauerstoff an die übrigen, von außen nicht zugänglichen Tracheen abgeben. Es bleibt nun aber noch die Frage offen, wie die Abgabe der Kohlensäure vor sich gehe und ob diese an den Orten der Sauerstoffaufnahme oder anderswo geschehe. Sadones ist der Ansicht, die manches für sich hat, daß den Kiementracheen nur die Sauerstoffaufnahme zufalle, die Abgabe der Kohlensäure dagegen zum Teil wenigstens durch Vermittlung des Blutes vor sich gehe, welches zwischen die beiden Lamellen jeder Darmkieme dringt. Das Blut nimmt nur sehr wenig Sauerstoff auf, der vorwiegend von den Epithelzellen an die Tracheenenden abgegeben wird; und es bedarf des Sauerstoffes deswegen nicht, weil ja fast jede Zelle des Insektenkörpers seine Trachee besitzt. Das Blut ist hier nicht, wie bei den Wirbeltieren, Träger des Sauerstoffes, wohl aber der Kohlensäure, die es in den Bluträumen der Tracheenkiemen durch Vermittlung der Wandzellen an das Wasser abgibt. Es erscheint dann möglich, daß diese Aufgabe in erster Linie den hohen Epithelzellen an der Basis der Tracheenkiemen zufällt; und wenn die Rektaldrüsen (siehe Darm) den Rektalkiemen homologe Bildungen sind, wäre möglicherweise die Funktion der Rektaldrüsen, die man nicht kennt, darin zu suchen, daß sie aus dem Blute Kohlensäure aufnehmen und an das Darmlumen abgeben.

Bütschli (1874) konstatierte an der Hand von Versuchen mit *Periplaneta orientalis* L., daß bei niederen Temperaturen ein sehr beträchtlicher Teil des eingeatmeten Sauerstoffes „aufgespeichert“ werde, während bei hohen Temperaturen, auf welche ja die Insekten sehr allgemein, wenngleich nicht durchweg mit größerer Lebhaftigkeit reagieren, der gesamte eingeatmete Sauerstoff sogleich zur Oxydation verbraucht werde.

Durch Versuche mit Raupen und Puppen gewannen Régnauld und Reiset (1849) das Ergebnis, daß diese Tiere mehr Sauerstoff aus der Luft aufnehmen, als sie mit der Kohlensäure wieder ausscheiden. Bachmetjew (1902) glaubt dies damit erklären zu können, daß sich ein Teil des Sauerstoffes mit dem Wasserstoffe des Insekts zu Wasser verbinde.

Atmung während des Winterschlafes. Nach Regen's (1906) Beobachtungen an den Jugendformen von *Gryllus campestris* L. werden die Atembewegungen, welche bei dem wachenden Tiere deutlich wahrnehmbar sind, während des Winterschlafes unmerklich; dennoch hört die Atmung nicht ganz auf. Regen bestimmte die CO_2 -Menge, welche während einer Stunde vom wachenden Tier im vorletzten metembryonalen Entwicklungsstadium ausgeatmet wird, auf 0,2694 mg bei einer Durchschnittstemperatur von 15^0 , während bei 0^0 während des Winterschlafes nur 0,02452 mg CO_2 ausgeatmet wurde.

Unterbrechung des Gasaustausches. Wenn der regelmäßige Gasaustausch z. B. durch Untertauchen des Körpers in Wasser unterbrochen wird, tritt der Erstickungstod ein. Dies gilt nicht nur für alle Landinsekten, sondern auch für diejenigen Wasserinsekten, welche ihre Atemluft der Atmosphäre entnehmen. Die Wasseratmer lassen sich natürlich nur in sauerstoffarmem oder sauerstofffreiem Wasser ertränken. — Unter Umständen wird die Erstickung sehr lange durch die dem Körper anhaftende Luft verhindert. Wenn jedoch der ganze Körper vom Wasser benetzt wird, scheint in manchen Fällen schon vor Ablauf einer Minute die Erstickung stattgefunden zu haben; denn die Bewegungen des Tieres hören auf. Der Tod tritt indessen nicht sofort ein, vielmehr sah Lubbock Ameisen, welche acht Stunden untergetaucht waren, sich wieder erholen. Selbst nach zweitägigem Untertauchen, ja nach 115 Stunden erholten sich Ameisen wieder wenigstens bis zur Rückkehr der Bewegungsfähigkeit, starben aber bald an den Folgen der Behandlung.

Die Insekten verbrauchen vor dem Erstickten zunächst den Sauerstoffvorrat der Tracheen; dann tritt vielleicht eine „intramolekuläre Atmung“ ein, indem sauerstoffreiche Gewebe ihren Sauerstoff teilweise an O-arme Gewebe abgeben. Die vollkommene Lethargie vor Eintritt des Todes, d. h. die sehr starke Herabsetzung aller Lebensfunktionen, schiebt dessen Eintritt noch weiter hinaus, weil der Sauerstoffverbrauch auf das Mindestmaß eingeschränkt wird. Daraus erklärt sich der für luftatmende Tiere auffallend späte Eintritt des wirklichen Erstickungstodes.

So erstaunlich lange oft Insekten dem Erstickungstode im Wasser widerstehen, eine Tatsache, welche wesentlich damit zusammenhängt, daß diese Flüssigkeit die chitinöse Bekleidung des Respirationssystems nicht benetzt, so schnell erfolgt der Tod durch Erstickten, wenn man solche Flüssigkeiten in die Spiracula einfließen läßt, welche deren Wand benetzen. Der Tod einer Lepidopterenlarve kann in 4—5 Minuten herbeigeführt werden, wenn man alle Spiracula mit Öl bedeckt; und in Seifenwasser sterben Insekten viel schneller als in reinem Wasser. Das Öl wird durch den Verschlußapparat nicht vollständig zurückgehalten, sondern dringt, dessen Wand benetzend, in die Tracheen ein.

Dies gilt sehr allgemein für die Landinsekten. Bei der *Dytiscus*- und *Hydrophilus*-Larve liegen die Verhältnisse für die Tiere günstiger und sichern sie vor der Erstickung durch den Öltropfen. Gelangt das Öl durch den verengten Stigmengang in den weiteren Abschnitt der großen Tracheenstämme, so vermag es diesen nicht mehr zu verschließen; es verhält sich also wie ein Flaschenkork, welcher den Flaschenhals, ihn schließend, allmählich passiert, um schließlich, in den Flaschenbauch fallend, den Hals freizugeben. Die *Dytiscus*-Larve erstickt also an dem Öltropfen nicht. — Anders hilft sich die *Hydrophilus*-Larve: sie inspiriert durch das eine und expiriert durch das andere ihrer beiden Stigmen; so dringt das Öl beispielsweise in das linke Spiraculum ein, fließt durch die Queranastomose in den rechten Tracheenlängsstamm und wird von hier mit der expirierten Luft durch das rechte Spiraculum wieder ausgestoßen (Portier 1909).

Hat man in einen Teil des Tracheensystems Öl eintreten lassen, so wird dieses aus den Endzweigen resorbiert. Einige Tage nach der Ölinjektion zeigen viele Tracheenäste eine Degeneration und eine Ansammlung von Leukocyten in der Umgebung der Reste des nekrotischen Gewebes. Die Ölpartikelchen werden frei und von den Phagocyten resorbiert.

Mit der Körperflüssigkeit des Insekts mischbare Flüssigkeiten werden aus den Tracheen schnell resorbiert, und deren Permeabilität wird damit schnell wieder hergestellt. Feste, mit der Flüssigkeit eingedrungene Körperchen (Ruß, Chinesische Tusche, Karminkörnchen) bleiben in den stärkeren Tracheenstämmen lange Zeit liegen und haften an deren Intima; an den Endzweigen aber treten wohl Leukocyten in Tätigkeit, denn man findet solche mit den eingeführten Fremdkörpern beladen in den Geweben. — Daß durch die Spiracula leicht Sporen in den Körper der Insekten gelangen und diese so zur Eingangspforte für Infektionen werden können, deren die Leukocyten nicht immer Herr zu werden vermögen, sei hier nur kurz erwähnt (Portier 1909).

Funktion der Luftsäcke.

Das Vorkommen der Tracheenerweiterungen bei schweren mit relativ kleinen (Hymenopteren, Sphingidae) oder nur zwei aktiven Flügeln (Musciden, Lamellicornia) ausgestatteten, gut fliegenden Insekten und bei den besten Fliegern unter den Hexapoden überhaupt (Aeschniden, Libelluliden) gibt nach zwei Richtungen hin einen Hinweis auf ihre Funktion, welche, da die Luftsäcke in der Ruhe zusammengefallen sind, nur für die Dauer des Fluges in Frage kommt. Die Füllung der Säcke und Blasen vergrößert den Umfang des Tieres, es verdrängt mehr Luft und wird spezifisch leichter. Wie weit diese Verringerung des spezifischen Gewichtes geht, darüber liegen genaue Angaben meines Wissens nicht vor. Ob sie weit genug geht, um eine befriedigende Erklärung für die Existenz der Luftsäcke zu geben, läßt sich somit nicht entscheiden. Möglicherweise aber kommt noch ein anderer Punkt in Frage, den ich nicht mit derselben Bestimmtheit abzuleugnen vermag wie Kolbe (1893). Die lebhafteste Flugbewegung steigert das Atembedürfnis. Entweder könnte nun während des Fluges durch die dünne Wand der spiralfaltenlosen Erweiterungen ein lebhafterer Gasaustausch des Blutes stattfinden, oder die Luftsäcke könnten ein dem gesteigerten Sauerstoffbedarf entsprechendes Quantum an Atemluft im Körper bereithalten, dessen Erneuerung sowohl während des Fluges als auch in den

Flugpausen geschehen kann. — Es erscheint auch nicht unmöglich, daß alle genannten Punkte gleichzeitig in Frage kommen.

Die Luftsäcke sollen ferner bei der Kopulation eine Rolle spielen (auch bei der Eiablage?). Der Druck auf die gefüllten Blasen bei gleichzeitig geschlossenen Stigmen begünstigt durch seine Wirkung auf die inneren Organe des Abdomens die Ausstülpung des Kopulationsorgans (Henneguy 1904).

Die vermeintliche Kohlensäureabsorption durch Puppen.

Nach den Untersuchungen der Gräfin M. v. Linden (vgl. Literaturverzeichnis) vermögen die Schmetterlingspuppen aus der atmosphärischen Luft Kohlensäure zu absorbieren und diese gleich den Pflanzen vornehmlich bei Lichtzutritt in einen kohlenstoffhaltigen Komplex und in Sauerstoff zu spalten und den Kohlenstoff als organische Substanz zum Aufbau ihres Körpers zu verwenden. Sie beobachtete, daß Puppen von *Papilio podalirius* L. und *Deilephila euphorbiae* L. in kohlenensäurereicher Luft stetig an Gewicht zunahmen, während unter normalen Verhältnissen die Puppenperiode einen Gewichtsverlust mit sich bringt. — Diese Angaben stießen auf allgemeinen Widerspruch, weil sie zu den bekannten Tatsachen der Tierphysiologie in scharfem Gegensatz stehen, und die Nachuntersuchung von Th. von Brücke (1908) gelangte zu ganz anderen Resultaten. Der Kohlensäuregehalt der Atemluft kommt bei der Gewichtszunahme der Puppen (*P. podalirius* L.) als deren Ursache nicht in Betracht. Auch Puppen, die in atmosphärischer Luft mit Wasser benetzt gehalten wurden, nahmen an Gewicht zu (gegen v. Linden). „Der höhere Gehalt der Kohlensäurepuppen an organischem Material ist nicht durch Assimilation, sondern durch geringeren Verbrauch, der sich relativ langsam entwickelnden Puppe zu erklären.“ Die Verzögerung in der Entwicklung der Puppen führt v. Brücke auf eine narkotische Wirkung der Kohlensäure zurück. — Auch R. Dubois und E. Couvreur (1907) vermochten durch Experimente mit Puppen von *Pieris brassicae* L. die Angaben der Gräfin v. Linden nicht zu bestätigen.

Nebenfunktion der Tracheen.

V. Nietsch (1904) macht auf zwei Diaphragmata aufmerksam, welche bei *Locusta viridissima* L. und *Grylotalpa* durch flächenhafte Verbreiterung und Verwachsung der Tracheematrix entstehen; eins liegt ventral und dient der Nervenketten als Unterlage, das andere dorsal und faßt das Rückengefäß in sich. Eine Fixierung der in der Leibeshöhle gelegenen Organe geschieht ja auch sonst vielfach durch die Tracheen, welche an sie herantreten und sie umspinnen oder zwischen ihre Bestandteile eindringen.

Literaturverzeichnis.

- Barlow, W. F. Observations of the respiratory movements of Insects. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. 145. 1855.
 Bassi, G. A. Rapporto alla sezione di zoologia, anatomia comparata e fisiologia del congresso di Venezia, sul passaggio delle materie ingerite nel sistema tracheale degli Insetti. Gazzetta di Milano. T. 2. 1847.
 — Rapport relatif au passage des substances introduites dans le système trachéen des Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 3. sér. Vol. 15.

- Bernard, H. M. An endeavour to show that the tracheae of the Arthropoda arose from setiparous sacs. Zool. Jahrb. Morph. Bd. 5. 1892.
- Bonnet, Ch. Recherches sur la respiration des Chenilles. Mém. math. des savants étrangers. Paris. Vol. 5. 1768.
- Boyle, R. New pneumatical Experiments about Respiration. Philos. Transact. Vol. 5. Nr. 63. 1670.
- Brauer, F. Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Stigmenplatten der *Gastrus*-Larven. Verh. d. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 13. 1863.
- Brücke, E. Th. v. Über die angebliche Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. 1908.
- Brues, Ch. Th. Peculiar tracheal dilatations in *Bittacomorphus clavipes* F. Biol. Bull. 1900 (Auszug v. H. A. Krauss: Allg. Zeitschr. f. Entom. 7. Bd. p. 486).
- Bruntz, L. Sur la structure et le réseau trachéen des canaux excréteurs des reins de *Machilis maritima* Leach. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 146. 1908.
- Cholodkowsky, N. Über eine am Tracheensysteme von *Carabus* vorkommende *Tachina*-Art. Zool. Anz. 7. Jahrg. 1884.
- Comstock, J. H. Note on respiration of Aquatic Bugs. Amer. Natural. Vol. 21. 1887.
- Contejean, C. Sur le mode de respiration du *Decticus verrucivorus*. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 111. 1890.
- Conte, A., et C. Vaney. Sur la structure de la cellule trachéale d'Oestre et l'origine de formations ergastoplasmatiques. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 136. 1903.
- Deibel, J. Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macrolea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 31. Bd. 1910.
- Devaux, H. Vom Erstickten durch Ertrinken bei den Tieren und Pflanzen. Naturw. Rundschau. 6. Jahrg. C. R. Soc. Biol. sér. 9. T. 3. 1891.
- Dewitz, H. Entnehmen die Larven der Donacien vermittelt Stigmen oder Atemröhren den Lufträumen der Pflanzen die sauerstoffhaltige Luft? Berlin. Ent. Zeitschr. 32. Jahrg. 1888.
- Einige Betrachtungen, betreffend das geschlossene Tracheensystem bei Insektenlarven. Zool. Anz. Bd. 13. 1890.
- Dogs, W. Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinerea*. Mitth. nat. Ver. Greifswald. 40. Jahrg. 1909. (Inaug. Diss. Greifswald 1908.)
- Dubois, R., et E. Couvreur. Sur la prétendue fixation possible du carbone par les Chrysalides. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 62. 1907.
- Duclaux, E. Sur la respiration et l'asphyxie des graines du Ver à soie. C. R. Acad. d. Sc. — Ann. Sc. de l'École normale supér. 1869.
- Dufour, L. Nouvelles observations sur la situation des stigmates thoraciques dans les larves des Buprestides. Ann. Soc. Ent. France. 2. sér. T. 2. 1844.
- Description et anatomie d'une larve à branchies externes d'*Hydropsyche*. Ann. Sc. nat. Zool. 3. sér. T. 8. 1847.
- Recherches anatom. sur la larve à branchies extérieures du *Sialis lutraria*. Ann. Sc. nat. Zool. 3. sér. T. 9. 1848.
- De divers modes de respiration aquatique chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 29. 1849.
- Dutrochet, R. J. H. Du mécanisme de la respiration des Insectes. Ann. Sc. nat. Zool. T. 28. — Mém. Acad. Sc. T. 14. 1833.
- Enderlein, G. Die Respirationsorgane der Gastriden. Inaug. Dissert. Leipzig 1899. — Sitzungsber. d. K. K. Acad. Wiss. Wien. math. nat. Kl. Bd. 118. 1899.
- Läusestudien V. Schuppen als sekundäre Atmungsorgane usw. 12. Beitr. z. Kenntnis der antarkt. Fauna. Zool. Anz. Bd. 29. 1906.
- Eysell, A. Beiträge zur Biologie der Stechmücken. Arch. f. Schiffs- und Tropenhygiene. Bd. 11. 1907.
- Fiebrig, K. Eine morphologisch und biologisch interessante Dipterenlarve aus Paraguay (*Acanthomera teretrum* spec. n. Fiebrig). Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Husum. 2. Bd. 1906.
- Fricken, W. v. Über Entwicklung, Atmung und Lebensweise der Gattung *Hydrophilus*. Tagebl. 60. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1887.
- Gerstäcker, A. Morphologie der Orthoptera amphibiotica. Festschr. z. Feier des hundertjähr. Bestehens d. Ges. nat. Frde. Berlin 1873.
- Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24. 1874.
- Groß, J. Über das Palmén'sche Organ der Ephemeriden. Zool. Jahrb. Morph. 19. Bd. 1903/04.
- Haase, E. Holopneustie bei Käfern. Biol. Centralbl. Bd. 7. 1887.

- Hagen, H. A. Léon Dufour über die Larven der Libellen mit Berücksichtigung der früheren Arbeiten (Über Respiration der Insekten). Stettin. Entom. Zeitschr. Bd. 14. 1853.
- Beitrag zur Kenntnis des Tracheensystems der Libellenlarven. Zool. Anz. 1880.
- Kiemenüberreste bei einer Libelle. Glatte Muskelfasern bei Insekten. Ebenda. 3. Jahrg. 1880.
- Einwürfe gegen Palméns Ansicht von der Entstehung des geschlossenen Tracheensystems. Zool. Anz. 1881.
- Haller, G. Die Stechmückenlarven. Arch. f. Naturgesch. Bd. 44. 1878.
- Handlirsch, A. Wieviele Stigmen haben die Rhynchoten. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. 49. Bd. 1900.
- Hausmann, J. F. L. De animalium exsanguinum respiratione commentatio. Hannover 1803.
- Heymons, R. Süßwasserhymenopteren aus der Umgebung Berlins. Deutsche Entomol. Zeitschr. 1908.
- Holmgren, E. Die trachealen Endverzweigungen bei den Spinndrüsen der Lepidopterenlarven. Anat. Anz. Bd. 11. 1896.
- Über das respiratorische Epithel der Tracheen bei Raupen. Festschr. Liljeborg. Upsala 1896.
- Howard, L. O. Respiration in the Culicidae. Entom. Record. Vol. 9. 1897.
- Krancher, O. Das Atmen der Biene. Deutscher Bienenfreund. 16. Jahrg. 1880.
- Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 35. 1881.
- Kulagin, N. Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler. Zool. Anz. 15. Bd. 1892.
- Lambrecht, A. Das Atmungsgeschäft der Bienen. Bienenwirtsch. Centralbl. 7. Jahrg. 1871.
- Luftverbrauch eines Biens und die damit zusammenhängenden Lebensprozesse der Glieder desselben. Ebenda. 1871.
- Landois, H. Der Stigmenverschluß bei den Lepidopteren. Arch. f. Anat. 1866.
- Der Tracheenverschluß bei *Tenebrio molitor*. Ebenda.
- , u. W. Thelen. Der Tracheenverschluß bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 17. Bd. 1867.
- Langendorff, O. Studien über die Innervation der Atembewegungen. 6. Das Atmungszentrum der Insekten. Arch. Anat. Physiol. Phys. Abt. 1883.
- Lauterborn, R. Tracheenkiemen an den Beinen einer Perlidenlarve (*Taeniopteryx nebulosa* L.). Zool. Anz. Bd. 26. 1903.
- Liebe, O. Über die Respiration der Tracheaten, besonders über den Mechanismus derselben und über die Menge der ausgeatmeten Kohlensäure. Inaug.-Dissert. Chemnitz 1872.
- Linden, Maria v. L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 141. 1905. — C. R. Soc. Biol. Paris. T. 59. 1905.
- Comparaison entre les phénomènes d'assimilation du carbone chez les chrysalides et chez les végétaux. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 59. 1905.
- L'augmentation de poids des chrysalides n'est pas due à l'absorption d'eau. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 59. 1905.
- Kohlensäure-Assimilation bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Verh. deutsch. Naturf. Ärzte. 77. Vers. Bd. 2. Hälfte 1. 1906.
- Die Atmung der Schmetterlingspuppen. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Nat. Heilk. Bonn 1905.
- Die Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Arch. Anat. Phys. Phys. Abt. 1906. Suppl. 1 (p. 1). — Berichtigung von R. Anschütz u. E. Rimbach (p. 230). — Zur Klarstellung v. M. v. Linden (p. 230).
- Gewichtszunahme von Schmetterlingspuppen in kohlensäurereicher Atmosphäre. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. Vers. 78. Tl. 2. Hälfte 1. 1907.
- Loewe, C. L. W. De partibus quibus Insecta spiritus ducunt. Diss. inaug. Halae 1814.
- Lubbock, J. Distribution of Tracheae in Insects. Transact. Linnean. Soc. London. Vol. 23. 1860.
- Luciani, L., e D. Lo Monaco. Sui fenomeni respiratori delle crisalide del Bombice del Gelso. Atti d. R. Accad. dei Georgofili. Vol. 15. 1893.
- Sui fenomeni respiratori delle larve del Bombice del Gelso. Ebenda. Vol. 18. 1895.
- Macgillivray, A. D. Aquatic Chrysomelidae and a table of the families of Coleopterous larvae. New York State Mus. Bull. 68. Albany 1903.
- MacLaskie, G. Pneumatic functions of Insects. Psyche Vol. 3. 1883.
- The structure of the tracheae of Insects. Amer. Natural. Vol. 18.

- MacLeod, J. La structure des trachées et la circulation pérित्रachéenne. Bruxelles 1880.
- Marshall Hall. Über die Krankheiten und Störungen des Nervensystems (Deutsch v. Behrend). 1842.
- Martynow, A. Über einige eigentümliche Drüsen bei den Trichopterenlarven. Zool. Anz. 24. Bd. 1901.
- De Meijere, J. C. H. Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven usw. Tijd. Ent. T. 38. 1895.
- Die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Zool. Anz. 23. Bd. 1900. — Zool. Jahrb. Morph. 15. Bd. 1902.
- Meinert, Fr. De eucephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. Skr. Kjöbenh. nat.-math. Afd. 5, 3. No. 4. 1886.
- *Philornis molesta*, en paa Fugle snyltende Tachinarie. Vidensk. fra den naturh. Foren. 1889.
- Miall, L. C. Some difficulties in the life of aquatic Insects. Nature. Vol. 44. London 1891.
- Monnier. Sur le rôle des organes respiratoires chez les larves aquatiques. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 74. 1872.
- Moseley, H. N. Origin of Tracheae in Arthropoda. Nature. Vol. 17. 1878.
- Müller, Fr. Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd tätigen Atemwerkzeugen. Entom. Nachr. 14. Jahrg. 1888.
- Müller, G. W. Über *Agriotypus armatus*. Zool. Jahrb. Syst. 4. Bd. 1889.
- Noch einmal *Agriotypus armatus*. Ebenda. 5. Bd. 1890.
- Newport, G. On the Respiration of Insects. Philos. Transact. Roy. Soc. London. T. 126. 1836.
- On the temperature of Insects (especially Hymenoptera) and its connection with the functions of respiration and circulation in the class of invertebrated animals. Philos. Transact. 1837.
- On the existence of branchiae in the perfect state of a Neuropterous Insect *Pteronarcys regalis* Newm. and other species of the same genus. Ann. Mag. Nat. Hist. Bd. 12. 1844.
- On the formation and the use of the airsacs and dilated tracheae in Insects. Transact. Linn. Soc. London. T. 20. 1851.
- Nietsch, V. Das Tracheensystem der Insekten. Mitt. nat. Ver. Steiermark. Jahrg. 1904. H. 41 (p. LXXXV).
- Nigmann, M. Anatomie und Biologie von *Acentropus niveus* Oliv. Zool. Jahrb. Syst. 26. Bd. 1908.
- Nitzsch, G. L. Commentatio de respiratione animalium. Vitebergae 1808.
- Über das Atmen der Hydrophilen. Arch. f. Physiol. Bd. 10. 1811.
- Oustalet, E. Notes sur la respiration chez les nymphes des Libellules. Ann. de Sc. nat. Zool. Sér. 5. Vol. 11. 1869.
- Packard, A. S. On the distribution and primitive number of spiracles in Insects. Amer. Natural. Vol. 8. 1874.
- On the nature and origin of the so-called „spiral-thread” of tracheae. Ebenda. Vol. 20. 1886.
- Palmén, J. A. Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877.
- Pantel, J. Sur quelques détails de l'appareil respiratoire et de ses annexes dans les larves des Muscides. Bull. Soc. Ent. France. 1901.
- A propos de la vésicule anale chez les larves des Diptères cyclorhaphes. Ebenda.
- Pekarski, J. Sur les cellules pérित्रachéales des Insectes. Soc. des Naturalistes. Odessa. Vol. 14. 1889.
- Petri, L. Osservazioni sopra gli stigmi della *Sericaria mori*. Bull. Soc. Ital. Ent. Anno 33. 1901.
- Plateau, F. Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes. Extr. du Bull. Acad. roy. Belgique. 3. sér. T. 3. 1882. — Mém. Acad. Belg. T. 45. 1884.
- Platner, E. A. Mitteilungen über die Respirationsorgane in der Haut bei der Seidenraupe. Müllers Arch. Physiol. 1844.
- Poletajewa, Olga. Quelques mots sur les organes respiratoires des larves des Odonates. Horae Soc. Ent. Ross. Vol. 15. 1880.
- Portier, P. Études sur la respiration. Mécanisme qui s'oppose à la pénétration de l'eau dans le système trachéen. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 66. 1909.
- Généralités du mécanisme de fermeture de l'appareil trachéen. Ebenda.
- Action des corps gros sur l'appareil stigmatique. Mécanismes de la lutte des larves aquatiques contre les phénomènes d'asphyxie. Ebenda.
- Sort de corps gros introduits dans les trachées. Ebenda.

- Portier, P. Physiologie de l'appareil respiratoire des Larves d'Oestre. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 67. 1909.
- Pott, R. Chemical experiments on the Respiration of Insects. Psyche. Vol. 2. 1878.
- Pouchet, Ch. H. G. Développement du système trachéen de l'Anophèle (*Corethra plumicornis*). Arch. Zool. Expér. Vol. 1. 1872.
- Prenant, A. Terminaison intra-cellulaire réellement cytoplasmique des trachées chez la larve de l'Oestre du Cheval. C. R. Soc. Biol. 1899.
- Notes cytologiques: cellules trachéales des Oestres. Arch. Anat. Micr. T. 3. 1900.
- Rabák, E., u. O. Foustka. Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Arch. Ges. Physiol. Bd. 119. 1907.
- Rabes, O. Über die Atmungsorgane der wasserbewohnenden Insekten und Insektenlarven. Prometheus, Jahrg. 16. 1905.
- Rathke, H. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Atmungsprozeß der Insekten. Schriften d. K. phys. ökon. Ges. Königsberg. 1. Jahrg. 1860.
- Rebel, H. Zur Kenntnis der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepidopterenlarven. Zool. Jahrb. Syst. 12. Bd. 1899.
- Regen, J. Untersuchungen über den Winterschlaf der Larven von *Gryllus campestris* L. Ein Beitrag zur Physiologie der Atmung und Pigmentbildung bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
- Regnault et G. Reiset. Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Ann. de Chim. et de Physique. III. sér. T. 26. 1849.
- Reimarus, J. A. H. Über das Atmen, besonders über das Atmen der Vögel und Insekten. Arch. f. Physiol. Bd. 2. 1812.
- Reinhard, H. Zur Entwicklungsgeschichte des Tracheensystems der Hymenoptera mit besonderer Beziehung auf dessen morphologische Bedeutung. Berliner Entom. Zeitschr. 9. Jahrg. 1865.
- Roubaud, E. Branchies rectales chez les larves de *Simulium damnosum* Theob. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 144. 1907.
- Sadones, J. L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule T. 11. 1896.
- Schmidt, E. Über Atmung der Larven und Puppen von *Donacia crassipes*. Berliner Entom. Zeitschr. 31. Jahrg. 1887.
- Scott, G. The distribution of tracheae in the nymph of *Plathemis lydia*. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 9. 1905.
- Sharp, D. Observations on the respiratory action of the carnivorous Water-Beetles. Journ. of the Linn. Soc. 13. Zoology. 1877.
- Siebold, C. v. Über die Lebensweise der *Donacia linearis*. Amtl. Ber. 34. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte (Karlsruhe). 1859.
- Solowiow, P. Zur Kenntnis des Baues der Stigmen bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. 35. Nr. 19. 1910.
- Bau der Stigmen bei den Larven von *Cimex*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 6. 1910.
- Sorg, F. L. A. W. Disquisitiones physiologicae circa respirationem Insectorum et Vermium. Rudolstadt, pars 2. 1805.
- Sprengel, C. Commentarius de partibus Insecta spiritus ducunt. Lipsiae 1815.
- Stokes, A. C. The structure of Insect tracheae etc. Science. 1893.
- Suckow, F. W. L. Respiration der Insekten, insbesondere über die Darmrespiration der *Aeschna grandis*. Zeitschr. f. d. organ. Physik v. Heusinger. Bd. 2. 1828.
- Taylor, Th. H. On the Tracheal System of *Simulium*. Trans. Ent. Soc. London. 1902.
- Thienemann, A. Analkiemien bei den Larven von *Glossosoma boltoni* Curt. und einigen Hydropsychiden. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
- Biologie der Trichopterenpuppe. Zool. Jahrb. Syst. 22. Bd. 1905.
- Treviranus, G. R. Versuche über das Atemholen der niederen Tiere. Zeitschr. f. d. Physiol. v. F. Thiedemann. Bd. 4. 1832.
- Verson, A. Il meccanismo di chiusura negli stimmati di *Bombyx mori*. Atti Istit. Veneto Sc. 1887.
- Der Bau der Stigmen von *Bombyx mori*. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
- Vogler. Die Tracheenkiemen der *Simulium*-Puppen. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. Bd. 7. 1887.
- Beiträge zur Metamorphose der *Teichomyza fusca*. Illustr. Zeitschr. Entom. Vol. 5. 1900.
- Wahl, B. Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax* L. — Arb. a. d. Zool. Inst. Univ. Wien u. d. Zool. Stat. Triest. 12. Bd. 1900

- Wesenberg-Lund, C. Die litoralen Tiergesellschaften unserer größeren Seen. Internat. Revue Hydrobiol. Leipzig. 1. Bd. 1908.
- Williams, Th. On the Mechanism of aquatic Respiration and on the Structure of the Organs of Breathing in Invertebrate Animals. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. T. 12, 13, 14, 16, 17, 19. 1852—57.
- Wistinghausen, G. v. Über Tracheenendigung in den Sericterien der Raupen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
- Woodworth, C. W. Note on the respiration of *Aleurodes citri* (Ausz. v. A. Handlirsch, Zool. Centralbl. 9. Jahrg. No. 16/17. 1902). Canad. Entomolog. 1901.

Sechstes Kapitel.

Zirkulationsorgane und Leibeshöhle.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Allgemeines über Herz und Leibeshöhle	383
1. Das Herz	384
Morphologie des Herzens	384
Die Aorta	390
Hintere Arterien	392
Histiologischer Aufbau des Rückengefäßes	393
Innervation des Herzens	395
2. Diaphragmata und Blutbahnen der Leibeshöhle. Pericardial- diaphragma. Blutbahnen. Pulsierende Ampullen	396
3. Die Herztätigkeit	401
Systole und Diastole. Anzahl der Pulsationen	401
4. Die Eigenwärme der Insekten	402
5. Das Blut	405
Die Haemocyten. Phagocytose	406
6. Die Pericardialzellen (Nephrocyten)	411
7. Die Phagocytärorgane	413
Ostiumorgane	415
8. Der Fettkörper	415
Allgemeiner Bau und Lage	416
Histiologie des Fettkörpers (Fettzellen, exkretorische Zellen, Bakte- rioidzellen)	417
„Pseudovitellus“ der Homoptera	422
9. Leuchtorgane	424
10. Oenocyten	430

Gelegentlich der Besprechung der Respirationsorgane wurde auf das korrelative Verhältnis der Tracheen zum Zirkulationsapparat hingewiesen. Wenn nun auch in den meisten Fällen (einige Ausnahmen wurden schon erwähnt) dem Blute nicht mehr allein die Aufgabe zufällt, den Transport der Atemgase zu übernehmen, so ist doch ein Kreislauf oder wenigstens eine Bewegung der Hämolymphe schon mit Rücksicht darauf erforderlich, daß die in ihr enthaltenen gelösten Nährstoffe allen Geweben zugeführt werden müssen. Diese Blutbewegung zu bewirken, reicht als propulsatorischer Apparat im allgemeinen der Herzschnauze (das sog. Rückengefäß) aus. Wo dies nicht der Fall ist, treten accessoriale propulsatorische Organe auf, die als pulsierende Ampullen entwickelt sind und ihrerseits besondere Gefäße als Leitbahnen entsenden,

wie auch das eigentliche Herz eine vordere, nicht selbst pulsierende Aorta zu besitzen pflegt und in manchen Fällen auch aus seinem hinteren Ende Gefäße hervorgehen läßt (Ephemeriden). Wenn auch seitliche Arterien (und Venen) fehlen und das Blut vorwiegend in der Leibeshöhle zirkuliert, so ist doch für ein regelmäßiges Strömen in bestimmter Richtung einmal durch die Kontraktionen des Herzens von hinten nach vorn und ferner dadurch gesorgt, daß drei teilweise voneinander gesonderte Sinus (= Leibeshöhlenräume) bestimmte miteinander kommunizierende Blutbahnen bilden (Pericardial-, Circumintestinal- und Perineuralsinus). Diese Strömung des Blutes genügt zur ausreichenden Ernährung der Gewebe, ja sie kann auch mit Rücksicht auf die Atmung den Anforderungen entsprechen, wo z. B. eine Hautatmung besteht und das Tracheensystem stark reduziert ist (*Corethra*- und *Chironomus*-Larven). Im Hinblick auf diese und ähnliche Fälle ist es nicht möglich, dem Blute der Insekten jede Bedeutung als eines Trägers der Atemgase abzuspochen; auch bei wohlentwickeltem Tracheensystem dürfte diese Funktion des Blutes nur eingeschränkt, nicht aber ganz aufgehoben sein.

Die Leibeshöhle der Insekten besitzt keine eigene coelotheliale Auskleidung, welche sie von den in ihr gelegenen Organen sondert. Dennoch lehrt die Entwicklungsgeschichte, daß den Vorfahren der Hexapoden eine sekundäre Leibeshöhle zukam. Da der die inneren Organe in sich fassende Körperhohlraum einer Fusion der extracoelomialen Räume mit dem Coelom entspricht, wird man diese Leibeshöhle am passendsten als Mixocoel bezeichnen dürfen. Sie ist größtenteils von dem Fettkörper ausgefüllt, und in ihr zirkuliert das Blut, da besondere Blutgefäße (außer der Aorta) nur ausnahmsweise entwickelt sind (Haemocoel, Schizocoel).

1. Das Herz.

Das Herz, d. h. der eigentlich pulsierende Abschnitt des Rückengefäßes, liegt bei allen Insekten an der Dorsalseite des Abdomens. Es fehlt nur ausnahmsweise, z. B. unter den Apterygoten nach Berlese (1909) den Eosentomiden und Acerentomiden, bei welchen jedoch Diaphragmata (vgl. unten!) entwickelt sein sollen. Bei den Protapteriden ist das Herz vorhanden (Berlese, Schepotief, 1909). Das Fehlen des Rückengefäßes muß als ein sekundäres Verhalten angesehen werden. — Über das Herz der Cocciden existieren nur von List unsichere und dürftige Angaben, die sich auf *Orthezia cataphracta* Shaw. beziehen. Andere Autoren scheinen es nicht gefunden zu haben, und P. Mayer (1892) versichert ausdrücklich, daß bei *Coccus cacti* L. kein Rückengefäß entwickelt sei.

Morphologie des Herzens.

Die Ansichten der Autoren über den Bau des Insektenherzens sind recht verschieden, wie sich aus folgender Übersicht ergibt: Straus-Dürckheim (1828) und Newport (1839) vertreten die Auffassung, es handle sich um einen einfachen Schlauch, dessen seitliche Öffnungen (Lateralostien) sich durch innere Klappen schließen können, während vor diesen Ostien Taschenklappen entwickelt sein sollen, welche den Blutübertritt von Kammer zu Kammer regulieren und aus Falten der Herzwand bestehen. — Verloren (1844) meint, daß die Herzwand seitlich tiefe Einstülpungen besitze, welche, nach innen und vorn gerichtet, eine terminale Öffnung, das Ostium, tragen. Dieselben Ein-

stülpungen sollen zugleich, indem sie sich im Herzlumen zusammenlegen, den Blutstrom regeln. — Eine Reihe von Autoren sieht in dem Herzen ein in hintereinander gelegene Kammern eingeteiltes Rohr, dessen Kammerung der Segmentierung des Körpers entspreche. Die Kammern sollen durch Interventrikularklappen voneinander gesondert sein und je ein rechtes und ein linkes Ostium zum Eintritt des Blutes besitzen (Boas, Vogt und Yung, Fleischmann, Perrier, Kolbe). Nach anderer Darstellung (Taschenberg, Hatschek und Cori, Claus, Hayek, Judeich und Nitsche) sind die Kammern nicht durch Klappen, sondern durch Einschnürungen ihrer Wände voneinander abgegrenzt, welche ungefähr den Segmentgrenzen entsprechen. Eine dritte Reihe von Autoren endlich (R. Hertwig, Goette, Kennel, Huxley u. a.) betrachten das Herz als eine Röhre ohne Kammern und Interventrikularklappen mit symmetrischen Seitenostien. Nach Raillet, Altum u. a. wäre das Rückengefäß gekammert, die Grenzen zwischen den Kammern aber seien von Falten gebildet, welche zugleich die Ostien tragen. Henneguy läßt die Herzkammern miteinander durch Öffnungen kommunizieren, welche von hinten nach vorn gerichteten Klappenfalten angehören. An den Falten findet man jederseits ein Ostium ohne Klappe, durch welches die Herzhöhle mit der Leibeshöhle kommuniziert.

Popovici-Bazosanu (1905) suchte durch vergleichende Untersuchungen die morphologischen Verhältnisse des Herzens klar zu stellen und kam zu folgendem Resultat: „Das Herz der Insekten ist nicht gekammert, sondern eine kontinuierliche Röhre, in welcher das Bild der Kammerung nur durch das Zusammenklappen der Ostialfalten vorgetäuscht wird.“ Interventrikularklappen als besondere von den Ostialfalten differente Einrichtungen existieren nicht. Die Interventrikularklappen sind, wo sie vorkommen, Ostialfalten, die nach Verschuß der zugehörigen Öffnungen übrig geblieben sind und nur noch als Ventile wirken. Die sogenannten Interventrikularklappen fehlen jedoch in der Regel ganz. Es besteht somit eine wesentliche Übereinstimmung zwischen dem Herzen der Insekten und Crustaceen.

Popovici-Bazosanu's Untersuchung erstreckte sich zunächst auf die *Chironomus*-Larve, bei welcher das Herz vom 5.—11. Segment reicht und sich vorn in die Aorta fortsetzt. Dieses Herz stellt einen bestimmten Strukturtypus dar und zeigt folgenden Bau: Am hinteren Ende liegen zwei Terminalostien. Die im 8.—10. Segment gelegenen Lateralostien sind gut entwickelt, die des 5.—7. Segmentes weniger gut. Von den Rändern der ersteren (des 8.—10. Segmentes) springen Falten in das Herzlumen vor, welche an den Terminalostien schräg von hinten nach vorn gerichtet sind, an den Lateralostien senkrecht zu den Seitenwänden des Rückengefäßes stehen. Zwischen zwei aufeinanderfolgenden Lateralostienpaaren liegen je zwei Lateralzellen der Herzwand einander gegenüber, welche nach innen vorspringen. Als Klappen können sie weder auf Grund ihrer Struktur noch ihrer Funktion bezeichnet werden, und Popovici-Bazosanu nennt sie „Muskelpelotten“. — „Die Terminalostien haben die Gestalt von zwei Mundöffnungen“; jede besteht aus zwei Lippen, die sich, basal breit angesetzt, zu dünnen Randsäumen verschmälern. Jede Lippe hat einen Kern; die Lippen werden bei der Systole derart geschlossen, daß die beiden Kerne einander berühren. Das hintere Lateralostienpaar ist ebenso gebaut wie die Terminalostien, und auch die nächstfolgenden (nach vorn) sind nicht

wesentlich von ihnen verschieden (Fig. 275). An der Stelle, welcher das vierte Ostienpaar angehören sollte, ist das Herz erweitert, und an seinen Seitenwänden findet sich eine schwache, am Grunde nicht mehr offene Vertiefung. An Stelle des 5. und 6. Ostienpaares sind nur noch die Erweiterungen des Herzschlauches vorhanden. Im vierten Körper-

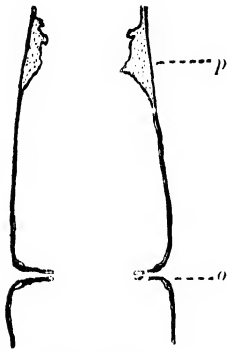


Fig. 275.

Das zweite Lateralostienpaar des Herzens der Larve von *Chironomus* in der Diastole. (Popovici-Bazosanu 1905.)

o Ostium. *p* Pelotte.

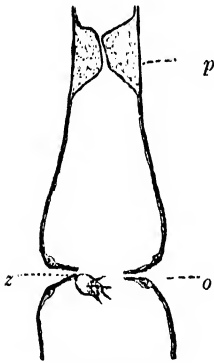


Fig. 275a.

Zweites Lateralostienpaar des Herzens der *Chironomus*-Larve in der Systole. (Popovici-Bazosanu 1905.)

p Pelotte. *o* Ostium. *z* (exkretorische?) Zelle.

segment wird ein 7. Pelottenpaar (P.-B. zählt von hinten nach vorn), während der Systole deutlich, zu welchem ein Ostienpaar gehört. (P.-B. fand zuweilen eine den Lippen der Ostien ansitzende Zelle, der er exkretorische Tätigkeit und die Aufgabe zuschreibt, das Blut vor seinem Eintritt in das Herz zu reinigen.)

Ganz ähnliche Verhältnisse wie hier, daß nämlich nur die (3) hinteren Lateralostienpaare funktionieren, die vorderen (3) Paare aber funktionslos bleiben, konstatierte auch Pantel (1898) bei der *Thrixion*-Larve. Wesentlich dasselbe Verhalten wie *Chironomus* zeigt auch die Larve von *Tanyptus*, doch sind Ostien und Pelotten besser entwickelt, und alle Ostienpaare sind in Funktion.

Einen zweiten Bautypus des Insektenherzens repräsentiert das Rückengefäß einer anderen *Chironomus*-Larve (unbestimmter Art). Es endet auch hier mit einem Terminalostienpaar (Fig. 276), vor welchem (an der Grenze zwischen 9. und 10. Segment) das eine Zweiteilung des Herzens bedingende Klappenpaar liegt. Nahe hinter den Klappen befindet sich das wohlentwickelte erste Lateralostienpaar. Die Klappen sind schräg von hinten nach vorn gerichtete, bewegliche Falten der Herzwand, welche nach Jaworowski (1879) aus lateralen Herzwandzellen entstehen. Im vorderen Herzabschnitt sind vier rudimentäre Ostienpaare vorhanden. Diesen Strukturtypus (im einzelnen mit geringen Abweichungen) findet man bei der



Fig. 276.

Hinterer Herzabschnitt der Larve von *Chironomus*. (Popovici-Bazosanu 1905.)

k Klappe. *1lo* erstes Lateralostienpaar. *to* Terminalostium.

Larve von *Chironomus plumosus* L., *Ch. dorsalis* Meig., *Ch. variegatus* Winn., *Ch. riparius* Meig.

Verson (1908) kommt durch Untersuchungen an *Sericaria (Bombyx) mori* L. wesentlich zu demselben Resultat wie Popovici-Bazosanu. Die acht Paare der Flügelmuskeln sind zwar streng segmental angeordnet, dem Rückengefäße selbst aber fehlt jede Segmentierung; es ist ein ein-

faches muskulöses Rohr ohne Klappen und Interventrikularsepten, also ohne jede Kammerung, das hinten blind endigt. Die sieben lateralen Ostienpaare sind zu eng, um Haemocyten in das Herzlumen eintreten zu lassen. — Die blinde Endigung des Herzens ist übrigens nicht bei allen Insekten zu konstatieren; so ist beispielsweise das Rückengefäß der entomophagen Hymenopterenlarven hinten weit geöffnet und nimmt das Blut aus der „Schwanzblase“ (vgl. Respirationsorgane und Darm) auf (Seurat 1899).

Zawarzin (1911) untersuchte das Herz der *Aeschna*-Larve und kam zu folgenden Resultaten. Die hintere (8.) Herzkammer ist am größten und nimmt das ganze neunte Segment ein. Sie hat zwei mit Klappen versehene Lateralostien und ist durch eine Klappe von der vorhergehenden Kammer gesondert. Wenn ich die an dieser Stelle etwas unklare Darstellung Zawarzin's richtig verstehe, besitzen nur die beiden letzten Kammern laterale Ostien, während die übrigen (7?) Kammern diese Öffnungen vermissen lassen. Alle Kammern des ostienlosen vorderen Abschnittes sind durch einfache taschenförmige Klappen voneinander gesondert, und der Wand jeder Kammer gehört an der Stelle, welche

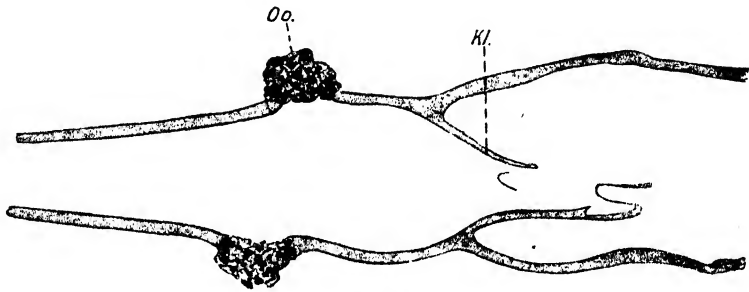


Fig. 277.

Flachschnitt durch das Herz der *Aeschna*-Larve. Vergr. 125:1. (Zawarzin 1911.)
Kl Klappe zwischen den Kammern. Oo Ostiumorgan.

die Lateralostien einnehmen müßten, ein Paar von „Ostiumorganen“ (Fig. 277, Oo) an. Ferner gehört ein Paar dieser Ostiumorgane zu der Wand der Aorta im Mesothorax (vgl. Pericardialzellen).

Das Rückengefäß der jungen *Ctenophora*-Larve (Tipuliden) ist nur an seinen beiden Enden offen. Hinten nimmt es arterielles Blut auf (vgl. Respirationsorgane, Tracheenendigung in der Leibeshöhle) und erstreckt sich vom letzten Segmente bis zum Cerebralganglion. Es ist ein aus vollständig homogener kontraktiler Substanz aufgebauter Schlauch, dessen Wand in regelmäßigen Abständen in der Längsrichtung gestreckte, spindelförmige Kerne enthält. Die Kerne sind selbst kontraktile (? D.) und werden bei der Systole sphärisch. Vorn finden sich zwei Faltenklappen, welche das Zurückströmen des Blutes ins Herz verhindern. Das Rückengefäß enthält rein arterielles Blut.

Die Lage des Herzens kann in gewissen Grenzen wechseln. Bei den Muscidenlarven ist es nicht durch die Flügelmuskeln an der Haut, sondern an den beiden Tracheenstämmen befestigt, und es entfernt sich z. T. so weit von der Rückenhaut, daß sich der gefüllte Kropf zwischen sie und das Herz einschieben kann.

Das Rückengefäß von *Bombus* besteht aus fünf gesonderten Kammern, deren vordere sich in die Aorta fortsetzt. Jede Kammer verschmälert

(siehe Pfeilrichtung in Fig. 278). Man kann vermuten, daß dieser von Grobden (1875) beschriebene eigenartige Herzbau einerseits durch die Atemröhre, andererseits auch durch die Tracheenkiemen bedingt sei. Der hintere Blutstrom muß in die lange Atemröhre eingetrieben werden (s. pulsierende Ampullen und hintere Arterien der Ephemeriden) und die Tracheenkiemen durchfließen. Dies würde, wenn die hintere Aorta nicht entwickelt wäre, durch die Pulsation des Herzens allein nicht ermöglicht werden können. So kommt der doppelte Kreislauf zustande, welcher in ähnlicher Form bei den Ephemeriden wiederkehrt. —

Schon Wedel (1855) unterscheidet bei *Menopon pallidum* Nitzsch das eigentliche Herz als kurzen hinteren kontrak-

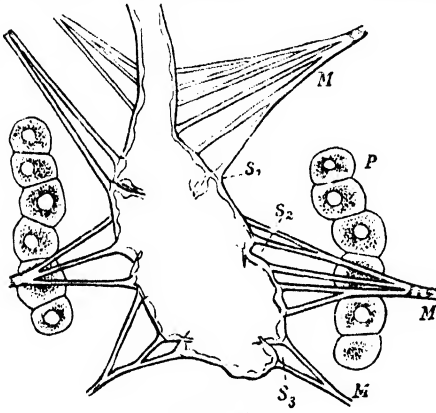


Fig. 279.

Herz von *Nirmus*. Vergr. (Fulmek 1905.)
S₁—S₃ die 3 Ostienpaare. M Herzsuspensorien (quergestreifte Muskeln). P Reihe von 6 großen Zellen (Große „Fotkörperwülste“).

tilen und die vordere lange Aorta als gefäßartigen Abschnitt des Rückengefäßes. Ebenso fand Kramer (1869) bei *Lipeurus jejunos* Nitzsch und Fulmek (1905) bei vielen Mallophagen (*Lipeurus baculus* Nitzsch, *Goniocotes compar* Nitzsch, *Trichodectes subrostratus* Nitzsch, *Gyropus gracilis* Nitzsch und *Nirmus*) das Herz sehr verkürzt und topographisch auf die hintere Abdominalregion beschränkt. Nur dieser Abschnitt des Rückengefäßes ist mit Ostien versehen und stellt den propulsatorischen Apparat dar. Das an der Grenze des 7. und 8. Abdominalsegmentes gelegene Herz von *Nirmus* zeigt

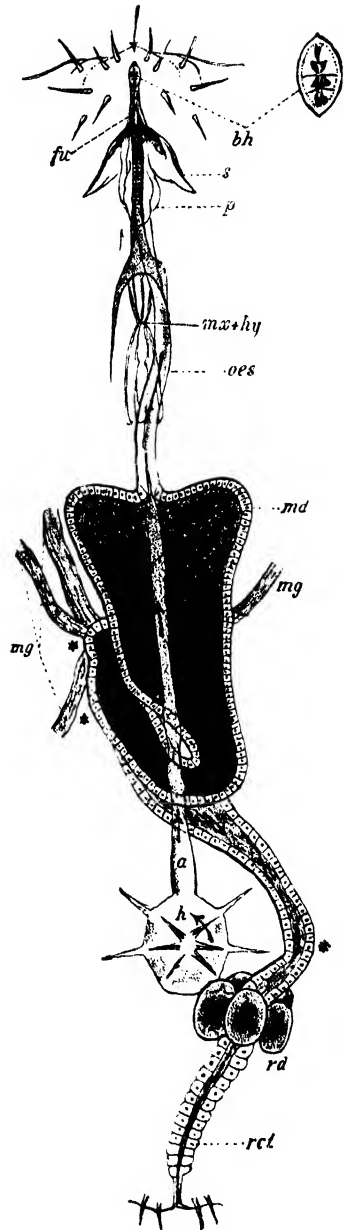


Fig. 280.

Rückengefäß und Darm von *Haematopinus spinulosus* Burm.
Vergr. (Provazek 1905.)

bh Bohrstachelscheide. fu Futura's Stütze der Scheide. p Saugvorrichtung. mx Maxille. hy Hypopharynx. oes Ösophagus. md Mitteldarm. rd Rectaldrüsen. rct Rectum. mg Vasa malpighii. h Herz. a Aorta.

drei Spaltenpaare, jederseits drei Paare quergestreifter mehrköpfiger Flügelmuskeln und rechts und links eine Reihe von 6 großen Pericardialzellen (Fig. 279). Bei *Lipeurus baculus* Nitzsch liegt das Herz stets asymmetrisch, nach links verschoben im 7. Abdominalsegment und besitzt ebenfalls 3 Ostienpaare, während bei den übrigen genannten Arten nur 2 Ostienpaare entwickelt sind. Das Herz ist hinten blind geschlossen.

Auch bei den Physopoden ist der Herzabschnitt des Rückengefäßes sehr kurz. Er liegt im 8. Abdominalsegment und besitzt ungefähr dessen Länge, welche die Breite (des Herzens) nur wenig übertrifft. Die lange dünne Aorta läßt sich bis in den Thorax verfolgen (Jordan 1888). Ebenso ist bei den Psociden und Pediculiden (*Haematopinus spinulosus* Burm.) das Herz stark verkürzt und die Aorta entsprechend lang. Bei *Haematopinus* besitzt es drei Spaltenpaare. Die lange Aorta erscheint zylindrisch und nur segmental ein wenig aufgetrieben (Fig. 280); Provazek 1905.

Die Aorta.

In den meisten Fällen setzt sich das Herz vorn in einen gefäßartigen, gewöhnlich nicht pulsierenden, ostienlosen Abschnitt fort, die Aorta, welche übrigens bei manchen Insekten fehlen soll (*Cimex*-Larve). Sie bleibt entweder einfach, oder es kommt zu Komplikationen, die wir weiterhin noch kennen lernen werden. Über die vordere Endigung der Aorta, welche das Blut des Herzens an den Leibeshöhlenraum des Kopfes abgibt, gehen die Berichte auseinander, und es ist nicht wahrscheinlich, daß sie sich bei allen Hexapoden übereinstimmend verhält. Die Aorta ist in vielen Fällen um so länger, je kürzer das Herz ist (Mallophagen, Psociden, Physopoden, Pediculiden), kann aber auch durch Windungen eine beträchtliche sekundäre Verlängerung erfahren, unabhängig von der Länge des Herzens (Lepidoptera, Hymenoptera pr. p.).

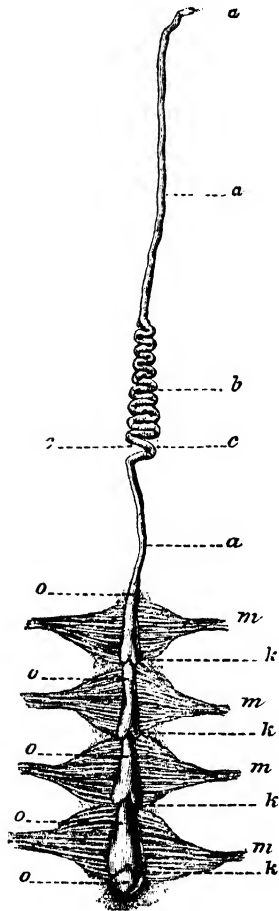


Fig. 281.

Herz und Aorta von *Apis mellifica* L. Vergr. (Pissarew 1898.)

a Aorta. b Windungen der Aorta. c Hülle. k Klappen. m Muskeln. o Abteilungen des Rückengefäßes.

Bei den Mallophagen scheint die ziemlich scharf abgesetzte Aorta im Kopfe zu endigen. Bemerkenswert ist, daß ihr hinterer Abschnitt bis zum Thorax noch selbständig pulsiert (eine Pulsation der Aorta auf zwei Pulsationen des Herzens), der vordere dagegen nicht (Fulmek 1905).

Nach Pissarev (1898) beschreibt die Aorta von *Apis mellifica* L. 18 Schlangenwindungen (Fig. 281). Die Bedeutung dieses Verhaltens sieht Arnhart (1906) in folgendem: bei der Systole hat das Blut nur den Weg durch die Aorta offen und kann den durch ihre Schlangenwindungen bedingten Widerstand überwinden. Bei der Diastole könnte

die Füllung des Herzens mit Blut durch die Ostien und durch die Aorta stattfinden; da aber der Widerstand in der Aorta größer ist, tritt das Blut nur durch die Ostien ein. Somit verhindern die Schlangenumwindungen die Rückkehr des zum Gehirn geströmten Blutes ins Herz. Die Klappe ist hier durch die spezielle Form ersetzt, welche die Aorta angenommen hat. Im Herzen selbst regulieren die Klappen bei der kontinuierlichen Kontraktion des Herzens von hinten nach vorn den Blutstrom derart, daß aus keiner vorhergehenden Kammer Blut in die folgende zurückfließen kann.

Bei *Megachile bombycina* Rad. ist jedes Lateralostium von vier Lippen begrenzt, zwei vorderen, welche sich zur Bildung einer Klappe miteinander vereinigen, und zwei hinteren, welche frei bleiben (Fig. 282).

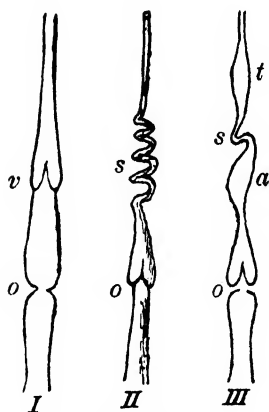


Fig. 282.

Schema des Herzens und der Aorta: I der Larve von *Chironomus*, II von *Apis mellifica* L., III von *Megachile bombycina* Rad. (Popovici-Bazosanu 1910.)

v Klappe. o Ostien. s Aortenwindungen. t thorakale Ampulle. a abdominale Ampulle.

Erklärung zu Fig. 283.

Anatomie eines Schmetterlings (*Danaus archippus* F. ♀. Vergr. (Nach Burgess aus Hennequy 1904.)

a Antenne. ph Pharynx. pl Palpus labialis. t Rüssel. g Gehirn. usg Unterschlundganglion. I—III erstes bis drittes Thoraxsegment. b₁, b₂, b₃ die Coxen der 3 Beinpaare. bm Muskeln. ac Aorta cephalica. oe Ösophagus. hg thorakale Ganglienmasse. sd Speicheldrüse einer Seite (die andere kurz vor ihrer Mündung abgeschnitten). 1—9 die Abdominalsegmente. h Herz. sm Kropf. cm Mitteldarm. ag abdominale Ganglienknoten. ed Dünndarm. c Blinddarm r Rectum. vm Vasa malpighii. ov Ovarialstränge der linken Seite (die der rechten abgeschnitten). ore distale Enden der Ovarialstränge. bc Bursa copulatrix. ovc deren gesonderte Ausmündung. od Ovidukt. vag Vagina. wo Genitalöffnung. ad Anhangsdrüsen, teilweise abgeschnitten. vk Verbindungskanal zwischen Vagina und Bursa copulatrix. an After.

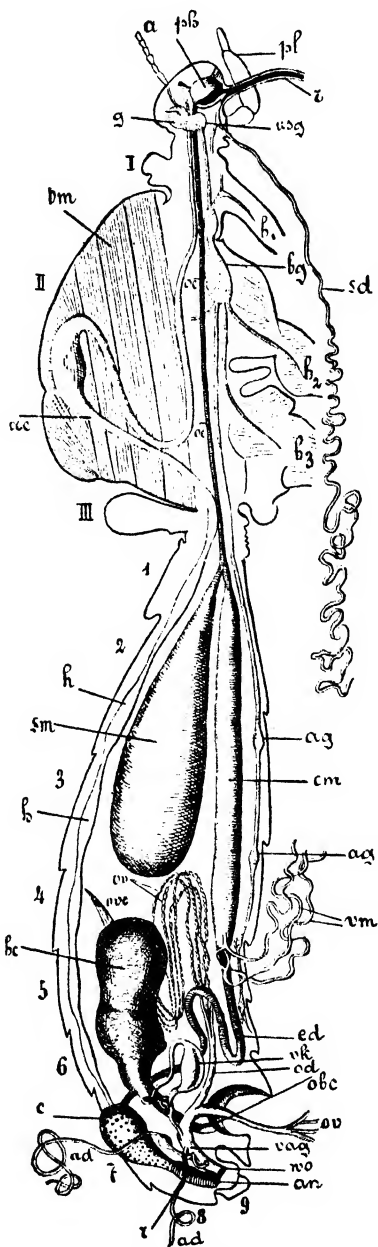


Fig. 283.

Im ersten Abdominalsegment geht das Herz in die Aorta über, welche bei ihrem Eintritt in den Thorax zwei Ampullen aufweist, eine noch im Abdomen gelegene und eine thorakale. Zwischen beiden Ampullen beschreibt die hier schwachkalibrige Aorta einen Bogen (Fig. 282), der vielleicht dieselbe Bedeutung hat, wie die Schlangenwindungen der Bienenaorta. Die Ampullen sind als propulsatorische Apparate tätig (Popovici-Bazosanu 1909-10).

Ein besonderes Verhalten der Aorta ist ferner von den Lepidopteren bekannt geworden. Sie beschreibt im Thorax eine starke Krümmung dorsalwärts und erweitert sich zwischen dem hinteren auf- und dem vorderen absteigenden Schenkel zu einem ziemlich großen Blutraum (Fig. 283).

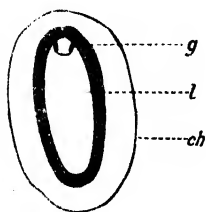


Fig. 284.

Querschnitt durch die mittlere Schwanzborste von *Cloëon dipterum* L. (Larve). Vergr. (Popovici-Bazosanu 1905.)

g Schwanzborstengefäß,
l Leibeshöhle der Borste.
ch Chitin.



Fig. 285.

Lateralborste der Larve von *Cloëon dipterum* L. im Querschnitt. (Popovici-Bazosanu 1905.)

und Creutzburg (1885) näher untersucht. Nach ihren Befunden an *Cloëon dipterum* L. erweitern sich die Blutkanäle der Schwanzborsten, welche als selbständige Gefäße (Zimmermann 1880) in der mittleren Borste der Dorsalwand, in den Seitenborsten der Ventralwand (Fig. 284, 285) anliegen (Popovici-Bazosanu), im letzten Abdominalsegmente zu einer birnenförmigen Kammer, welche mit dem Rückengefäß in direkter Verbindung steht und von diesem bei der Systole einen Teil der im hinteren Herzende befindlichen Blutmasse erhält, um sie durch selbständige Pulsationen in die Schwanzborstengefäße zu treiben (Fig. 286). In diesen fließt also das Blut von vorn nach hinten, während es im Rückengefäß wie bei allen Insekten von hinten nach vorn strömt. Der selbständig pulsierende Abschnitt hätte nach

Zimmermann (1880) beobachtete an der dorsalen Wand des Rückengefäßes der Larve von *Cloëon dipterum* L. im Mesothorax eine Blase, welche nach Popovici-Bazosanu eine vorübergehende Erweiterung des Herzlumens darstellt, verursacht durch den starken Blutdruck in diesem Abschnitt. Ähnliche blasige Anschwellungen sah der letzterwähnte Autor auch bei jungen Individuen von *Blatta germanica* L. als vorübergehende Erscheinungen. Drenkelfort (1910) findet bei *Siphylurus lacustris* Etn. im Meso- und Metathorax je eine mit Blut gefüllte Aussackung der vorderen Aorta, welche der Larve und Imago eigen sind, und glaubt sie als pulsierende Ampullen (Flügelherzen) ansehen zu müssen, welche das Blut in die Flügel treiben. Am besten meint er, sei diese Ansicht dadurch gestützt, „daß bei *Cloë*, die nur das vordere Flügelpaar besitzt, sich nur eine Aussackung (im Mesothorax), bei *Siphylurus lacustris* Etn. dagegen, die zwei Flügelpaare besitzt, auch zwei Aussackungen vorfinden, und daß diese Aussackungen bei letzterer hinsichtlich ihrer Größe sich genau zu einander verhalten wie die Vorderflügel zu den Hinterflügeln.“

Hintere Arterien.

Die schon seit längerer Zeit bekannte Blutzirkulation in den Schwanzborsten der Ephe-
meridenlarven wurde von Zimmermann (1880) und Creutzburg (1885) näher untersucht. Nach ihren Befunden an *Cloëon dipterum* L. erweitern sich die Blutkanäle der Schwanzborsten, welche als selbständige Gefäße (Zimmermann 1880) in der mittleren Borste der Dorsalwand, in den Seitenborsten der Ventralwand (Fig. 284, 285) anliegen (Popovici-Bazosanu), im letzten Abdominalsegmente zu einer birnenförmigen Kammer, welche mit dem Rückengefäß in direkter Verbindung steht und von diesem bei der Systole einen Teil der im hinteren Herzende befindlichen Blutmasse erhält, um sie durch selbständige Pulsationen in die Schwanzborstengefäße zu treiben (Fig. 286). In diesen fließt also das Blut von vorn nach hinten, während es im Rückengefäß wie bei allen Insekten von hinten nach vorn strömt. Der selbständig pulsierende Abschnitt hätte nach

Creutzburg (gegen Verloren) keine Kommunikation mit der Leibeshöhle. An seinem vorderen Ende ist ein Klappenapparat entwickelt, der „aus zwei der Symmetrieebene des Tieres parallelen Membranen, welche als Fortsätze des Rückengefäßes nach hinten gerichtet und an einer Einstülpung des Gefäßes befestigt sind“, besteht. Die Klappen legen sich bei der Diastole zusammen und verhindern ein Strömen des Blutes nach vorn, lassen es aber bei der Systole in die Schwanzgefäße (nach hinten) fließen. Aus diesen tritt es durch langovale Seitenöffnungen und durch eine terminale Öffnung in den circumvaskulären Leibeshöhlenraum der Schwanzborste ein und fließt in diesem von hinten nach vorn (Zimmermann). — Physiologisch dürfte diese Vorrichtung, welche in einfacher Weise die Richtung des Blutstromes umkehrt, dieselbe Bedeutung für die Schwanzborsten haben, wie die kontraktile Ampullen im Kopfe der Orthopteren für die Antennen, nämlich die ausreichende Versorgung dieser langen englumigen Körperanhänge mit Blut. Bei den Ephemeriden könnte auch an eine respiratorische Funktion der Schwanzborsten gedacht werden (Zimmermann), die aber doch wohl nur sekundär und in geringem Grade für die Larve, keineswegs aber für die Imago in Frage kommt. Übrigens konstatierte Zimmermann die Schwanzborstengefäße auch bei anderen Ephemeridenarten, mit Sicherheit jedoch nur bei den Larven. — Auch Popovici-Bazosanu (1906) stellte das Vorhandensein der Caudalgefäße bei verschiedenen Ephemeridenlarven (*Tricorythus*, *Baëtis* usw.) fest und konnte es auch für die Imagines nachweisen. Diese Gefäße sind also keine ausschließlich larvalen Organe. Zugleich zeigt ihr Vorhandensein bei der Imago, daß sie wesentlich im Dienste der Ernährung der Caudalanhänge stehen und somit auch bei der Larve für die Atmung nur accessorisch in Betracht kommen können.

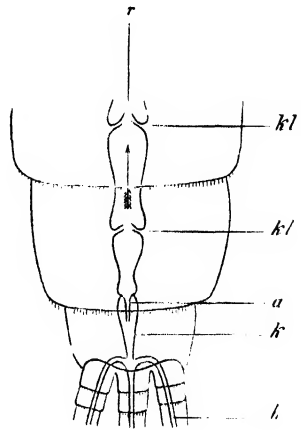


Fig. 286.

Die drei letzten Abdominal-segmente von *Cloëon dipterum* L. mit den Basalteilen der drei Schwanzborsten. (Zimmermann 1880.)

r Rückengefäß. kl Ostien k letzte Kammer mit ihrer Klappe. (a) b Schwanzborstengefäß.

Histiologischer Aufbau des Rückengefäßes.

Die Wand des Insektenherzens ist auffallend dünn und setzt sich aus einer rechten und linken Reihe symmetrisch angeordneter Muskelzellen zusammen, welche sich in der Sagittalebene dorsal und ventral mit einander in Verbindung setzen (Bergh 1902). Die Muskelwand (sogen. „Media“) kann außen von einer bindegewebigen Hülle, der Adventitia, umschlossen sein, welche nach Graber (1872) bei Heuschrecken und Käfern sowie bei gewissen Apiden eine elastische Struktur besitzt. Nach Bergh (1902), bestätigt durch Zawarzin (1911), besteht sie aus einem Bindegewebe mit meist spindelförmigen Zellen, deren längliche Kerne mit ihrer Achse der Gefäßwand parallel liegen. Bei sehr kleinen Insekten pflegt die Adventitia zu fehlen. — Eine endotheliale Auskleidung fehlt dem Insektenherzen ebenso wie eine Intima,

welche, wo sie vorhanden zu sein scheint, dem Sarcolemma der Wandmuskulzellen entspricht (Version 1908).

Die Wandmuskulzellen können ein sehr verschiedenes Aussehen haben, und ihr cytologischer Bau variiert sehr stark. „Bei ganz kleinen Larven können es einfache kontraktile Zellen ohne irgendwelche Differenzierung von Muskelfasern sein (Protoplasmakontraktilität), oder es können in jeder Zelle eine Anzahl ziemlich weit voneinander getrennter, glatter Primitivzylinder (= Fibrillenbündel oder Muskelsäulchen) zur Entwicklung kommen. Bei größeren Formen ist die kontraktile Substanz mehr oder weniger ausgesprochen quergestreift. Entweder sind nun hier die Primitivzylinder (wie bei den Larven von *Stratiomys* und *Rhagium*) weit voneinander getrennt, und die Zellen enthalten dann oft jede nur einen einzigen großen runden Kern (sodass sie habituell stark vom Typus der quergestreiften Muskelzellen abweichen; dabei

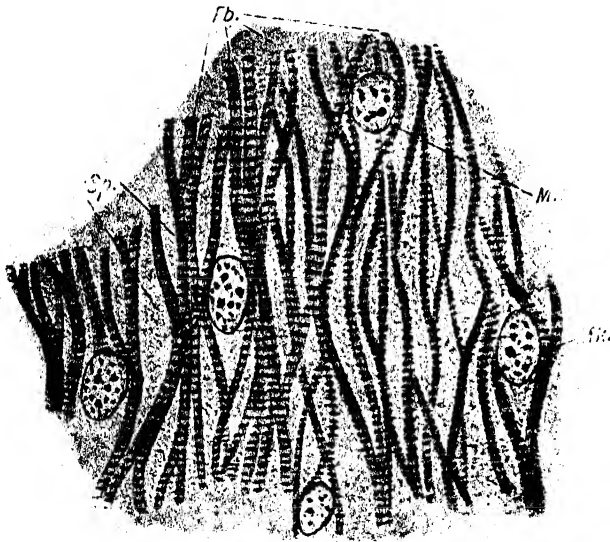


Fig. 287.

Flachschnitt durch das Herz einer Larve von *Aeschna* auf der Höhe der Muscularis. Vergr. 1100 : 1. (Zawarzin 1911.)

Fb Myofibrillenbündel. Sp Sarcoplasma. Mk Kerne.

sind sie auch oft stark abgeplattet und dünn); oder die Primitivzylinder sind in dichter Anordnung vorhanden, und die dünnen abgeplatteten Zellen enthalten zahlreiche Kerne (*Aeschna* und verwandte Formen, Fig. 287); oder es präsentieren sich die Zellen als echte dicke quergestreifte Muskelprimitivbündel mit zahlreichen länglichen Kernen (= Myen.

Zus. d. Verf.) und dicht gestellten Primitivzylindern (*Dytiscus*)"; Bergh (1902).

Zawarzin (1911) brachte bei der *Aeschna*-Larve die dorsale und ventrale Grenzlinie, in welcher die rechte und linke Herzwand einander berühren, durch Anwendung von Methylenblau zur Anschauung. Diese Grenzlinien verlaufen nicht gestreckt, sondern im Zickzack (Fig. 288), und beide stehen durch alternierende Quernähte mit einander in Verbindung. Die Nähte erstrecken sich nur von der „Intima“ (= inneres Sarcolemma) bis zu der äußeren (Sarcolemma-) Membran, welche die Muscularis von der Adventitia trennt, und grenzen, was auch Bergh schon annahm, die einzelnen Muskeleinheiten der Herzwand von einander ab.

Innervation des Herzens.

Das Herz wird vom sympathischen Nervensystem und der Bauchkette aus innerviert (s. Nervensystem). Über die Verteilung der Nerven am Herzen, über welche nur wenige Angaben vorliegen, macht neuerdings Zawarzin (1911) wertvolle Mitteilungen. Nach seiner Darstellung verlaufen seitlich am Herzen zwei Nervenstämmchen, die aus etwa 10 marklosen Nervenfasern bestehen und in ihrem ganzen Verlaufe große, mehr oder minder spindelförmige Varikositäten aufweisen, in welchen das Fibrillennetz häufig gut hervortritt. Diese beiden Herznerven entspringen wahrscheinlich aus den Herzganglien des Mundmagenervensystems und erstrecken sich bis zur letzten „Kammer“, wo sie starke Äste an die Flügel-(Fächer-) Muskeln abgeben. Im Bereiche des Herzens treten in die Herznerven feinste Nerven ein, welche aus den die intersegmentalen Muskeln versorgenden, den Ganglien der Bauchkette entspringenden motorischen Nerven stammen und aus 3—4 marklosen Fäserchen bestehen. Bei ihrem Eintritt in den Herznerven verzweigen sie sich T-förmig, und die Teilungsstelle markiert sich durch eine dreieckige variköse Verdickung. Bei *Cordulia aenea* L., *Periplaneta americana* L. und *Gryllus domesticus* L. sind die paarweise eintretenden Seitennerven segmental angeordnet. Bisweilen geben sie vor ihrer Eintrittsstelle in die Herznerven Endverzweigungen an die Herzmuskeln ab.

Die motorischen Endverzweigungen des Herzens stammen aus den Seitennerven und liegen nach innen von der Adventitia direkt auf den Muskelzellen. Die Ostiumorgane (vgl. Pericardialzellen) werden von den Herznerven mit Endverzweigungen versorgt; drei Fasern treten an jedes Organ heran, von welchen eine wahrscheinlich motorischen Charakter hat. Die Nerven des Septums entspringen von den motorischen Nerven, die in das Herz eintreten, sowie von den motorischen Nerven der intersegmentalen Muskeln. Die Flügelmuskeln werden jedesmal von zwei aus den Herznerven entspringenden Zweigen versorgt. — Ganglienzellen und -knoten fehlen im Bereiche des Herzens vollständig.

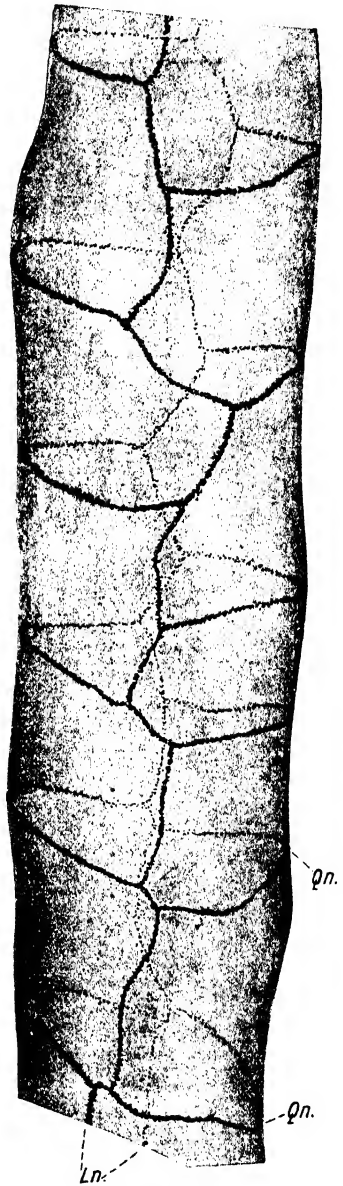


Fig. 288.

Herz einer *Aeschna*-Larve.
Vergr. 60:1. (Zawarzin 1911.)
Ln Längsnähte. Qn Quernähte.

2. Diaphragmata und Blutbahnen der Leibeshöhle.

Für eine größere Anzahl von Insekten ist ein Pericardialseptum nachgewiesen worden, d. h. eine dorsale quere Membran, durch welche das Rückengefäß ventral untergriffen und seitlich rechts und links an der Körperwand befestigt wird. Der Dorsalseite dieses Septums gehören die sogen. Flügel- oder Fächerermuskeln an, welche, an der seit-

lichen Körperwand entspringend, sich ventral vom Herzen miteinander in Verbindung setzen. Graber (1872) stellt eine direkte Verbindung des Rückengefäßes mit dem Pericardialseptum in Abrede, konstatiert aber eine indirekte Verbindung durch Vermittlung von feinen Fibrillen elastischer Natur, welche an der Adventitia des Herzens endigen. Vosseler (1891) faßt Graber's Bindegewebsfibrillen als Muskelfasern auf, welche an die Herzwand herantretend die Diastole aktiv mit bedingen sollen. Neuerdings bestätigt wieder Popovici-Bazosanu (1905) Graber's Befunde und weist die bindegewebige („elastische“) Natur der fraglichen Fibrillen nach. Sie bilden Netze im Pericardialseptum und gehen in die Herzadventitia über, welche aus netzartig verschlungenen Fibrillen zusammengesetzt ist. Die elastischen Fibrillen gehen von der Körperwand aus (gegen Graber, der sie von der Oberfläche der Muskelfasern abtreten läßt) und (Fig. 289) spielen eine passive Rolle, indem sie bei der Diastole die Erweiterung des Herzlumens erleichtern. Die Fächerermuskeln sind bei der *Chironomus*-Larve nur sehr schwach entwickelt; bei der *Tanypus*-Larve entspringen sie nach Popo-

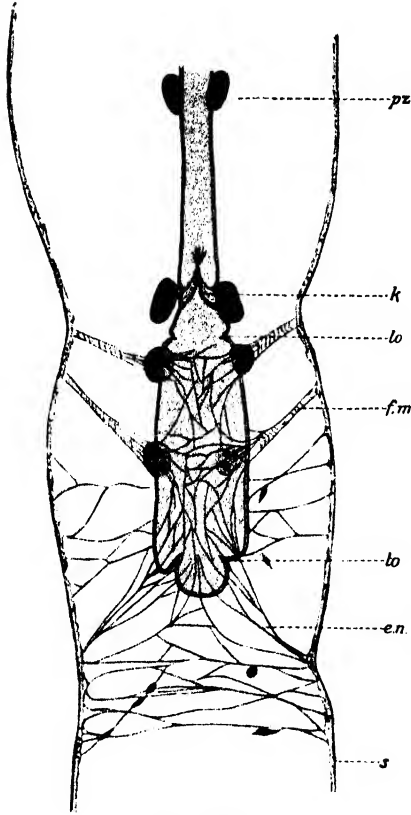


Fig. 289.

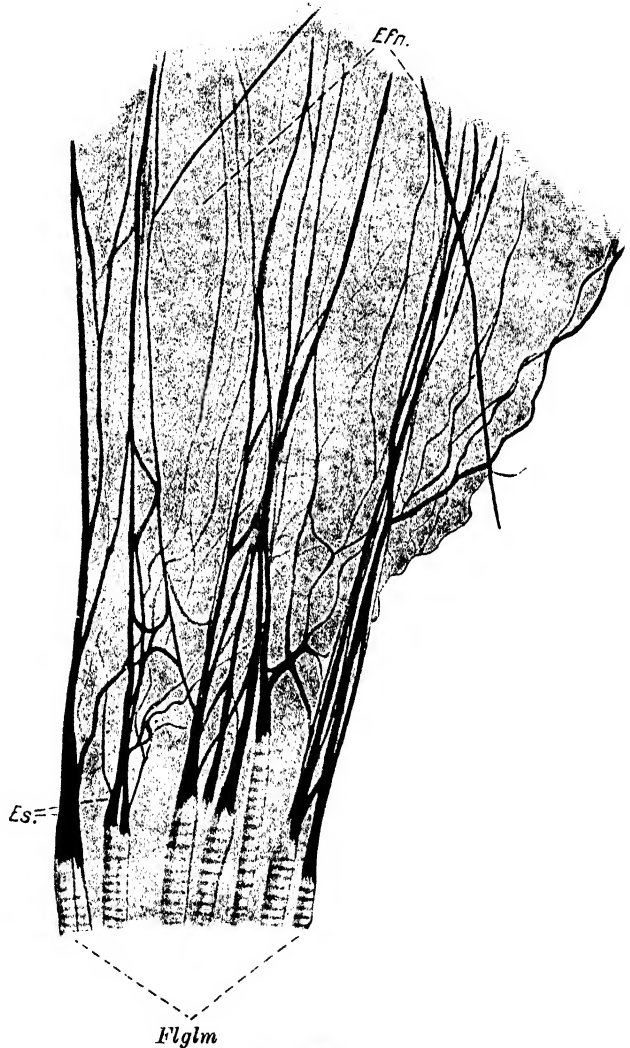
Hinterer Körperteil der Larve von *Chironomus dorsalis* Meig., vergr. (Popovici-Bazosanu 1905.)

pz Pericardialzellen, k Klappe, lo Lateralostien, fm Fächerermuskel, to Terminalostien, s Körpersegment, en elastisches Netz.

vici-Bazosanu an den Tracheen, nicht an der Körperwand, ein Verhalten, das auch Weismann (1864) schon bei anderen Dipteren feststellen konnte. — Pérez (1908) fand bei den Muscidenlarven ebenfalls das Herz vollständig von einem elastischen Fasernetz umhüllt, welches namentlich in der hinteren Region entwickelt ist. Es zeichnet sich durch seine Affinität zu Kernfarbstoffen aus und entsendet von Strecke zu Strecke stärkere Fasern, welche sich auf ihrem Wege verzweigen oder miteinander in Verbindung treten können und sich z. T. direkt an das Integument ansetzen, z. T. bei längerer Streckung auf

ihrem Wege eine große Pericardialzelle mit ihren Fibrillen netzartig umstricken, um jenseits der Zelle wieder als einheitliche Stränge zu Sehnen intervisceraler Muskeln zu werden, welche sich mit ihrem anderen Ende an Tracheen oder an den Enddarm ansetzen. — Bei der *Aeschna*-Larve wird der hintere Abschnitt des Septums durch die Flügel-muskeln und das mit ihnen verbundene „elastische Pericardium“ gebildet. Die Flügel-muskeln bestehen hier aus typisch quergestreiften Fasern, welche an der Hautdecke beginnend in die sogen. elastischen Sehnen übergehen, welche, sich verzweigend, das „elastische Fasernetz“ zusammensetzen (Fig. 290). Im vorderen (ostienlosen) Herzabschnitt enthält das Septum nur wenige Muskelzellen, die am Herzen in Sehnen übergehen. Diese Sehnen („elastische Fasern“) hält Zawarzin (1911) für chitinös. — Das Pericardialseptum der *Cimber*-Larve stellt eine Lamelle dar, welche in ihrer ventral vom Herzen gelegenen Partie äußerst zart bleibt und seitliche Muskelfasern zur Haut entsendet. Die Muskelfasern konvergieren hier nicht und bilden somit keine dreieckigen Flügelmuskeln, wie sie für viele andere Insekten charakteristisch sind; sie verlaufen vielmehr einander nahezu parallel und bilden eine zusammenhängende rechteckige Platte.

Fig. 290.



Übergangsstelle eines Flügelmuskels (der nur z. T. dargestellt ist) in das sogen. elastische Netz. *Aeschna*-Larve. Vergr. 525:1. (Zawarzin 1911.)

Flglm Fasern eines Flügelmuskels. *Es* elastisches Sehngewebe Graber's. *Efn* elastisches Fasernetz (Graber's).

Hinsichtlich der Funktion des Pericardialdiaphragmas gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Die älteren Anatomen

glaubten seine Aufgabe darin sehen zu müssen, daß es die Diastole des Herzens bewirke oder unterstütze und zugleich als Suspensorium des Rückengefäßes an der Leibeshwand diene. Diese Auffassung bekämpft Graber (1872) und stellt die Hypothese auf, der Druck des gespannten Diaphragmas presse das Blut aus dem subcordalen (circumintestinalen) Leibeshöhlenraum in den supracordalen Pericardialraum, aus welchem es in das Herz fließe. Demgegenüber meint Vosseler (1891), daß den Fächer-muskeln mindestens eine dreifache Aufgabe zufalle: die Erweiterung des Herzens, die Beförderung der Atmung im Pericardialraum, die bessere Ernährung der Pericardialzellen; unwesentlich sei ihre Tätigkeit bei dem Transport des Blutes aus dem visceralen Leibeshöhlenraum in den Pericardialraum.

Nach Popovici-Bazosanu (1905) haben die Fächer- oder Flügelmuskeln mit der Diastole des Herzens nichts zu tun; dieses

pulsiert normal weiter, wenn sie durchschnitten worden sind (*Cybister*, *Dytiscus*, *Melolontha*, *Hydrophilus*), ja das vollständig isolierte Herz pulsiert noch in physiologischer Kochsalzlösung. Popovici-Bazosanu betrachtet das Pericardialseptum und die Fächer-muskeln als Stützapparate für die Pericardialzellen; ferner bewirke das Diaphragma den Eintritt des Blutes in den Pericardialsinus. Seine Bewegungen und die Herz pulsationen sind zwar synchronisch, übrigens aber von einander unabhängig.

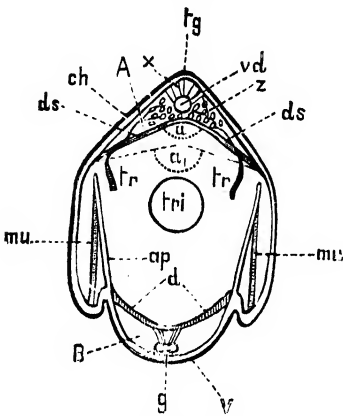


Fig. 291.

Querschnitt durch das Abdomen eines Acrididen, vergr. (nach Graber aus Henneguy).

tg Dorsalregion. v Ventralregion. A dorsaler Blutsinus. z Pericardialzellen. tr Tracheen. vd Rückengefäß. x Suspensorien des Herzens. ds Diaphragma zwischen dem Dorsalsinus und der Leibeshöhle. a, a₁ dessen verschiedene Stellung während der Erweiterung und Vorengerung des Dorsalsinus. B ventraler Blutsinus. d sein Diaphragma. g Ganglien-kette. ap Apodemata zum Ansatz der Muskeln (mu), die bei der Respiration das Abdomen ausdehnen.

horizontale Septen geschieden, deren dorsales, das schon besprochene Pericardialseptum, den Herzraum (Pericardialsinus, Fig. 291) von dem Leibeshöhlenraum sondert, der den Darm und die Genitalorgane enthält (Circumintestinal- oder Perivisceralsinus, Subcordalsinus), während das ventrale Septum (Hyperneuralseptum) den Darmsinus von dem ventralen Raume trennt, welchen die Nerven-kette durchzieht (Perineuralsinus).

Die Diaphragmata sind nicht bei allen Insekten gleich ausgebildet. Das ventrale soll z. B. den Mallophagen fehlen (Fulmek 1909). Bei den Orthopteren bilden sie vollständige undurchbohrte Membranen, bei anderen Insekten sind sie von mehr oder minder weiten Lücken durchbrochen, durch welche hindurch eine Mischung des Blutes der drei Leibeshöhlenräume stattfinden kann, während bei den Orthopteren

Blutbahnen.

Die Blutbahnen zwischen den Organen der Leibeshöhle werden durch die Lücken der zwischen diesen Organen einerseits und durch besondere Diaphragmata andererseits bestimmt. Man kann (mit Graber) einen dorsalen Pericardialsinus, einen medianen Circumintestinalsinus und einen ventralen Perineuralsinus unterscheiden. Diese drei Räume werden voneinander durch zwei

(siehe unten) nur vorn und hinten eine Kommunikation der drei Sinus besteht (Kowalewsky 1894). Daß übrigens das Blut direkt aus der circumintestinalen Leibeshöhle in das Herzlumen gelangen kann, läßt schon die von Kowalewsky bei Acrididen und Locustiden nachgewiesene, sehr merkwürdige Tatsache vermuten, daß sogar ein Malpighisches Gefäß in das

Herzlumen eindringt und diesem normalerweise z. T. angehört.

Bei der Larve von *Cloëon dipterum* L. ist der Pericardialsinus dorsal von einer subkutanen

Fettschicht begrenzt, welche sich seitwärts bogenförmig ausbreitet und sich mit ihren freien Schenkeln auf den Darm zu stützen scheint. Ein ähnlicher Fettkörperbogen umschließt den ventralen (Perineural-) Sinus, welcher dorsalwärts von einem die Nervenkette überspannenden muskulösen Diaphragma überlagert wird, das sich an Einbuchtungen der Seitenwände des Körpers ansetzt. Ähnliche longitudinale Einbuchtungen fand Graber (1876) rechts und links von der Medianlinie bei *Acridium*. Das Diaphragma (Fig. 292) ist keine zusammenhängende Membran, sondern wird von einzelnen Bändern gebildet, die wahrscheinlich, wie nach Graber bei den Odonaten, durch Bindege-

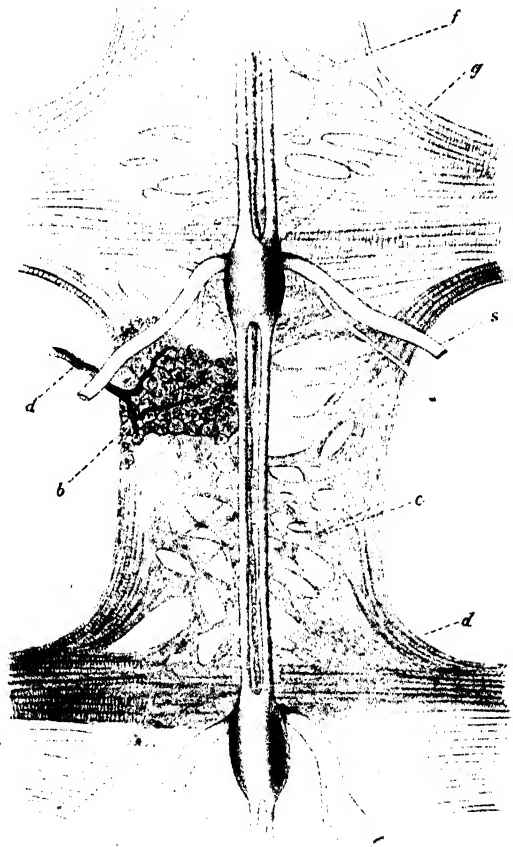


Fig. 292.

Zwei Metameren des Diaphragmas von *Libellula depressa* L., Ventralansicht. Vergr. (Graber 1876.)
c flügelartige Muskelbündel. *c* retikuläres Bindegewebe. *a* Trachee.
b Corpus adiposum. *g* Ganglion. *s* peripherischer Nerv. *f* sympathischer Nervenstrang.

weben verbunden sind (Popovici-Bazosanu). Das ventrale Diaphragma ist im Zustande der Ruhe ventralwärts vorgewölbt, im Kontraktionszustande seiner Muskeln horizontal gespannt. Die Spannung erweitert den Perineuralsinus und veranlaßt den Eintritt des Blutes in ihn. In seinem Zusammenwirken mit dem Dorsalgefäß könnte der Ventralsinus wohl einen ziemlich regelmäßigen Kreislauf der Haemolymphe herbeiführen (Graber 1876). — Bei der Larve von *Cloëon dipterum* L. ist das Diaphragma (Fig. 293) in der Ruhe dorsalwärts gewölbt und aktiv horizontal gespannt, drückt also während seiner Anspannung auf den Perineuralsinus und kann so einen von

vorn nach hinten gerichteten Blutstrom bewirken (Popovici-Bazosanu). — Unterstützt wird die Blutbewegung ferner durch die Peristaltik des Darms und die Kontraktion der Körpermuskulatur.

Kowalewsky (1894) fand bei den Locustiden, daß der Pericardialsinus nur hinten und vorn mit der Leibeshöhle kommuniziert, weil das Dia-

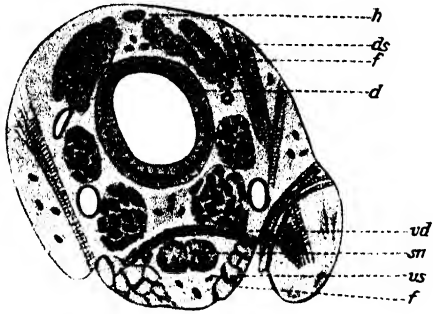


Fig. 293.

Querschnitt durch den Körper der Larve von *Cloëon dipterum* L., vergr. (Popovici-Bazosanu 1905.)

h Herz. *ds* Dorsalsinus. *f* Fettgewebe. *d* Darm. *vd* Ventraldiaphragma. *sn* Ganglienkeette. *us* Ventral-sinus.

phragma keine anderen Durchbrechungen besitzt. Fünf abdominale Herzkammern sollen direkt durch besondere cardiocoelomiale Öffnungen mit der circum-intestinalen Leibeshöhle in Verbindung stehen, welche an der Ventralseite des Diaphragmas an der Spitze spongiöser Hügelchen stehen. Außer diesen besitze jede Kammer noch ihre lateralen (cardiopericardialen) Ostien, welche das Herzlumen mit der Pericardialhöhle in Verbindung setzen. Bei den Acridiiden setzen sich die cardiocoelomialen Öffnungen in Tuben fort, welche in die Visceralhöhle münden.

Pulsierende Ampullen.

Bei *Periplaneta orientalis* L. finden sich unmittelbar unter der Kopfcuticula in „der Stirngegend zwei medianwärts von der Antennenbasis vollkommen symmetrisch gelegene, stark konvexe, linsenförmige

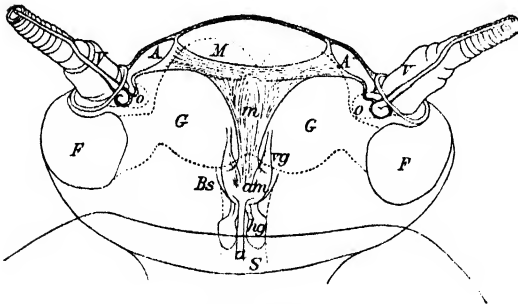


Fig. 294.

Schematische Gesamtdarstellung des Zirkulationsapparates im Kopfe von *Periplaneta orientalis* L. (Pawlowa 1894.)

A Ampulle. *V* Antennalgefäß. *M* Hauptmuskelstrang. *m* Muskelband. *B* Wand des Blutsinus. *am* Aortenmündung. *vg* vordere Eingeweideganglien. *hg* hintere Eingeweideganglien. *F* Facettenaugen. *o* Ocellus. *G* Gehirn. *S* Schlund. *a* Aorta.

Säckchen (Fig. 294 *A*), welche als selbständige propulsatorische Organe für den Blutkreislauf in den Antennen dienen. — Aus der inneren Wand eines jeden dieser ampullenartigen Organe entspringt oben dicht an der Antennenbasis ein starkes Blutgefäß (*v*), welches erst im Kopfe selbst zwischen Ampulle und Ocellus (*o*) einige schleifenartige Windungen beschreibt und darauf seinen Weg in die Antenne nimmt, um letztere bis ans äußerste Ende zu durchlaufen". In der Antenne ist

es größtenteils am Epiderm befestigt und trägt an seinem Ende eine kleine Öffnung. Die Höhle der Ampulle kommuniziert nicht mit dem Rückengefäß, sondern mit dem Blutraum unter dem Gehirn, in welchen hinten die Aorta ihr Blut ergießt. Die Kommunikationsöffnung, welche durch eine Klappe verlegt wird, läßt das Blut nur in die Ampulle ein-, nicht austreten. Beide Ampullen sind durch einen vor dem Gehirn

verlaufenden queren Muskel (*M*) miteinander verbunden, welcher bei seiner Kontraktion die Diastole bewirkt. Die Wand der Ampullen besteht aus einer äußeren und einer inneren strukturlosen Membran, welche eine Muskelschicht zwischen sich fassen. Diese setzt sich aus dicht aneinandergelagerten spindelförmigen Zellen mit langen stäbchenförmigen Kernen zusammen; ihr fällt die Aufgabe zu, die Systole zu bewirken. Von den Bestandteilen der Gefäßwand (des Antennengefäßes) scheint nur die innere Membran in die Ampullenmembran (Intima) überzugehen. Die mittlere Schicht besteht in dem im Kopfe gelegenen Gefäßabschnitt aus hohen, einschichtig epithelial angeordneten, fast zylindrischen Zellen, welche sich in dem Gefäßabschnitt der Antennen stark abflachen. Die äußerste Gefäßschicht bildet einen das Gefäß locker umhüllenden Schlauch aus flachen endothelartigen Zellen, findet sich aber nur im Kopfteil, nicht im Antennenteil des Gefäßes. —

Das Blut fließt durch die distale Gefäßöffnung in den Leibeshöhlenraum der Antenne und tritt ferner, wie auch die Haemocysten, durch Löcher der Gefäßwand in den circumvasalen Sinus über. Diese runden Öffnungen sind so eng, daß sie jedesmal nur ein Blutkörperchen durchlassen (Pawlowa 1895). — Diese pulsierenden Ampullen, welche den Zweck haben, den langen Antennen genügend Blut zuzuführen, eine Leistung, welche durch den vom Herzen allein bewegten Blutstrom bei der Länge des engen Antennenhohlraumes nicht vollbracht werden könnte, sind auch bei *Phyllodromia germanica* L., *Polyzosteria nitida* Br., *Locusta viridissima* L. und *L. cantans* Füssly, *Meconema varium* F., *Pachytilus migratorius* L. und *P. cinerascens* F. sowie bei *Stenobothrus* vorhanden. Das Volumen der Ampullen scheint von der Länge der Antennen abzuhängen (Pawlowa). —

Nach Henneguy (1904) fanden Behn (1835) und Loey (1884) pulsierende Organe in den Beinen der Hydrocores (*Nepa*, *Notonecta*, *Gerris*, *Corixa*, *Ranatra*) am Tibiofemorale- und Tibiotarsalgelenk.

Besondere Vorkehrungen, den Antennen genügend Blut zuzuführen, sind auch für die Lepidopteren (*Bombyx mori* L., *Syntomis phegea* L. *Macroglossa stellatarum* L.) bekannt geworden (Selvatico 1887). Die Aorta erweitert sich vor dem Gehirn zu einem geschlossenen Sack (Frontalsack), aus welchem rechts und links ein Antennengefäß entspringt. Die erweiterte Basis jedes dieser Gefäße enthält einen großen sphärischen Körper, welcher, durch besondere Fäden an der Wand befestigt, die Öffnung nach dem Frontalsack verschließen kann (Klappenvorrichtung?). — Selvatico fand übrigens, daß bei *Bombyx* [*Sericaria*] *mori* L. (Larve und Imago) der Nervus suprainestinalis streckenweise im Lumen der Aorta verläuft. — Die Antennenarterien sind bei der Raupe (*Sericaria mori* L.) noch nicht vorhanden, doch regelt schon bei der Puppe ein Längsseptum jeder Antenne den Blutlauf (Verson 1908).

3. Die Herztätigkeit.

Die Aufgabe des Herzens besteht darin, das Blut in beständiger Bewegung zu erhalten. Der propulsatorische Apparat zieht sich in der Richtung von hinten nach vorn zusammen und treibt in dieser Richtung das Blut vorwärts, das er aus der Leibeshöhle während der Diastole aufgenommen hat.

Bei der *Chironomus*- und *Tanyptus*-Larve scheint jede Kontraktion nur eine Blutwelle in der ganzen Ausdehnung des Rückengefäßes hervorzurufen. Bei langsamer Pulsation (des ermüdeten Tieres) kann man zwei Kontraktionsphasen unterscheiden: die Kontraktion der Pelottengegend und die Kontraktion der Ostiengegend, welche peristaltisch von hinten nach vorn verlaufen. Das Maximum der Kontraktion liegt in der Gegend der Pelotten und führt zu deren gegenseitiger Berührung und zu deutlichen äußerlichen Einschnürungen der Herzwand. Bei jungen Tieren von *Blatta germanica* L. kontrahieren sich die Partien zwischen den Ostienpaaren stärker, und es entsteht während der Systole in jedem Segmente eine Ringfurche derjenigen Herzwandgegend, welche ihrer Lage nach der Pelottengegend von *Chironomus* entspricht. Das gleiche ergibt die Untersuchung von *Cybister Roeselii* Curtis (Popovici-Baznosanu).

Nach Popovici-Baznosanu (1909-10) wird die Diastole und Systole des Herzens von *Megachile* allein durch die muskulöse Herzwand bewirkt. Während der Diastole sind nur die hinteren Lippen der Lateralostien in Funktion, d. h. sie öffnen das Ostium zum Eintritt des Blutes, welches bei der Systole nach vorn getrieben wird. Bei der nächsten Diastole kann die Haemolymph nicht zurückfließen, denn jetzt treten die vorderen Lippen in Tätigkeit, legen sich zusammen und verhindern das Zurückströmen, haben also die Funktion von Interventrikularklappen. In der abdominalen Erweiterung angelangt, wird das Blut in die thorakale Ampulle getrieben und sein Zurückströmen durch den engkalibrigen Bogen der Aorta gehindert. Die thorakale Ampulle pumpt dann das Blut in den Kopf. Das Diaphragma nimmt nicht an der Herzbewegung teil, sondern drückt das Blut aus dem zirkumintestinalen Sinus in den Pericardialsinus.

Die Anzahl der Herzpulsationen wird durch Bewegung und Wärme vermehrt. Dogiel (1877) beobachtete bei der ruhenden *Corethra*-Larve 12—18, bei dem beunruhigten Tiere dagegen bis 22 Kontraktionen in der Minute. Die ruhende Raupe und Imago von *Sphinx ligustri* L. zeigt 60—70 Kontraktionen in der Minute. Bei mäßiger Bewegung des Tieres zieht sich das Herz etwa 100 mal und bei schnellem Fluge 140 bis 150 mal zusammen (Newport 1839). Daß gesteigerte Temperatur die Herzschläge vermehrt, herabgesetzte sie verlangsamt, wurde wiederholt experimentell festgestellt. Ferner kann durch schwache elektrische und chemische Reize eine Beschleunigung und durch starke Reize derselben Art eine Verlangsamung der Herztätigkeit herbeigeführt werden (Dogiel 1877).

Die Herztätigkeit ist nicht in allen Entwicklungszuständen gleich intensiv. Suckow (nach Kolbe 1893) zählte bei der Raupe von *Lasio-campa pini* L. 30, bei der Puppe 18, bei der Imago 50—60 Pulsationen in der Minute.

4. Die Eigenwärme der Insekten.

Wenn in Zuständen der Erregung die Herztätigkeit und somit die Blutzirkulation sich steigert, wenn ferner eine lebhaftere Respiration und Muskeltätigkeit eintritt, so wird man erwarten dürfen, daß die im Körper des Insektes herrschende Temperatur ebenfalls eine Steigerung erfährt, welche von der Temperatur der Umgebung bis zu einem gewissen Grade unabhängig ist.

Die Insekten (Orthoptera, Neuroptera, Lepidoptera, Hymenoptera) haben, wenn sie ruhen, dieselbe Temperatur wie ihre Umgebung (Isserlin 1902, Bachmetjew 1899). Bei dem ruhenden Insekt ist also die absolute Menge der gebildeten Wärme sowohl bei hoher, als auch bei niedriger Temperatur der Umgebung zu gering, um die Körpertemperatur über die Umgebungstemperatur zu erhöhen. Messungen der Körpertemperatur bei energischer Bewegung ließen ein merkliches Steigen der Eigenwärme über die Umgebungswärme konstatieren, wie folgende Tabelle von Newport (1837) aus Winterstein's Handbuch (1910) zeigen möge, die sich auf *Cerura vinula* L. bezieht.

Tag	Zeit	Temperatur- Überschuß ° F.	Anmerkungen
1.	4 ⁰⁰ Uhr nachm.	0,2	1½ Stunde nach dem Entpuppen.
	4 ³⁰ " "	0,3	bewegt sich leicht
	5 ³⁰ " "	0,6	etwas aufgeregt.
	6 ³⁰ " "	1,2	etwas mehr aufgeregt.
2.	7 ³⁰ " vorm.	1,0	ruhig während einiger Stunden, bewegt sich jetzt.
	7 ⁴⁵ " "	2,5	beginnt, sich aufzuregen.
	8 ⁰⁰ " "	3,7	starke Aufregung.
	10 ⁰⁰ " "	2,2	während 2 Stunden ruhig, ist jetzt aufgeregt.
	2 ¹⁵ " "	1,1	ruhig während einiger Stunden.
	2 ²⁰ " "	5,0	sehr stark aufgeregt.
	2 ³⁰ " "	6,6	außerordentlich stark aufgeregt wie bei schnellem Fluge.

Dabei ist übrigens zu bemerken, daß die Erwärmung im Bereiche der tätigen Muskulatur eine beträchtlich stärkere ist als in anderen Körperbezirken. Girard (1869) beobachtete eine auffallende Temperaturdifferenz im Thorax und Abdomen fliegender Insekten. Bei Erdbeien und Sphingiden steigt dieser Unterschied auf 4—6° (bisweilen 8—10°), bei den Bombyciden auf 3—4°. Bei schlecht oder gar nicht fliegenden Insekten ist dagegen der ganze Körper gleichmäßig warm. Die im Thorax gebildete Eigenwärme fliegender Insekten ist der Flugstärke (Muskeltätigkeit) proportional.

Newport untersuchte mehr als 30 Insektenlarven und konstatierte eine höhere Temperatur des Körpers als der Umgebung. Niemals sinkt die Temperatur des Körpers unter die der Umgebung. Auch in der Ruhe haben flugfähige Insekten eine höhere Eigenwärme als flugunfähige. Nach Girard (1869) verhalten sich Wasserinsekten ebenso wie Landinsekten. Zahlreiche Messungen an verschiedenen Insekten haben Newport's Angaben im wesentlichen bestätigt.

Eine so starke Eigenwärme wie die Imagines zu produzieren sind die Larven nicht imstande, weil ihnen das Flugvermögen fehlt und damit die Möglichkeit einer so lebhaften Muskeltätigkeit, wie sie an den Flugmuskeln beobachtet wird. Die Temperatur der Puppe scheint gewöhnlich mit der Umgebungstemperatur übereinzustimmen. Daß auch die Eigentemperatur der Geschlechter verschieden sein kann und bei den lebhafteren Männchen höher sein muß als bei trägen Weibchen, ist von vornherein anzunehmen, übrigens aber auch durch Messungen an Bombyciden bestätigt worden.

Bachmetjew (1902) bestimmte die spezifische Wärme der Puppen bei Lepidopteren und kam zu dem Resultat, daß sie bei lebenden Tieren

im Durchschnitt $0,83^{\circ}$ beträgt. Natürlich bleibt sie nicht für alle Stadien konstant, nimmt vielmehr mit dem Fortschreiten der Entwicklung ab. Näheres hierüber findet man bei Bachmetjew. Derselbe Forscher konstatierte, daß eine Puppe unter 0° abgekühlt eine niedere Temperatur (zuweilen bis -10° und tiefer) erreicht, ohne zu gefrieren. „Erst bei einer gewissen Unterkühlungstemperatur, welche von der Abkühlungsgeschwindigkeit abhängt, steigt plötzlich die eigene niedere Temperatur der Puppe“ bis zu dem „normalen Erstarrungspunkte“, d. h. zu der Temperatur, bei welcher normalerweise das Gefrieren der Säfte stattfindet (gewöhnlich $-1,5^{\circ}$). Nach diesem „Temperatursprunge“ kühlt sich das Insekt viel langsamer ab als vor dem „Sprunge“. Als kritischen Punkt bezeichnet Bachmetjew diejenige Temperatur, bis zu welcher die Säfte im Insekt unterkühlt werden können, bevor sie erstarren. Kühlt man nach dem Temperatursprunge (bis zum normalen Erstarrungspunkte) das Insekt weiter ab, so gefriert es und stirbt, wenn die Temperatur eine gewisse Größe erreicht hat, d. h. bis zu demjenigen Grade gelangt ist, bei welchem der Sprung stattfand, oder noch niedriger gesunken ist. — Der kritische Punkt wird durch Nahrungsmangel und wiederholtes Erstarrungsverfahren sowie durch die Abkühlungsgeschwindigkeit beeinflusst. „Die extremen Unterkühlungsgrade der Säfte für verschiedene Insekten sind verschieden. Das größte bis jetzt beobachtete Maximum besitzt *Pieris rapae* L. ($11,80$) während das kleinste Maximum bei *Oxythyrea cinctella* Schaum (Coleopt.) ♀ ($4,9$) beobachtet wurde. Das kleinste Minimum besitzt *Vanessa atalanta* L. ($0,4$). Je größer die Puppe ist, desto kleiner ist der minimale Unterkühlungsgrad derselben. Es ist möglich, die Insekten-säfte bei denjenigen Insektenarten, welche das Minimum des Unterkühlungsgrades bei einer ‚mittleren‘ Abkühlungsgeschwindigkeit zeigen, so stark zu unterkühlen, daß die Säfte als amorph und doch flüssig zu betrachten sind.“

Schon Réaumur war bekannt, daß Puppen von *Vanessa cardui* L. bei einer Temperatur von -15° nicht einfrieren und die Puppe von *Pieris brassicae* L. -16° erträgt, ohne zu sterben.

Nach Bachmetjew (1899) zeigen die Insekten bei einem Steigen der Lufttemperatur anfangs keine besondere Unruhe, beginnen aber sich stark zu bewegen, wenn ihre Körpertemperatur auf 39° gestiegen ist. Der Tod tritt bei $46-47^{\circ}$ ein.

Von zahlreichen Autoren wurden Messungen der Temperatur in Bienenstöcken und Bienenhaufen vorgenommen. Die Resultate stellt Tigerstedt (1910) unter Ausschluß solcher Messungen zusammen, welche infolge von Besonnung der Bienenstöcke fehlerhaft ausgefallen sein können. Er sagt: „Wo Insekten in großen Haufen zusammen sind und besonders, wenn sie sich in einem abgeschlossenen Raume befinden und also vor Abkühlung durch die äußere Luft geschützt sind, kann ihre Temperatur, auch wenn Bewegungen größeren Umfanges ziemlich ausgeschlossen sind, sehr hoch steigen.“

„Réaumur beobachtete im Bienenstock $+10^{\circ}$ R. bei einer Außentemperatur von -3° R. Andriaschew fand im Winter die Temperatur im Bienenhaufen gleich $+8^{\circ}$ bis $+12^{\circ}$ R, in der Peripherie betrug die Temperatur $+6$ bis $+10^{\circ}$ R. Desgleichen war nach Potechin im Winter die Temperatur im Bienenhaufen $+10^{\circ}$ bis $+12^{\circ}$ R; bei einer Außentemperatur von -6 bis -15° R war die Temperatur im Bienenhaufen -2 bis -3° R. Im Winter beobachtete Ziesielski im

Bienenhaufen eine Temperatur von 8—10° R. Wenn die Bienen beunruhigt wurden, stieg die Temperatur bis auf + 25,6° R an. Isserlin fand die Temperatur im Bienenstock gleich + 30 bis + 32° C bei einer Außentemperatur von + 6° C.

Kulagin bestimmte die Temperatur in Bienenstöcken jeden Tag vom Mai 1875 bis März 1877 und bekam dabei folgende Mittelwerte für die einzelnen Monate:

Monat	A. im Bienenhaufen		A. im Bienenstock	
	Maximum	Minimum	Maximum	Minimum
Januar	31,5	24	5,5	— 2,5
Februar	33	19—24	9	0
März	35	31	9—23	— 2 bis + 7
April	37	22	35	7
Mai	38	22—34	35	28
Juni	38,5	37	—	—
Juli	38	36	—	—
August	36	30	—	—
September . .	30	24	26	16
Oktober	28,5	19	16,5	5—10
November . . .	32	21—27	5—10	5 bis — 1
Dezember . . .	34	24	4,5	0

Dabei wurde rapides Sinken der Temperatur von 8 Uhr abends und sehr oft nachts — gegen 6 Uhr morgens — beobachtet. Die Temperatursteigerung geschah meistens gegen Mittag. Die Beobachtungen ergaben auch, daß dem Temperatursinken im Bienenstock die Temperaturabnahme der Luft vorausgeht.

Unter entsprechenden Bedingungen sind auch bei anderen zu größeren Haufen gesammelten Insekten Temperaturen beobachtet worden, die mehr oder weniger die Temperatur der umgebenden Luft übersteigen, wie z. B. in folgenden Fällen. Regnault (1849) brachte Maikäfer in einen Sack mit freier Luftventilation und fand in diesem die Temperatur um 2° R höher als die der umgebenden Luft; und Girard beobachtete, daß bei einer Lufttemperatur von 12° C die Larven von *Galleria cerella* F. im Haufen eine Temperatur von etwa + 24 bis + 27° C zeigten" (Literatur siehe Bachmetjew 1901, 1907).

5. Das Blut.

Das Insektenblut besteht aus flüssigen, in Wasser gelösten Substanzen, der Haemolymphe, und aus geformten Elementen, den Blutzellen oder Haemocyten. Das Blut reagiert alkalisch und erscheint entweder wasserklar oder gefärbt (grünlich, gelblich, rötlich, bräunlich), und dann ist die Farbe gewöhnlich an die Haemolymphe, nicht an die Haemocyten gebunden, die nur ausnahmsweise eine schwach grünliche, bläuliche oder rötliche Färbung zeigen. Das getrocknete Blut stimmt in der Regel mit der Grundfarbe des Insekts überein, und die Blutflüssigkeit wird nach ihrem Austritt aus dem Körper immer dunkler. Diese Verärbung beruht nach Fürth und H. Schneider auf der Wirkung eines besonderen oxydierenden Fermentes auf den Blutfarbstoff. Geringe Mengen von Fett sind im Blute stets nachweisbar. Von den im Blutwasser gelösten Stoffen kommen in erster Linie Albuminoide in

Betracht, welche an der Luft oxydieren und ihre ursprüngliche Farbe verlieren (dunkel werden); Cuénot's Haemoxanthin, Haemoprasin, Haemophaein, Haemopyrrhin, Haemochlorin, Haemocrocin. — Fibrin ist ziemlich reichlich vorhanden (Raupen), kann aber auch fast oder ganz fehlen (*Bombyx quercus* L., *Pieris rapae* L., *Hydrophilus piceus* L., Larve von *Aeschna grandis* L.). Das Blut von *Malacosoma castrense* L. enthält viel Fibrin (Cuénot). Ferner wies Cuénot im Raupenblut Lutein nach, das jedoch im Blute von *Meloë proscarabaeus* L., *Hydrophilus piceus* L. und den Larven von *Pieris rapae* L. und *Aeschna grandis* L. fehlt, sowie das in Form kleiner Körnchen sich niederschlagende Uranidin (von unbekannter chemischer Zusammensetzung), dessen physiologische Rolle dunkel ist. Es schlägt sich außerhalb des Tierkörpers nieder auch ohne Berührung mit der Luft. Bei *Bombyx quercus* L. scheint es zu fehlen, ebenso bei *Malacosoma castrense* L., *Pieris brassicae* L., *Hydrophilus piceus* L., *Dicranura vinula* L. — Eisenoxydul und Eisenoxyd fehlen, doch soll metallisches Eisen in Lösung vorhanden sein (Landois 1864). Diese Angabe vermochte übrigens Cuénot (1891) nicht zu bestätigen, bestreitet sie aber nicht. Cuénot glaubt, daß die Oxydation der Albuminoide intra vitam (bei den Raupen von *Bombyx quercus* L. und *B. rubi* L.) nicht stattfindet und ein postmortales Phänomen sei (so auch Fredericq nach Untersuchung der Larve von *Oryctes nasicornis* L.); die Albuminoide scheinen somit in der Regel nicht Träger der Atemgase zu sein, sondern nur der Ernährung zu dienen. — Das Lutein des Blutes, welches bei vielen Raupen nachgewiesen werden konnte, scheint in manchen Fällen mit dem Xanthophyll der Nährpflanzen identisch zu sein. — Das Uranidin wurde nur bei einer beschränkten Anzahl von Insekten nachgewiesen; es spielt weder bei der Ernährung, noch bei der Respiration eine Rolle und ist vielleicht ein Exkretstoff. — Im Blute von *Lytta*, *Meloë* und anderen Vesicantien findet sich das blasenziehende Cantharidin, der wirksame Stoff der „spanischen Fliege“.

Der Geruch des Blutes zeigt sich oft abhängig von dem der Nährpflanze (Landois).

Hinsichtlich der relativen Blutmenge fand Landois die Larven stets blutreicher als die Imagines; ferner sollen schlechte Flieger und langlebige Imagines mehr Blut haben als kurzlebige Imagines und gute Flieger.

Haemocyten.

Cuénot (1896) unterscheidet bei den Orthopteren folgende vier Arten von Blutzellen:

1. Kleine cytoplasmaarme Amoebocyten mit jugendlichem Kern und mitotischer Vermehrung, die er für Bildungszellen hält.
2. Große plasmareiche Amoebocyten, welche allein als Phagocyten in Frage kommen. Ihr wohlentwickelter Kern ist dem homogenen Cytoplasma eingelagert. Amitotische Kernteilungen, niemals aber Mitosen, lassen sich in diesen Zellen beobachten. Sie können Gruppen („Plasmodien“, Syncytien) mit bis zu acht Kernen bilden.
3. Amoebocyten von ähnlichem Aussehen wie die sub 2 beschriebenen, jedoch mit etwas kleinerem Kern und feiner acidophiler Granulation des Cytoplasmas.
4. Degenerationszustände der vorerwähnten Zellen, welche kleiner werden, deren Granula verschwinden, während der Kern dem chromato-

lytischen Zerfall anheimfällt (sich in stark färbbare homogene Kügelchen auflöst).

Diese Formen der Haemocyten sind keine besonderen konstanten Zellarten, sondern nur aufeinanderfolgende verschiedene Zustände derselben Zelle, wobei natürlich gelegentlich auch schon eine Degeneration eintreten kann, bevor das Stadium 3 erreicht worden ist.

Metelnikoff (1908) fand bei der Raupe von *Galleria mellonella* L. vier verschiedene Formen von Haemocyten: 1. kleine Leukocyten mit großem, färbbarem Kern, der fast die ganze Zelle ausfüllt. Sie vermehren sich durch karyokinetische Teilung und entsprechen denjenigen Zellen, welche Cuénot (1896) bei den Orthopteren nachwies und die er als Bildungszellen („éléments purement germinatifs“) bezeichnet. — 2. Größere Leukocyten mit zentralem Kern und der Fähigkeit, Fremdkörper zu verzehren. Sie sind wohl nur ältere Zustände der erstgenannten. — 3. Große Leukocyten mit körneligem und vakuolisiertem Cytoplasma und kleinem Kern. Sie treten im Vergleich zu den übrigen Blutzellen in nur sehr geringer Anzahl auf. — 4. Sehr große Zellen mit ganz homogenem Plasma und großem Kern, deren Anzahl sehr gering ist.

Nach Cuénot (1891) fehlen in dem roten Blute der Larve von *Chironomus plumosus* L. und einigen verwandten Arten die Haemocyten gänzlich; das Blut ist durch Haemoglobin rot gefärbt. Wenn nun nach Cuénot's Hypothese den Blutzellen die Aufgabe zufällt, die Produkte der Verdauung in Plasma zu verwandeln, so müßte bei der *Chironomus*-Larve für einen Ersatz derselben gesorgt sein. Das Organ, welches an Stelle der Haemocyten diese Funktion übernimmt, sieht Cuénot in dem grünlich gefärbten Teil des Fettkörpers, welcher zwei oder drei Thoraxsegmenten angehört. Dieser Abschnitt enthält nur wenige kleine Fettkugeln, aber zahlreiche kleine grüngelbliche Körnchen mit starkem Lichtbrechungsvermögen, welche den Einschlüssen der Amöbocyten vollkommen gleichen. In geringerer Menge finden sich diese „albuminogenen“ Körnchen auch in den übrigen Zellen des Fettkörpers; vielleicht bilden sie das Haemoglobin.

Abgesehen von diesen Ausnahmen kommen die Blutzellen als kuglige oder spindelförmige Körperchen allen Insekten zu. Sie sind nur wenig amöboid beweglich, und ihre Pseudopodien bleiben kurz. Cuénot schreibt ihnen eine wichtige Rolle bei der Metamorphose (Lepidopteren) zu: während des Larvenlebens speichern sie eine große Menge von Albuminoiden (die auch der Fettkörper reichlich enthält) in Form von großen farblosen Körnchen in sich auf und zur Zeit der Verwandlung in die Puppe sind alle Blutzkörperchen in Reservenernährungsspeicher verwandelt. Bei anderen Larven (Coleopteren, Tenthrediniden, Ephemeriden und Odonaten) verwandeln sich jedoch die Haemocyten nicht in Reservenernährungsspeicher; die gesamte Reservenernährung enthält hier der Fettkörper. (Vergl. die Histiolyse während der Metamorphose.)

Hollande (1909) studierte speziell das Blut der Coleopteren und konnte drei Gruppen von Haemocyten unterscheiden (Fig. 295): 1. voluminöse Leukocyten, deren Größe bis über 24 μ betragen kann und deren Kern gewöhnlich chromatinarm erscheint. Ihr Cytoplasma nimmt viel Eisenhämatoxylin auf und zeigt eine ausgesprochene Affinität zu Säurefuchsin. Diese Zellen sind sphärisch oder ovoid und haben Ähnlichkeit mit Oenocyten, von welchen sie durch die stets excentrische Lage ihres Kerns unterschieden sind. Sie entsenden niemals Pseudopodien und sind nicht imstande, eingedrungene oder injizierte Fremdkörper zu ver-

dauen. Hollande nennt sie Lymphocyten (Fig. 296). — 2. Leukocyten von viel geringerer Größe (6—16 μ) mit chromatinreichem Kern, im

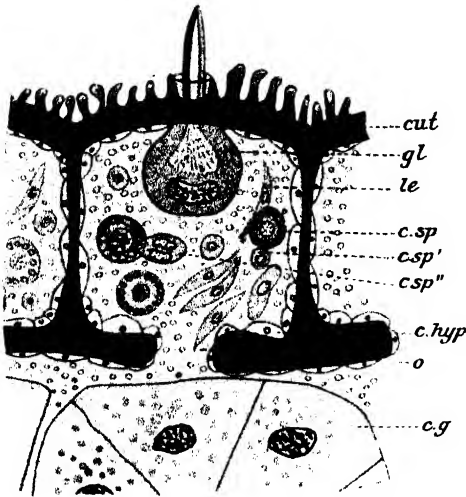


Fig. 295.

Schematischer Schnitt durch die Haut der Larve von *Lampyrus noctiluca* L. Von epidermalen Chitinfortsätzen gebildetes Kämmerchen. Vergr. 500:1. (Hollande 1909.)

cut Cuticula. gl Hautdrüsenzelle. le gestreckte Leukocyten. c.sp, c.sp', c.sp'' Kugelformzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien. c.hyp Epidermzellen. cg Fettzellen. o Zwischenraum zwischen zwei Chitinfortsätzen.

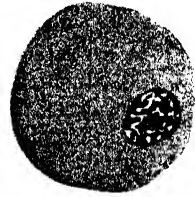


Fig. 296 a.

Lymphocyte des Blutes von *Mysia oblongoguttata* L. Vergr. 750:1. (Hollande 1909.)

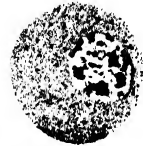


Fig. 296 b.

Junge Lymphocyte aus dem Blute von *Lachmaea crataegi* Forst. Vergr. 750:1. (Hollande 1909.)

Leben hyalinem, nach der Fixierung mit sauren Farbstoffen schwer färbbarem Cytoplasma, das oft feine circumnukleäre Granulationen enthält. Sie sind spindelförmig und erweisen sich als Phagocyten. Im Gegensatz zu den Lymphocyten vermehren sie sich lebhaft durch mitotische Teilung, während deren Dauer sie zu phagocytärer Tätigkeit unfähig sind. Sie bilden Haufen derselben Art, wie sie von Cuénot und Metalnikoff beschrieben wurden, um gemeinsam Fremdkörper zu verdauen. Zu diesem Zwecke entsenden sie meist nur von einem Pol ihres Körpers feine Pseudopodien (Fig. 297), mit deren Hilfe sie sich an eine benachbarte Bindegewebszelle ansetzen und so fixiert werden, um schließlich jene Phagocytenhaufen (Syncytien) zu bilden. — Diese beiden Zellarten kommen nach Kollmann (1908) im Blute aller Insekten vor, wenn Haemocyten nicht ganz fehlen. Die nicht granulierten Leukocyten mit großem Cytoplasmakörper enthalten oft ausgezogene oder doppelte Kerne; Kollmann meint (gegen Cuénot), daß es sich nicht um eine amitotische Kernteilung handle, sondern daß die Kerne am Ende ihrer Entwicklung

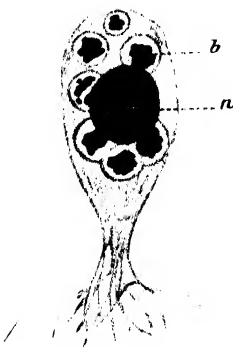


Fig. 297.

Phagocyte aus dem Blute von *Epilachna chrysomelina* F. (Larve) mit ausgestreckten Pseudopodien. Vergr. 1500:1. (Hollande 1909.)

n Kern. b aufgenommene chinesische Tusche.

eine Deformation erfahren und in mehrere Stücke zerfallen, ohne daß eine Teilung der Zelle beobachtet werden kann. — 3. Sphärische oder oblonge Zellen von sehr verschiedener Größe (5—32 μ) bei den einzelnen Käferarten, deren Cytoplasma kleine, intensiv gelb gefärbte Einschlüsse enthält. Hollande nennt sie Kugelchenzellen („cellules à sphérules“). Sie geben dem Blute, in welchem sie vorhanden sind, ein opakes Aussehen und gehen aus Phagocyten hervor, verlieren aber die Fähigkeit, Fremdstoffe aufzunehmen, und speichern auch injiziertes karminsaures Ammoniak nicht in sich auf. Ihre Einschlüsse sind anfangs klein und acidophil, werden aber später unter fünf- bis sechsfacher Größenzunahme basophil. Sie bleiben bis zu ihrer Reifung in ihrer Matrixzelle liegen, gelangen dann aber in die Haemolymph (Coccinellidae, Chrysomelidae, Cantharidae). Bei manchen Coccinelliden enthält das Blut der Larve mehr Kugelchenzellen, das der Imago dagegen mehr freie Kugelchen (Fig. 298). Verschiedenheiten im Blute der Larve und der Imago mit Rücksicht auf diese Zellen wurden auch bei *Lochmaea crataegi* Forst. und *Galeruca monticola* Kiesenw. (Chrysomelidae) konstatiert. — Auch Kollmann (1908) vermochte Unterschiede im Verhalten des Blutes bei Larven und Imagines nachzuweisen. Bei den Orthopteren erleidet das Blut mit der Ausbildung des definitiven Entwicklungsstadiums (Imago) keine Veränderung, aber schon bei *Aeschna* ist eine solche zu konstatieren. — Die reifen Einschlüsse der Kugelchenzellen bestehen aus einem albuminoiden Substrat, welches eine Fettverbindung unbekannter Zusammensetzung einschließt, die ein Lipochrom, das Zoonerythrin, gelb färbt. Ihre physiologische Bedeutung erscheint noch nicht hinlänglich geklärt. Im Blute verlieren sie ihre Eigenfarbe (das Lipochrom) und lösen sich schließlich auf. Zum Teil scheint das Zoonerythrin von den Pericardialzellen aufgenommen zu werden, welche Kristalle dieser Substanz enthalten.

Durch Verdunsten oder Zusatz von Reagenzien zu dem Insektenblut erhielt Landois (1864) Kristalle organischer Natur, bei deren Verbrennung sich Ammoniak entwickelt und die mit Salzsäure behandelt in eine feinkörnige Masse zerfallen; in Wasser sind sie schwer löslich. Nach Landois zeigt fast jede Insektenart ihre besondere Kristallbildung. Die Kristalle entstehen aus Substanzen, welche aus den Blutzellen austreten, aber auch der Haemolymph angehören. — Cuénot fand diese organischen Kristalloide ebenfalls und glaubt, daß sie Harnsäure enthalten, welche an ein organisches Substrat gebunden sei, sowie Phosphate und kohlensauen Kalk. Eine dieser Substanzen prädominiert vielleicht und bestimmt die Form des Kristalloids.

Phagocytose.

Um die Tätigkeit der Phagocyten zu studieren, machte Metalnikoff Injektionen von verschiedenen unlöslichen Farbstoffen und Bakterien. Schon einige Minuten nach der Injektion von chinesischer

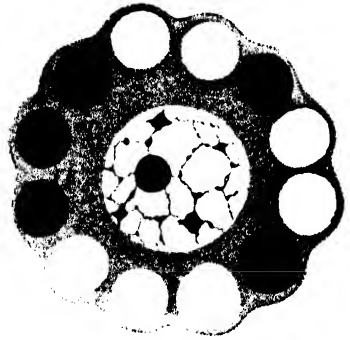


Fig. 298.

Kugelchenzelle aus dem Blute von *Epilachna chrysomelina* F. (Larve) Vergr. 1500. (Hollande 1909.)

Tusche oder Karmin beginnt die Tätigkeit der Phagocyten. Anfangs haften ihnen die Fremdkörper nur peripherisch an (Fig. 299); nach Ablauf einer halben Stunde dringen die injizierten Farbstoffe in die Phagocyten ein, und einige Tage nach der Injektion findet man zahlreiche mit Karmin beladene Zellen und einige von ihnen derart überladen, daß ihr Kern verdeckt ist. Bisweilen berühren die gehäuften Phagocyten einander so innig, daß die Grenzen zwischen ihnen verschwinden. Die so entstehenden Syncytien („Plasmodien“) wurden auch von Kowalewsky (1892), Cuénot (1895), Souslow (1906) beobachtet. Metalnikoff (1908) konstatierte sie bei der Raupe von *Galleria mellonella* L., wo sie nach Injektion von Tuberkulose enorme Ausdehnung annahmen; der Autor gewann den Eindruck, daß die Tuberkelbazillen in den Syncytien schneller zerstört wurden als in den isolierten Phagocyten. Die Intensität der intracellulären Digestion scheint also durch die gemeinsame Tätigkeit der Phagocyten gesteigert zu werden. Diese degenerieren schließlich und werden von beständig neu zuwandernden Leukocyten rings umschlossen (Fig. 300). Die Phagocytenhaufen entstehen zunächst



Fig. 299.

Phagocytengruppe einer Raupe von *Galleria mellonella* L. 15 Minuten nach der Injektion von Karmin. Vergr. (Metalnikoff 1908.)

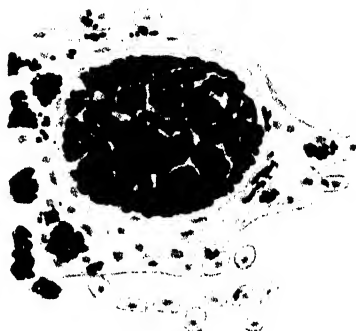


Fig. 300.

Gruppe von Phagocyten einer Raupe von *Galleria mellonella* L. eine Kapsel um injiziertes Karmin bildend; 10 Tage nach der Injektion. Vergr. (Metalnikoff 1908.)

in der Umgebung des Herzens und erst bei starker Injektion im ganzen Körper. Während der Metamorphose erfahren sie bei *Galleria* keine Veränderung, nur die Anzahl der sie umgebenden (die sog. „Cyste“ bildenden) Leukocyten vermehrt sich. — Nach Souslow (1906) dringen die isolierten, mit chinesischer Tusche beladenen Phagocyten in das Epiderm ein, der Farbstoff inkrustiert die Cuticula und wird mit ihr bei der Häutung entfernt.

Zu sehr interessanten Resultaten kam Metalnikoff durch Experimente mit verschiedenen pathogenen Bakterien. Sie beweisen, daß die Phagocyten nicht imstande sind, aller in das Blut gelangter Mikroorganismen Herr zu werden. Der russische Forscher konnte folgende drei Fälle unterscheiden:

1. Phagocytosen traten gar nicht oder nur in sehr geringem Umfange auf und das Tier starb überraschend schnell.
2. Die Phagocyten treten zwar in Tätigkeit, sind aber nicht imstande, die Mikroben zu verdauen. Die Raupe lebt noch längere Zeit, geht aber schließlich stets zugrunde.

3. Die Bakterien werden von den Phagocyten aufgenommen und zerstört. Die Raupe übersteht die Krankheit leicht und liefert normale Puppe und Imago. — Unzweifelhaft hängt also die Immunität der Raupe gegen verschiedene pathogene Mikroorganismen von der Fähigkeit der Leukocyten, diese zu vernichten, ab.

6. Pericardialzellen. Nephrocyten.

Die Pericardialzellen finden sich als eigentümliche Elemente, wie es scheint, bei allen Insekten im Larven- und Imagozustande an den Seiten des Rückengefäßes (Fig. 301), doch ist ihre Anzahl und Anordnung

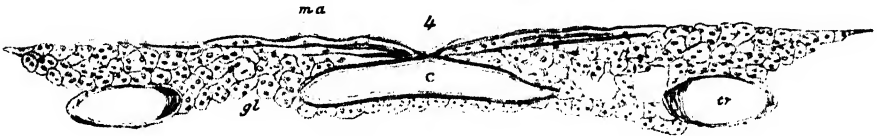


Fig. 301.

Querschnitt durch das Herz und seine Umgebung von *Hydrophilus piceus* L. Vergr. 50:1. (Cuénot 1891.)

c Herz. gl Pericardialgewebe. ma flügelbirmige Muskeln. tr Tracheen. 4 Dorsalseite.

mannigfachem Wechsel unterworfen. Eine allgemeine Charakteristik dieser Zellen läßt sich kaum geben, weil ihre Größe und ihr cytologischer Bau bei den einzelnen Insekten zu verschieden sind. Stets aber unterscheiden sie sich von den übrigen Zellen der Leibeshöhle und bilden eine Zellart für sich. In der Regel handelt es sich in ihnen wohl um große, zwei- oder mehrkernige Zellen, deren Cytoplasma gelbliche oder grüne Einschlüsse enthält. Nach Kowalewsky stehen sie stets in naher topographischer Beziehung zu Muskelfasern, denen sie anhaften (Fig. 302). — Metalnikoff (1908) fand bei *Galleria mellonella* L. (Raupe) neben sehr kleinen einkernigen Zellen, welche den Muskelfasern unmittelbar angelagert sind, riesige Zellen mit großen Kernen, also so verschiedene Zellen des Pericardialkörpers, daß ihre Gleichartigkeit kaum noch zu erkennen war. Dennoch gehen alle diese Zellen aus den einfachsten kleinen Pericardialzellen hervor, deren jüngste randständig liegen. Die zentral gelegenen älteren fallen allmählich der Degeneration anheim. Auch die Pericardialzellen der Imago gehen aus den jungen Zellen der Larve hervor, sind aber bei der Imago viel kleiner und bilden bei ihr keine so komplizierten Gruppen wie bei der Larve.

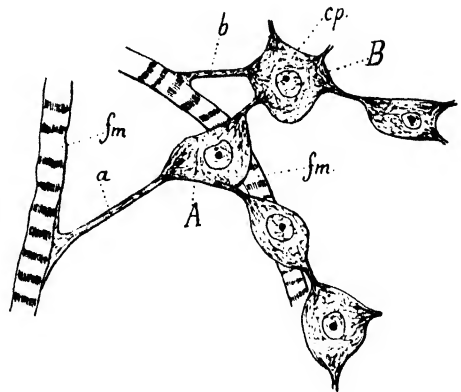


Fig. 302.

Beziehungen zwischen den Pericardialzellen und den Flügelmuskeln. Vergr. 300:1 (Massonat 1909.)

cp, A, B Pericardialzellen. a u. b die Fäden zur Muskulatur. fm Flügelmuskelfasern.

Über die Funktion dieser Pericardialzellen war man zunächst auf Vermutungen angewiesen. Balbiani (1886) hielt sie für blutbereitende Organe, von welchen die Blutzellen ihren Ursprung nähmen, welche jedoch auch nach Art der Phagocyten Fremdkörper aufzunehmen imstande seien. Kowalewsky (1892) wies zuerst nach, daß sie karminsaures Ammoniak aufnehmen und somit den Charakter exkretorischer Zellen (Nephrocyten) haben. Auch Cuénot (1896) hält sie für solche. Nach Injektion von karminsaurem Ammoniak färben sich die Pericardialzellen bald rot, indem der Farbstoff von plasmatischen Körnchen festgehalten wird. Sie erweisen sich also als Speichernieren, welche übrigens bei zu starker Inanspruchnahme degenerieren und eine Beute der Phagocyten werden (Kowalewsky, Metalnikoff). Es erscheint möglich, mit Metalnikoff anzunehmen, daß diesen Zellen speziell die Aufgabe zufalle, Toxine aus dem Blute zu entfernen und unwirksam zu machen.

Genetisch ist nach Cuénot (1891) der Pericardialkörper nichts anderes als ein spezialisierter Teil des mesodermalen Bindegewebes, welcher topographisch an das Rückengefäß gebunden erscheint, während die übrigen Bindegewebszellen sich mit Reservenernährung beladen und den Fettkörper bilden.

Bruntz (1909) konnte Nephrocyten, welche den Pericardialzellen gleichwertig sind und karminsaures Ammoniak aufnehmen, bei Orthopteren auch in anderen Körpergegenden nachweisen. Bei *Periplaneta orientalis* L. liegen sie in zwei kleinen Gruppen an der Basis des ersten Beinpaars sowie in Gestalt zweier großer symmetrischer Gruppen des Kopfes auf der Höhe des Labiums. Bei *Mantis religiosa* L. finden sie sich in der Umgebung der Speicheldrüsen, in der Frontalregion, in der Unterlippe und den Labialtastern und an der Basis des ersten Beinpaars. Die Speicheldrüsen umgeben sie in Form eines Netzes, in den übrigen genannten Regionen überziehen sie die Muskelbündel und begrenzen die Blutlacunen. — Bei den Acridiiden (*Stenobothrus lineatus* Panzer, *Caloptenus italicus* L., *Oedipoda coerulescens* L.) findet man sie in der Umgebung der Speicheldrüsen zahlreich in Form eines Netzes und in geringerer Menge an der Basis der drei Beinpaare an den Muskeln oder untermischt mit den Oenocyten am Epiderm. — Die Locustiden (*Decticus verrucivorus* L.) besitzen solche Zellen im Kopfe zwischen den Muskeln an der Antennenbasis, an der Insertionsstelle der Oberlippe, der Mandibeln und des Labiums. Zahlreiche Nephrocyten finden sich ferner an der Ventralseite des Thorax, namentlich an der Basis der beiden vorderen Beinpaare, wo sie die Tracheenzweige dieser Gegend bekleiden. Bei jungen (unbestimmten) Locustiden bilden sie einen Ring um den Ösophagus und vereinigen sich zu kleinen Ansammlungen an der Basis der drei Beinpaare. — Bei *Gryllus domesticus* L. finden sich einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte Zellen derselben Art am Rande des Fettkörpers. Wenn auch im ganzen Körper verbreitet, sind sie doch nur im Kopfe und besonders in den Mundteilen reichlich vorhanden.

Für die Apterygoten (*Ctenolepisma*) wies Philiptschenko (1907) Pericardialzellen nach. Sie liegen in acht abdominalen Segmenten als paarige syncytielle Zellgruppen jederseits des Herzens, je ein Paar in jedem Segmente. Außer diesen segmentalen Pericardialkörpern liegen noch im Thorax zwei kompakte Anhäufungen von Pericardialzellen ohne metamere Anordnung jederseits vom Rückengefäß längs dem Pericardialseptum. Sie reichen etwa von der Mitte des Mesothorax bis zum

hinteren Ende des Metathorax. Jede Zelle pflegt mehrere Kerne zu besitzen, und das Cytoplasma enthält gelblich braune, isotrope Körnchen. Die Ablagerung von Ammoniakkarmin beginnt erst am Ende des zweiten Tages nach der Injektion. — Bruntz (1908) fand ferner bei *Lepisma saccharina* L., *L. aurea* Duf. und *Otenolepisma lineata* F. Nephrocyten als Pericardialzellen.

Da sich die Zellen des von Weismann (1864) bei den Muscidenlarven gefundenen guirlandenförmigen Zellstranges ähnlich verhalten wie die Pericardialzellen, fallen sie unter den gleichen Gesichtspunkt wie diese. Sie nehmen nach Fütterung mit Cochenille, Methylenblau und Silbersalzen diese in sich auf (Kowalewsky 1886-87). Der „guirlandenförmige Zellstrang“ liegt frei in der Leibeshöhle durch Tracheen suspendiert und bildet einen analwärts gerichteten Bogen in einer Horizontalebene nahe dem Rücken, dessen beide Enden die Speicheldrüsen berühren.

7. Phagocytärorgane.

Bei Grylliden und Acridiiden fand Cuénot (1896) ein verschiedenes Verhalten der pericardialen Zellen: nach Injektion von chinesischer Tusche und karminsaurem Ammoniak nehmen die eigentlichen Pericardialzellen den letzteren

Farbstoff auf, während sich die chinesische Tusche in dem von Cuénot sogenannten Phagocytärorgan (Kowalewsky's „rate“) sammelt. Bei den Forficu-

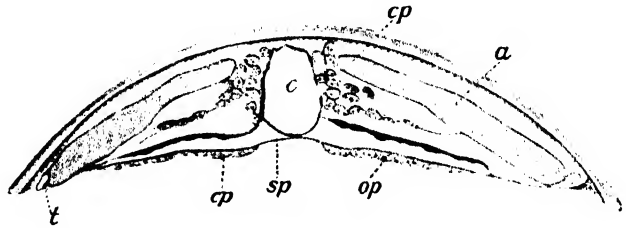


Fig. 303.

Querschnitt der Dorsalseite von *Forficula auricularia* L.; der Schnitt geht durch ein Paar der Flügelmuskeln; einen Tag nach Injektion von chinesischer Tusche und karminsaurem Ammoniak. Vergr. 47:1. (Cuénot 1896.)

a Fettkörper *c* Herz. *cp* Pericardialzellen. *op* Phagocytärorgan (nach Aufnahme von chines. Tusche). *sp* Pericardialseptum. *t* Trachee.

liden (Fig. 303) bilden die Zellen des Phagocytärorgans eine dünne Schicht, die nicht wie bei den Orthopteren dem Pericardialseptum dorsal aufliegt, sondern ein ihm paralleles besonderes Septum des Pericardialsinus darstellt. Die Pericardialzellen liegen teils dem Pericardialseptum ventral auf, teils in der Pericardialhöhle seitlich vom Herzen. — Bei den Gryllen bilden die Phagocytärorgane zwei (*Gryllus*, *Nemobius*) oder vier (*Gryllotalpa*) Paare dreieckiger Organe in den ersten Abdominalsegmenten. Sie fehlen nach Cuénot den Blattiden, Mantiden und Locustiden vollständig, sollen aber nach Kowalewsky bei den Locustiden zwischen den Pericardialzellen zerstreut liegen; um ein Phagocytärorgan in Cuénot's Sinne würde es sich in ihnen dann natürlich nicht handeln, sondern nur um freie Phagocyten, wie sie wohl allen Insekten zukommen. Daß übrigens den Locustiden die Phagocytärorgane nicht durchweg fehlen, geht aus der Beobachtung von Davydoff (1904) hervor, der bei einer Pseudophyllide (*Cleandrus graniger* Serv.) diese Organe in ähnlicher Ausbildung nachweisen konnte, wie bei den Grylliden. Sie liegen zu drei Paaren in den ersten drei

Abdominalsegmenten als dreieckige Bildungen, deren mediane Spitze die Seitenwand des Herzens berührt.

Cuénot glaubt die Phagocytärorgane, die nach seinen Untersuchungen (1897) bei *Hydrophilus piceus* L., *Dytiscus marginalis* L., der *Aeschna*-Larve und den Raupen von *Pieris brassicae* L. und *Bombyx rubi* L. fehlen, als Aggregate junger Blutzellen deuten zu können, die jedoch in bestimmter Gestalt konstant auftreten.

Auch bei den apterygoten Insekten sind Phagocytärorgane nachgewiesen worden. Bruntz (1908) fand sie bei *Ctenolepisma lineata* F., wo das Pericardialseptum (die „Pericardialmembran“ Heymons') die injizierte Tusche aufnimmt (Philipstschenko 1907), und bei *Lepisma saccharinum* L. in Gestalt zweier paralleler Stränge, welche ohne Unterbrechung jederseits das Herz begleiten (Fig. 304).

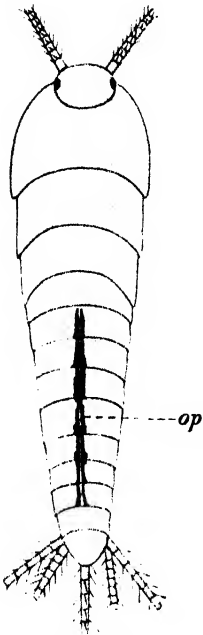


Fig. 304.

Lepisma saccharinum L.
Vergr. 100:1. (Bruntz
1908.)

op Phagocytärorgan nach
Injektion von chinesischer
Tusche.

Philipstschenko (1907) kommt zu folgender sehr einleuchtender Deutung der Phagocytärorgane bei den Insekten: „Entwickeln sich die phagocytären Organe der Orthopteren aus dem Pericardialseptum, während bei *Ctenolepisma lineata* F., dem Vertreter einer noch niedriger organisierten Insektengruppe das Pericardialseptum selbst als ein solches Organ funktioniert, so muß letzterer Fall offenbar als das allersprünghchste Verhalten angesehen werden. Man wird vermuten können, daß bei den Vorfahren der Gryllodea und Acridiodea das Pericardialseptum ebenfalls als phagocytäres Organ funktionierte und daß diese Funktion erst später auf spezielle in Gestalt von lokalen Anschwellungen oder Verdickungen dieses Septums auftretende Gebilde übergegangen ist. Allein was stellt das Pericardialseptum der Insekten überhaupt vor?“ Nach den Untersuchungen von Heymons (1895) entwickelt es sich aus den dorsolateralen Abschnitten der somatischen Ursegmentwände. „Bei den Pterygota verwandelt sich ein Teil desselben späterhin in die Flügelmuskeln, während der andere Teil in Gestalt der zarten Pericardialmembran unverändert bleibt. Bei den Thysanura entspricht das gesamte Septum dieser letzteren Membran, indem hier keine Flügelmuskeln zur

Entwicklung gelangen. Offenbar wird man dieses Septum bei den Thysanuren und die Pericardialmembran bei den höheren Insekten als einen unverändert gebliebenen Bezirk des peritonealen Epithels des Embryos ansehen müssen. Es ist natürlich nichts Wunderbares in dem Umstand zu erblicken, daß ein derartiger Coelothelbezirk bei den niederen Insekten als phagocytäres Organ funktioniert und bei einigen Orthopteren speziellen phagocytären Organen den Ursprung gibt.“

Nach Davydoff (1904) entstehen sie bei Acridiiden und Grylliden in übereinstimmender Weise erst metembryonal als lokale Verdickungen des Pericardialseptums (der Pericardialmembran), von dem sie sich später ablösen. Bei den Grylliden tritt eine Höhlung in ihnen auf, in

welche die „Ostien“ (cardiocoelomalen Öffnungen, Philpitschenko 1907) münden.

Ostiumorgane.

Die von Zawarzin (1911) gefundenen „Ostiumorgane“ am Herzen der *Aeschna*-Larve wurden schon kurz erwähnt. Wo sie liegen, fehlt zwar das durchgängige Ostium, es sind aber an diesen Stellen Öffnungen in der Muskelwand des Herzschlauches vorhanden als Reste der früher offenen Ostien, welche durch ein besonderes aus dem Gewebe der Adventitia entstehendes, retikuläres Gewebe erfüllt sind (Fig. 305). Das Bindegewebe der Adventitia spaltet sich hier in zahlreiche feinere Bündel, welche, verflochten und teilweise miteinander verbunden, das Netzwerk des retikulären Gewebes bilden. In seinen Maschen liegen zahlreiche Zellen (Leukocyten). Peripherisch, da wo das Ostiumorgan an die muskulöse Herzwand grenzt, liegen zahlreiche an die Lymphocyten der Wirbeltiere erinnernde Zellen. Zwischen diesen peripherischen und den zentralen Zellen des Organs beobachtete Zawarzin beständig karyokinetische Figuren. — Zu beiden Seiten des hinteren ostienführenden Herzabschnittes finden sich statt der Ostiumorgane zwei Paare (von Metalnikoff gefundener) Phagocytärorgane, die aus einem retikulären, von Leukocyten erfüllten Gerüst bestehen und chinesische Tusche, Karmin, Sepia usw. aufnehmen. Zawarzin glaubt annehmen zu dürfen, daß die Ostiumorgane phagocytäre oder besser lymphoide, in die Ostien eingewachsene Organe seien.

8. Der Fettkörper (Corpus adiposum).

Der Fettkörper kann dem sog. „Blutgewebe“ (Wielowiejski) zugerechnet werden¹⁾; denn bei Embryonen und jungen Larven findet man alle Übergänge zwischen Haemocyten und Fettzellen, und während der Metamorphose wird eine mehr oder minder weitgehende Dislokation der den Fettkörper aufbauenden Zellen beobachtet, so daß sie wie

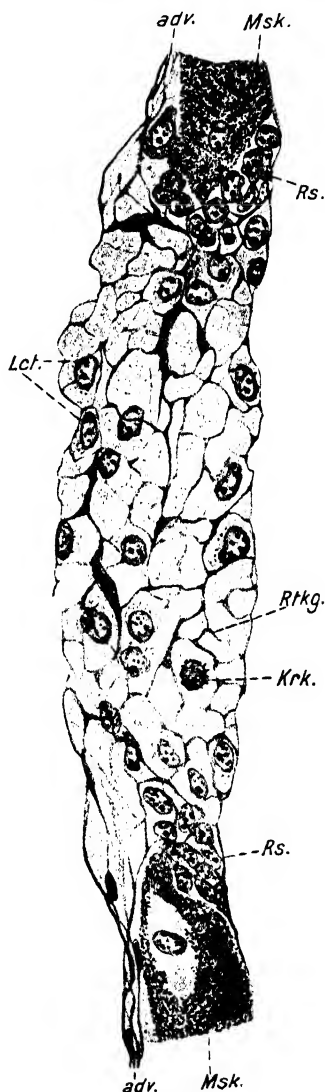


Fig. 305.

Querschnitt durch ein Ostiumorgan. Vergr. 750:1. (Zawarzin 1911.)

adv Adventitia. Msk Muscularis. Lct Leukocyten. Rtkg reticuläres Gewebe. Rs Ringschicht von Kernen. Krk Karyokinese in Leukocyten.

¹⁾ Graber (1891) schlägt statt „Blutgewebe“ für die Haemocyten, den Fettkörper, die Oenocyten und Pericardialzellen die gemeinsame Bezeichnung „haemosteatisches Gewebe“ vor.

die Haemocyten frei in der Haemolympe flottieren; dies letztere trifft nicht nur für die holometabolen Insekten zu, sondern nach Kollmann (1908) auch für die älteste Larve (Nymphe) der Odonaten (*Aeschna*). Die Fettkörperzellen enthalten charakteristische Einschlüsse (Reservestoffe) in Form von Fetttropfen und Albuminoidkügelchen und können auch vorübergehend (während der Metamorphose) oder dauernd (Collembolen, Orthopteren u. a.) Exkrete enthalten.

Allgemeiner Bau und Lage.

Besonders mächtig pflegt der dann fast die ganze Leibeshöhle ausfüllende Fettkörper, dessen Bedeutung in erster Linie in der Aufspeicherung von Reservennahrung liegt, bei den Larven der holometabolen Insekten entwickelt zu sein, während er bei den Imagines oft sehr beträchtlich an Ausdehnung verliert. Er kann im Kopf, Thorax und Abdomen ausgebildet sein.

Die allgemeine Form und Lage der Bestandteile des Fettkörpers ist recht verschieden und erscheint ziemlich regellos, wenn sich dessen

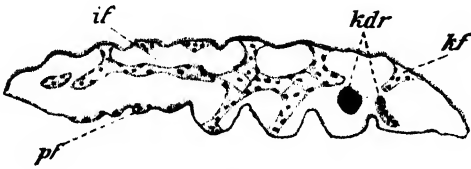


Fig. 306.

Topographische Darstellung des Fettkörpers in einem Sagittalschnitt durch *Neanura*. Vergr. 23:1. (Philipstschenko 1907.)

pf periphere Schicht des Fettkörpers. if dessen innerer Strang. kdr Kopfrücken. kf Kopflappen des Fettkörpers.

Lappen überall, wo sie Platz finden, zwischen die inneren Organe einschieben. Philipstschenko (1907) unterscheidet am Fettkörper der Collembolen (Fig. 306) eine periphere subepidermale Schicht von den inneren Strängen, deren vorderer Abschnitt von manchen Autoren (Sommer 1885) als „perioesophagealer Fettkörper“ bezeichnet wird.

Die inneren Stränge sind bei den Achorutidae und Entomobryidae im Thorax und Abdomen deutlich segmentiert, bei den Sminthuriden fehlt diese Metamerie durchaus. Individuelle Abweichungen im morphologischen Verhalten des Fettkörpers kommen häufig vor.

Bei *Protopteron indicum* Schepotieff (Thysanura) ist das Corpus adiposum im Thorax und in der vorderen Partie des Abdomens am mächtigsten entwickelt, fehlt dagegen im Kopfe und im Hinterteil des Abdomens ganz. Es durchzieht hier den Thorax als breiter, vorn allmählich verschmälerter Strang, der im Halsabschnitt endigt. „Im ersten Thoraxsegment bedeckt er den Ösophagus von oben her, in den übrigen Thoraxsegmenten umhüllt er denselben kreisförmig fast allseitig und bildet zwischen den dorsoventralen Muskeln seitliche Lappen.“ Nach hinten setzt sich der Fettkörper als breite Masse zwischen Ösophagus und Nervenketten in das Abdomen fort, wo er zwei längliche Massen jederseits des Darmes bildet. Dazu kommen noch zwei schmalere Stränge zwischen den dorsoventralen Muskeln oder Gonaden und den Körperseiten. Bemerkenswert ist, daß sich die Abschnitte des Fettkörpers untereinander insofern verschieden verhalten, als die thorakale Partie außer Fett zahlreiche eosinophile Körnchen enthält (Schepotieff 1910).

Den Fettkörper der Lepismatiden (*Ctenolepisma lineata* F.) durchziehen stellenweise Bindegewebsstränge, welche ihn mit dem Bindegewebe anderer Organe in Verbindung setzen. Übrigens besteht er hier,

wie auch bei den Pterygoten in der Regel, aus zahlreichen Lappchen, deren jedes von einer zarten bindegewebigen Hülle (*Tunica propria*) umgeben ist. Diese Hüllen erscheinen als interstitielle Stränge, wenn die Fettkörperlappen einander eng angelagert sind (Philipstchenko 1907).

Bei den Mallophagen besteht der Fettkörper aus wurstförmigen, unregelmäßig verzweigten Massen (Große 1885). Die Larve von *Culex nemorosus* Meig. besitzt nur einen äußeren, peripherischen, kontinuierlich in jedem Körpersegmente verlaufenden Fettkörperlappen, welcher dem Epiderm dicht anliegt. Bei der alten Larve buchtet er sich sehr stark in das Innere der Leibeshöhle vor, und seine inneren Lappen erreichen, die ganze thorakale Leibeshöhle ausfüllend, den Darm. In den übrigen Segmenten ist der Fettkörper weniger stark entwickelt. — Bei der jungen Larve von *Corethra plumicornis* Fabr. liegen in der nächsten Umgebung der vorderen Tracheenblasen ziemlich große, körnerreiche Zellen in fast gerader Linie angeordnet; ihre Seitenflächen sind miteinander verklebt, und sie gewinnen einen fast epithelialen Charakter. Erst in späteren Stadien sammeln sich in diesen Zellen Fettkügelchen an, welche schließlich den Kern in seitliche Lage drängen und das Cytoplasma fast ganz anfüllen. Sie sind jetzt nur noch durch zarte Fäden locker mit der Tracheenblase verbunden, in früherem Alter aber stehen sie in festerem Zusammenhang mit den Speicheldrüsen und den Tracheenblasen (Wielowiejski 1883). — Bei *Periplaneta orientalis* L. besteht der Fettkörper aus verzweigten netzigen Strängen und zahlreichen Lappchen von verschiedener Form und Größe, welche besonders reich im Abdomen angehäuft zu sein pflegen. — Der Fettkörper der Larve von *Apis mellifica* L. setzt sich aus riesigen Lappen zusammen, in welchen bei erwachsenen Tieren 30 oder mehr Zellschichten übereinander liegen (Koschevnikov 1900).

Histiologie des Fettkörpers.

Im Fettkörper der Orthopteren kann man drei Arten von Zellen unterscheiden: gewöhnliche Fettzellen (Liparocyten), Exkretzellen und Bakterioidzellen. Die letzteren sind bei den Blattiden wohl entwickelt, fehlen den Phasmodiden jedoch vollständig (de Sinéty 1901), während hier die Exkretzellen reichlich vorhanden sind (Cuénot 1896). Hinsichtlich der „Sarcosomocyten“ siehe Muskulatur.

Das Aussehen der Fettzellen wechselt ziemlich erheblich in Abhängigkeit von ihrem Alter (Fig. 307—310) und physiologischem Zustande. Ihr Cytoplasma kann fast homogen erscheinen oder ganz mit Fetttropfen erfüllt sein. Der Kern ist in der Ein-, Zwei- oder Mehrzahl (?) vorhanden und einfach oder verzweigt. Die im Plasma ziemlich regelmäßig enthaltenen Albuminoidkörnerchen sind verschiedener Natur und nicht von gleicher Affinität zu Farbstoffen. Sie stellen, wie die Fettröpfchen, Reservenernährung dar, welche während der Metamorphose oder zur Bildung der Genitalprodukte vom Organismus verbraucht werden. — Entweder sind die Liparocyten durch deutliche Grenzen voneinander gesondert (z. B. *Ctenolepisma lineata* F.), oder sie bilden ein Syncytium. Bei der Larve von *Apis mellifica* L. sind sie im allgemeinen untereinander gleichartig, und während bei der jungen Larve die Zellgrenzen vielfach undeutlich bleiben, treten sie bei der älteren scharf hervor. — Die ursprüngliche Kugelform der Fettzellen verliert sich durch ihre gegenseitige Formanpassung, bedingt durch ihre enge Apposition aneinander. Jede Zelle enthält hier 1—2 Kerne. Der imaginale Fettkörper unterscheidet

sich sehr merklich von dem larvalen. Die Fettzellen der jungen Biene sind noch wohl gesondert und zeigen keine Neigung zur Bildung von Syncytien; die riesigen Vakuolen verdrängen das Cytoplasma bis auf geringe Reste, der Kern ist verzweigt; zweikernige Zellen kommen nur selten zur Beobachtung. Bei der alten Biene ist die Vakuolisierung des Cytoplasmas niemals

so stark wie bei der jungen, fehlt vielmehr gewöhnlich ganz, und das

Cytoplasma erscheint dann dicht und körnig; die Zellgrenzen verschwinden stellenweise ganz, und es kommt jetzt zu einem syncytiellen Zusammenfluß der Liparocyten. Gegen die Annahme einer senilen Degeneration spricht

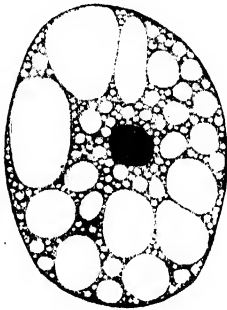


Fig. 307.

Fettzelle einer jungen Fliegenlarve. Vergr. 200:1. (Pérez 1910.)

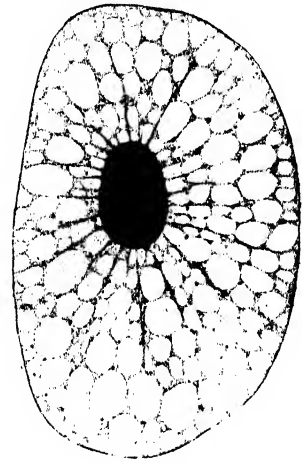


Fig. 308.

Fettzelle aus dem Abdomen einer Fliegenlarve in mittlerem Alter. Vergr. 320:1. (Pérez 1910.)

vielleicht die Tatsache, daß alte Königinnen das für die alte Arbeiterin beschriebene Verhalten des Fettkörpers nicht zeigen (Koschewnikov 1900).

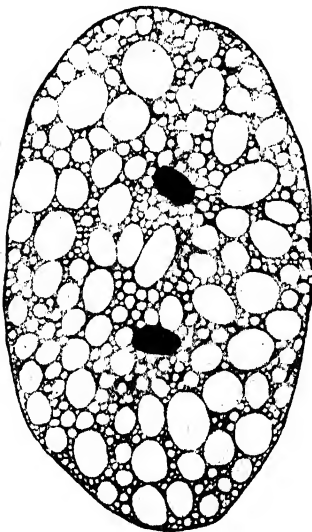


Fig. 309.

Zweikernige Fettzelle einer Fliegenlarve in mittlerem Alter. Vergr. 200:1. (Pérez 1910.)

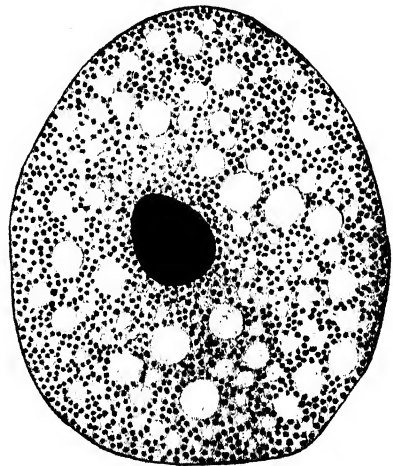


Fig. 310.

Fettzelle einer erwachsenen Fliegenlarve mit albuminoiden Einschlüssen. Vergr. 320:1. (Pérez 1910.)

Massonat (1909) beobachtete in der Umgebung der Fettzellen der Pupiparen zahlreiche Leukocyten, eine Erscheinung, welche Vaney

und Maignon (1906) mit der Glykogenese in Zusammenhang bringen. Diese beiden Autoren wiesen Fett, lösliche Albuminoide und Glycogen in den Fett- (und Blut-)Zellen nach.

Bei den Collembolen kommen zwei Zellarten mit ganz verschiedener Funktion im Fettkörper vor: Reservenahrungszellen und Harnzellen. Die Fettzellen bilden ein Syncytium oder sind deutlich voneinander abgegrenzt (junge *Sminthuriden*) und haben das gewöhnliche Aussehen (Fettropfen und eosinophile Körnchen als Einschlüsse des Cytoplasmas, von welchen die letzteren auch fehlen können, z. B. *Sminthurus*). Die Fettzellen der subepidermalen Schicht liegen den Epidermzellen unmittelbar an. Die exkretorischen Zellen gehören dem Fettkörper selbst an und liegen in ihm verstreut. Bei *Neanura* sind sehr zahlreiche Harnzellen von geringerer Größe, bei *Dicyrtoma* dagegen weniger von ansehnlicher Größe vorhanden. In jedem Stränge des Fettkörpers von *Neanura* ist eine ganze Reihe von zentral gelegenen Harnzellen enthalten (Fig. 311). Nach Entfernung der Konkretionen zeigen diese Zellen einen zartwabigen Bau ihres Cytoplasmas und einen großen Kern. Denselben cytologischen Bau behalten sie bei allen (untersuchten) Collembolen. Die in Wasser löslichen Konkretionen sind in Gestalt anisotroper kristallinischer Körper mit konzentrischer Schichtung massenhaft jeder Zelle eingelagert. Bei den Entomobryiden und *Sminthuriden* handelt es sich um Sphärokristalle, bei *Neanura* und *Onychiurus* außer diesen um irreguläre Sphärokristalle und „Cryptokristalle“. Alle bestehen aus harnsauren Salzen (Tullberg, Willem 1900, Philiptschenko 1907).

Harnsaure Konkretionen aus dem Fettkörper der Insekten waren schon Leydig (1855) bekannt und sind seither von vielen Autoren nachgewiesen worden, deren Angaben jedoch nicht in allen Punkten übereinstimmen. So sollen nach einer Lesart die Konkretionen in denselben Zellen gefunden werden, welche zugleich auch Fett enthalten, und dieselbe Zelle soll höchstens in verschiedenen Perioden Reservenahrungsspeicher oder Harnzelle sein. Nach der anderen Lesart dagegen sind beide Zellarten dauernd verschieden (*Collembola* nach Philiptschenko 1907). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß beides für verschiedene Insekten tatsächlich zutrifft. So fand Philiptschenko zwar bei den Achorutiden und Entomobryiden spezifische Harnzellen, welche nicht aus Fettzellen hervorgehen; in der subepidermalen Schicht des Fettkörpers an der Dorsal-seite des vierten Abdominalsegmentes von *Sminthurus fuscus* Geer treten dagegen im späteren Alter da Harnzellen auf, wo früher ausschließlich

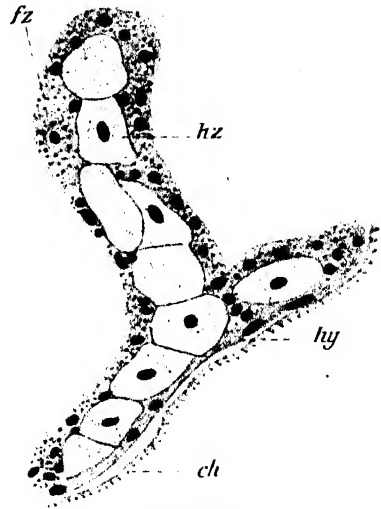


Fig. 311.

Schnitt durch den dem Epiderm anliegenden Bezirk des Fettkörpers von *Neanura*. In dem Fettsyncytium liegen größere und kleinere eosinophile Körner. Vergr. 210:1. (Philipschenko 1907.)

fz Fettzellen. hz Harnzellen. hy Epiderm. ch Chitin.

Fettzellen vorhanden waren, die sich also sekundär in Harnzellen verwandelt haben müssen.

Zwischen den Fettzellen der Lepismatiden (*Ctenolepisma*), die übrigens nur Fett und keine eosinophilen Körnchen enthalten, finden sich Exkretzellen zerstreut, welche mit kugligen Konkretionen von konzentrisch geschichtetem Bau (Sphärokristallen) angefüllt sind (Philipschenko 1907).

Die Harnzellen des Fettkörpers haben bei den pterygoten Insekten eine weite Verbreitung. Nach Berlese können die Exkrete in den Fettzellen selbst neben Fettkügelchen liegen und sind also nicht unbedingt an besondere Harnzellen gebunden (Dipteren-, Lepidopteren- und Coleopteren-Puppen; *Aphodius*-Imago, Neuroptera). Bei den Hymenopteren sind besondere Harnzellen vorhanden. K. Samson (1908) fand bei *Heterogenea limacodes* Hufn. (Lepidoptera) Kristalle zuerst bei einer 30 Tage alten Puppe, deren Vasa malpighii schon wieder tätig sind. „Zuerst liegen einige Kristalle verstreut in einer Fettzelle zugleich mit kleinen

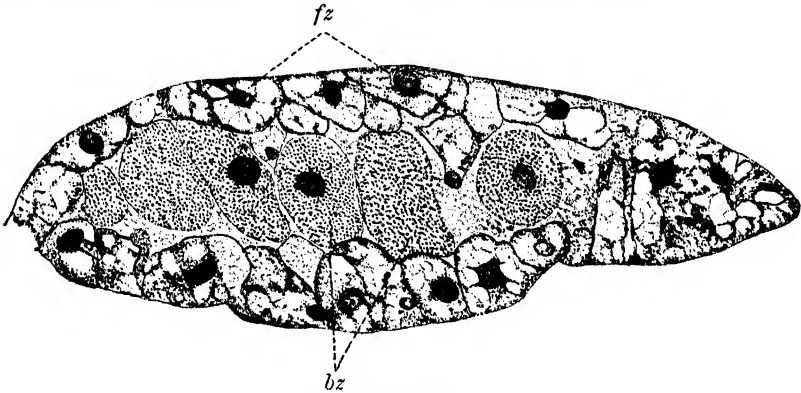


Fig. 312.

Fettkörperanschnitt von *Periplaneta orientalis* L., vergr. (K. C. Schneider 1908.)

fz Fettzellen. bz Bakterioidzellen.

körnigen Konkrementen. Sie treten dann in sämtlichen Zellen eines Fettlappens auf, in dem bald keine Fettvakuolen mehr zu erkennen sind. Damit ist aber die Harnanhäufung in diesen Zellen nicht beendet, sondern sie schreitet fort, bis eine festgepreßte Masse zustande kommt, in der weder Plasma noch Kerne zu sehen sind. Es legen sich um die Haufen, die die Form des ursprünglichen Fettlappens bewahren, Bindegewebszellen herum, wahrscheinlich um ein Auseinanderfallen zu verhüten. Ich kann nach diesen Beobachtungen Berlese's Ansicht nicht teilen, daß es sich hier nur um ein Stoffwechselprodukt des Fettes handelt, sondern ich sehe die Fettzellen als selbständige Exkretionsorgane an, die einen eigenartigen Funktionswechsel durchmachen und die Aufgabe der larvalen Vasa malpighii übernehmen, deren quadratisch oblonge Kristalle denen des Fettkörpers völlig gleichen" (Samson). Der Verbleib dieser Konkreme in späteren Stadien wurde nicht ermittelt.

An jedem Lappen oder Strang des Fettkörpers von *Periplaneta* unterscheidet Schneider (1908) eine Außenschicht von Fettzellen (Fig. 312), die zugleich auch als Exkretionszellen funktionieren, indem sie Exkretstoffe in sich aufspeichern (Speichernieren). Bei ganz jungen Blattiden (ja selbst schon bei Embryonen von *Phyllodromia germanica* L.

nach Patten) sind schon Exkrete in den Fettkörperzellen nachweisbar. Die Zellen und ihr Inhalt vermehren sich metembryonal progressiv derart, daß bei den erwachsenen Tieren der Fettkörper nur noch eine enorme Ansammlung von Uraten darstellt, während die Fettzellen fast ganz verschwunden sind. Bei allen anderen Orthopteren findet man exkretorische Zellen (Speichernieren) des Fettkörpers wenigstens in den peripherischen Partien. Die Menge der Urate wechselt sehr in den verschiedenen Familien; sie sind sehr reichlich bei den Forficuliden, Grylliden, Locustiden und besonders bei den Blattiden vorhanden; spärlicher finden sich die Harnzellen bei den Mantiden, Acridiiden und besonders bei *Gryllotalpa*; auch hier sind die Konkretionen viel kleiner. In die Leibeshöhle injizierte Farbstoffe (mit Ausnahme von Vesuvín) werden von diesen Zellen nicht aufgenommen. Eine Entfernung der Urate aus dem Fettkörper findet weder während der Häutungen, noch überhaupt zu irgendeiner Zeit statt (Cuénót 1896 z. T. gegen Fabre).

Die Bakterioidzellen liegen zentral, von Fettzellen umlagert (Fig. 312), oft in einer Reihe angeordnet oder reichlicher gehäuft, fehlen aber bisweilen auch ganz. Sie sind elliptisch, abgerundet, und ihr Plasma ist von schwach S-förmig gekrümmten, bakterienartigen Gebilden mit dunkel färbbarer Rinde und heller Achse erfüllt, welche Teilungsfähigkeit besitzen. Die Bakterioidzellen fand zuerst Blochmann (1892) im Fettkörper von *Phyllodromia*, *Blabera* und *Periplaneta*. Cuénót (1896) wies sie für *Ectobia* nach. Die in ihnen enthaltenen Körperchen (mutmaßlich Bakterien) zu kultivieren, gelang nicht. Cuénót hält sie für Zellprodukte, welche sich mit Kernfarbstoffen tingieren. Henneguy (1904) fand sie auch bei Aphiden. Conte und Faucheron (1907) konstatierten in den Fettzellen von *Lecanium hemisphaericum* Targioni-Tozzetti (Coccidae) zahlreiche Körperchen, welche der Hefe gleichen und allem Anscheine nach regelmäßig vorkommen, ohne dem Tier zu schaden. Bei anderen *Lecanium*-Arten sowie bei *Pulvinaria floccifera* Westwood wurden diese Körperchen ebenfalls nachgewiesen (vgl. Pseudovitelus und Šule 1910).

Der Fettkörper bedingt bei vielen Insekten mit zarter unpigmentierter Cuticula (Larven) teilweise oder vorwiegend die Färbung des Körpers. Träger des Farbstoffes sind, wie es scheint, niemals die Fettzellen selbst, sondern ihre Einschlüsse. Das Fett besitzt eine gelbliche bis orangegelbe, weißliche oder grünliche Färbung.¹⁾ — Der Fettkörper pflegt mehr oder minder reich mit Tracheen versorgt zu sein. Bei den Lamellicornia verwächst er mit dem Epithel der größeren Tracheenstämmen und der Tracheenblasen (vgl. Tracheenendigung).

Hinsichtlich der Physiologie des Fettkörpers ist es von Bedeutung, daß Koschevnikov (1900) bei *Apis mellifica* L. eine absorbierende Tätigkeit konstatieren konnte. Er mischte der Nahrung Ferr. sesquichloratum in sehr geringer Menge bei, trennte nach einiger Zeit Stücke des Fettkörpers heraus, wusch sie in einer Lösung von Ferrocyankalium und legte sie in angesäuerten (Salzsäure) Alkohol (oder Wasser) oder in eine saure Konservierungsflüssigkeit. In den Fettzellen (nicht in den Pericardialzellen und Oenocyten) bildete sich ein Niederschlag von Berliner Blau.

Die Fettzellen können sich karyokinetisch vermehren, ohne vorher

¹⁾ Nach F. G. Kohl (Untersuchungen über das Carotin und seine physiologische Bedeutung in der Pflanze. Leipzig 1912.) wären die sogen. Lipochrome zum Teil in Fett gelöste Carotine.

embryonalen Charakter angenommen zu haben (de Sinéty). Ihre Vermehrung (Fig. 313) scheint (immer?) an der Hand der Larvenhäutungen vor sich zu gehen. Berlese (1901) konstatierte sie während der Häutung der Larve von *Sericaria (Bombyx) mori* L., Poyarkoff (1910) unmittelbar vor der Häutung bei der Larve von *Galerucella crataegi* Bach Johann (Coleopteren). Sie findet auf karyokinetischem Wege statt, ohne daß die Einschlüsse der Zelle vorher verschwinden (Fig. 314).

Der Fettkörper der Imago soll nach einigen Autoren direkt vom Ektoderm, nach anderen vom Mesoderm abstammen. Bei *Apis mellifica* L. werden nach Koschevnikov (1900) während der Nymphose keine neuen Fettzellen gebildet, die imaginalen gehen vielmehr aus den larvalen hervor. Nach Rössig (1904) entstehen bei den Gallwespenlarven während der Metamorphose neue Fettzellen. Noch bevor sich die Larve zur Verpuppung anschickt, sieht man von umschriebenen Stellen des Epidermis aus rechts und links unterhalb der Seitenlinie der Abdominalsegmente oenocytenähnliche Gebilde sich erheben und zu einer Größe von ca. 30—50 μ . heranwachsen: die jungen (imaginalen) Fettzellen. Sie entstehen aus dem Epiderm, wie deutliche Kernteilungsfiguren beweisen. So lange die heranwachsenden Zellen die Größe von 30 μ . noch

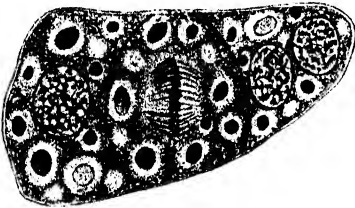
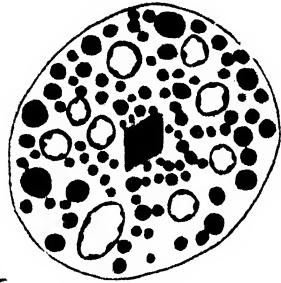


Fig. 313.
Gruppe von Fettkörperzellen, deren
eine in Teilung. Vergr. 800 : 1.
(de Sinéty 1901.)



K.
Fig. 314.
Karyokinese einer Fettzelle der
alten Larve von *Galerucella*
crataegi Bach Johann. Vergr.
1 : 1100. (Poyarkoff 1910.)

nicht überschritten haben, ähneln sie nach Gestalt und Färbung ganz den Oenocyten; dann aber beginnt ihre Umbildung zu typischen Fettzellen. Mit dieser Beobachtung steht Rössig in Einklang mit Berlese und Schäfer. Pérez (1910) findet dagegen, daß bei *Calliphora* (Musciden) der imaginale Fettkörper vom Mesoderm der epidermalen Imaginalseiben ausgebildet werde (vgl. Metamorphose).

„Pseudovitellus“ der Homopteren.

Im Abdomen der Aphiden liegt eine dunkelgrün gefärbte Zellmasse, die von Huxley und Lubbock als „Pseudovitellus“ bezeichnet wurde. Leydig ließ sie zum Aufbau der vegetativen Organe bestimmt sein, Metschnikow schreibt ihr als „sekundärem Dotter“ Bedeutung für die Entwicklung zu. Witlaczil weist diese Auffassung zurück und kommt zu der etwas seltsamen Ansicht, daß der Pseudovitellus wahrscheinlich den degenerierten *Vasa malpighii* entspreche. — Der rätselhafte Körper ist eine solide großzellige Masse in Form zweier jederseits im Abdomen gelegener, hinten über dem Enddarm miteinander vereinigter Stränge, welche von einer Hüllhaut (Tunica propria) umgeben sind (Witlaczil

sind nicht miteinander verbunden und das einzelne Organ zeigt sehr variable Form. Eine Verbindung mit anderen Organen des Körpers besteht nicht. Ein kleiner oberflächlich gelegener Klumpen des sonst karminroten Pseudovitellus ist ockergelb gefärbt; seine Färbung rührt von kleinen, punkartigen, netzartig angeordneten Körnchen her. Die Hauptmasse des Pseudovitellus ist bald intensiv karminrot, bald schwach rosa gefärbt; diese Verschiedenheit wird durch das Verhalten der seine Oberfläche bedeckenden, amoeboiden Pigmentzellen hervorgerufen; diese bilden eine Rindenschicht, deren reich pigmentierte Zellen sich den Markzellen dicht anlegen und in deren interzelluläre Räume amoeboide Ausläufer entsenden oder zum Teil auch ganz in die Markzellenschicht einwandern. Diese besteht aus großen polygonalen Zellen (Fig. 315) mit je einem großen mittelständigen Kern, deren Cytoplasma von symbiontischen Saccharomyceten vollständig erfüllt ist. Šulc nennt diese Zellen „Mycetocyten“ und schlägt für den Pseudovitellus die Bezeichnung „Mycetom“ vor. Die Symbionten des karminroten Teiles nennt er *Cicadomyces Ptyeli lineati* forma I, die des kleineren, ockergelben Teiles *Cicadomyces Ptyeli lineati* forma II. Über die Bedeutung dieser Pilze für die Tiere vermag Šulc vorläufig nur Vermutungen zu äußern. Jedenfalls zeigen aber seine sehr dankenswerten Untersuchungen den Pseudovitellus in einem ganz neuen Lichte.

9. Leuchtorgane.

Leuchtvermögen ist bei einer größeren Anzahl von Insekten konstatiert worden. Nach Kerville (1893) leuchten: *Lipura*, *Caenis*, *Ceraplatus*, *Chironomus*, *Culex*, *Phengodes*, *Zarhipis*, *Photuris*, *Luciola*, *Megalophthalmus*, *Amythetes*, *Phosphaenus*, *Lamprorhiza*, *Lampyrus*, *Pelania*, *Lamprophorus*, *Aspidosoma*, *Crathomorphus*, *Photinus*, *Lucidota*, *Lucernula*, *Cladodes*, *Lamprocera*, *Pyrophorus*, *Physodera*.

Am eingehendsten sind wir über die Lampyriden (Coleopteren) unterrichtet, welche von vielen Autoren untersucht worden sind, ohne daß übrigens die Resultate in allen Punkten übereinstimmen. Nach Bongardt (1903) trägt das Männchen von *Lampyrus splendidula* L. seine Leuchtorgane an der Ventralseite des vorletzten und drittletzten Abdominalsegments unmittelbar unter dem Epiderm und der durchsichtigen Cuticula. Das Weibchen besitzt ein großes Leuchtorgan an der Ventralseite des 6. Abdominalsegments, außerdem zwei (selten drei) kleine ventral am 5. Abdominalsegment und ein kleines in der Medianlinie des 3. Abdominalsegmentes; schließlich liegen noch in jedem Abdominalsegment mit Ausschluß der beiden letzten rechts und links ein knollenförmiges Leuchtorgan an der Dorsalseite der Seitenzipfel der Pleuren. In ähnlicher Lage wie die knollenförmigen Leuchtorgane des Weibchens findet man die der Larven, welche auch im Winter leuchten.

Bei *L. noctiluca* L. sind im Gegensatz zu *L. splendidula* L. die Leuchtorgane von pigmentiertem Chitin bedeckt und leuchten daher schwächer. Sie liegen als ovale Körper im letzten Abdominalsegment. Das Weibchen trägt je ein fast die ganze Ventralseite einnehmendes Leuchtorgan am 5. und 6. Segmente des Abdomens, deren jedes durch sechs Muskelbündel in sieben Lappen zerlegt wird (Fig. 316). Ferner liegen noch je ein kleines Leuchtorgan an den ventralen Rändern des 7. Segmentes und zwei kleine median hintereinander an der Ventralseite des vierten Abdominalsegmentes.

Die beiden Leuchtorgane der Larve von *Phosphaenus hemipterus* Goeze liegen als zwei kleine Knollen von Stecknadelkopfgröße jederseits am Seitenrande des vorletzten Abdominalsegmentes; eine ähnliche Lage an demselben Segmente haben sie bei der Larve von *Lampyrus noctiluca* L. (Bongardt 1903).

Die Leuchtorgane von *Luciola italica* L. bilden in jedem der beiden letzten Abdominalsegmente des ♂ eine Platte, die vielleicht ursprünglich paarig war und erst sekundär durch Verschmelzung unpaar wurde. Bei dem ♀ ist jederseits am 5. Abdominalsegment eine kleine rundliche Leuchtplatte vorhanden.

In beiden Geschlechtern liegen die Leuchtplatten unmittelbar unter dem Epiderm und zeigen in ihrem Bau keine Verschiedenheit. Man kann an jeder Leuchtplatte eine ventrale ziemlich durchsichtige und eine

undurchsichtige kreide-weiße dorsale Schicht unterscheiden, in welcher sehr weite Tracheenstämme mit

vornehmlich horizontal streichenden Verzweigungen verlaufen; von diesen steigen feine Zweige senkrecht zur Ventralseite ab, dringen in die durchscheinende Schicht ein und reichen mit ihren Verästelungen bis zu der Fläche, welche der Haut anliegt. Die Tracheen besitzen hier keinen Spiralfaden, sondern Leisten von quерem, unregelmäßigem Verlauf. Die Wand der feinsten Endkapillaren ist völlig glatt, ihr Lumen nicht mit Luft, sondern mit Flüssigkeit

gefüllt. In der ventralen Schicht sind die Tracheen von zylindrischen Läppchen umgeben, welche Emery als Syncytium auffaßt und den M. Schulzeschen Tracheenendzellen gleichsetzt. Diese sind durch eine Lage von „Parenchymzellen“ voneinander gesondert und reichen bis zum Epiderm. Die dorsale kreideweiße Schicht besteht aus den „Parenchymzellen“ ähnlichen Komponenten, welche reich an Uratkongrementen (nach Köl liker harnsaurem Ammoniak) sind. Diese Kongremente sind übrigens den Leuchtorganen nicht speziell eigen, sondern finden sich, wie wir sahen, im Fettkörper vieler Insekten. Das Leuchtorgan scheint einer umgewandelten Partie des Corpus adiposum zu entsprechen, d. h. aus diesem hervorgegangen zu sein. Die leuchtende Verbrennung findet an der Grenze zwischen dem „Tracheenzellenzylinder“ und den „Parenchymzellen“ statt; in welchen von beiden,

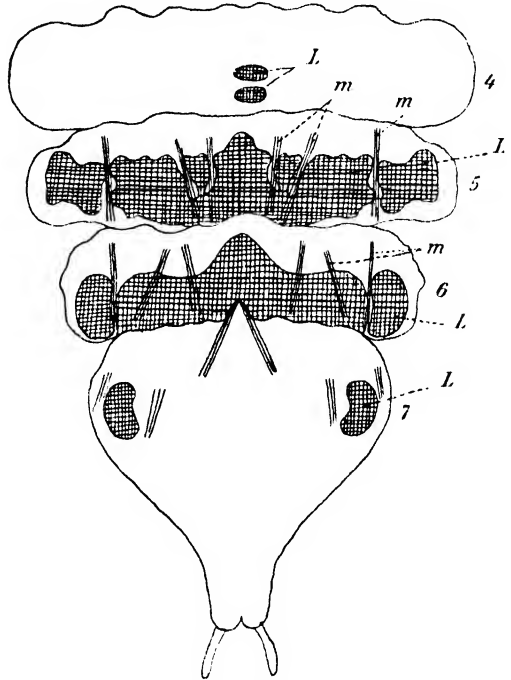


Fig. 316.

Lampyrus noctiluca L. ♀. Vergr. 15:1. (Bongardt 1903.)

Ventrale Seite mit den Leuchtorganen (L). m Muskeln.
4—7 viertes bis siebentes Abdominalsegment.

vermochte Emery nicht zu entscheiden, vermutet aber, daß sie an der Oberfläche der Parenchymzellen vor sich gehe, jedoch außerhalb ihrer Substanz selbst. Die Parenchymzellen sondern wahrscheinlich den Leuchtstoff ab, welcher von der Tracheenendzelle aufgenommen und mittels des Sauerstoffes der Tracheenlumina verbrannt wird (Emery 1884).

Die beiden Lagen, aus welchen die beschriebenen Leuchtorgane bestehen, scheinen bei den knollenförmigen Leuchtorganen zu fehlen (Wielowiejski, Bongardt). Die Verteilung der Tracheen in den

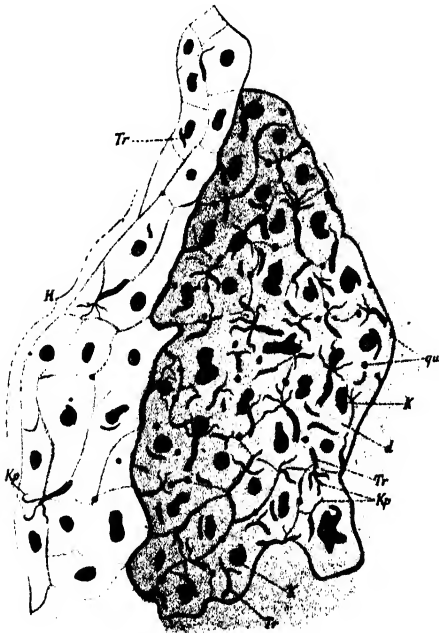


Fig. 317.

Querschnitt durch ein Leuchtorgan des ♂ von *Lampyris splendidula* L. zur Demonstration der Verteilung der Tracheenkapillaren in der durchsichtigen (H) und undurchsichtigen Schicht (d). Vergr. ca. 215:1. (Bongardt 1903.)

Tr Tracheenstämmchen. Kp Tracheenkapillaren. qu Querschnitte durch diese. K Kerne.

beiden Schichten gibt Fig. 317 wieder. Auf der Spiralfalte größerer Tracheenstämme stehen feine, einfache oder verzweigte, proximalwärts gerichtete Chitinhaare. Jeder in das Leuchtorgan eintretende Tracheenstamm ist von einem Nerven begleitet; die Enden der Tracheen laufen in eine scherenförmige Zelle aus, welcher die Leuchtzellen anliegen (Fig. 318). Die Ausläufer der Tracheenendzellen sind weit zu verfolgen und ziehen zwischen den Grenzen der Leuchtzellen hin oder anastomosieren miteinander. Das ganze Leuchtorgan durchzieht ein Netz von Fortsätzen der Tracheenendzellen. Hinsichtlich der weiteren Einzelheiten muß auf Bongardt verwiesen werden. — Die Nerven für die Leuchtorgane der ♂♂ von *Lampyris splendidula* L., der Larven von *L. noctiluca* L. und *Phosphaenus hemipterus* Goeze und der ventral gelegenen der ♀♀ von *L. splendidula* L. entspringen aus den letzten Ganglien des Bauchstranges und treten von der

Dorsalseite in die Leuchtapparate ein. Die Nerven für die knollenförmigen seitlichen Leuchtorgane der ♀♀ und Larven von *L. splendidula* L. nehmen dagegen ihren Ursprung aus den Ganglien der entsprechenden Segmente und treten von der ventralen Seite aus in das Organ ein. Die Nerven sind regelmäßig von einem Tracheenstamm begleitet und verbreiten sich in den Organen wie die Tracheen, welchen sie eng apponiert bleiben und an deren Endzellen sie herantreten (Bongardt).

Schon Forster (1782) fand, daß die Lampyriden in Sauerstoff intensiver leuchten, als in der Atmosphäre. Spalanzani bemerkte eine Steigerung des Leuchtens nach Reiz durch eine Nadel, und Macaire (1822) beobachtete, daß der galvanische Strom *Luciola italica* L. zu inten-

siver Lichtproduktion veranlasse; daß in indifferenten Gasen; Öl und fetten Stoffen sowie in einer Temperatur von mehr als 52° C und weniger als 12° C das Leuchten aufhört und daß das Leuchtvermögen durch Chlor, Salpetersäure und Schwefelsäure definitiv vernichtet wird. Leydig (1857) hielt als erster die Leuchtorgane für Abkömmlinge des Fettkörpers. Kölliker (1858) sieht in ihnen einen nervösen Apparat, dessen Leuchten durch eine Eiweißoxydation unter dem Einfluß des Nervensystems zustande komme.

Diese Lichterscheinung wird nur bei der Anwesenheit von Sauerstoff beobachtet (Edwards 1863). M. Schulze findet den Ausgangspunkt des Leuchtvermögens in den

Tracheenendzellen, von denen sich das Leuchten auf die Leuchtzellen verbreite. — Auf Grund seiner Untersuchung der Larven und Weibchen von *Lampyris noctiluca* L. vertritt Owsjannikow (1864) den Standpunkt, daß in den Leuchtorganen ein leuchtender Stoff aufgespeichert sei, welcher sie solange zum Leuchten befähige, bis er verbraucht sei; auch

stehe das Leuchten nicht unter dem Einfluß des Nervensystems (1868), weil es noch über 1½ Stunde fortdaure, nachdem die Organe mit Curare und salpetersaurem Strychnin bestrichen worden sind. Dagegen betrachtet Pflüger (1875) den Leuchtstoff als reizbar und



Fig. 318.

Teil eines Horizontalschnittes durch ein Leuchtorgan des Männchens von *Lampyris splendidula* L., um die Anastomosenbildung (*As'*) der feinsten Fortsätze (*f'*) der Tracheenendzellen (*Tr*) sowie den Verlauf der Tracheenkapillaren (*Kp*) in den Tracheenendzellen zu zeigen. Vergr. ca. 750:1. (Bongardt 1903.)

Tr Tracheenstümmchen, das sich gabelt und seine Äste zu 2 Tracheenendzellen sendet. *Kn* Körnchen an den Grenzen der Tracheenendzellen; auch die feinsten Fortsätze der Tracheenendzellen (*f*) gabeln sich. *f'* Fortsatz der Tracheenendzelle. *As* Anastomosenbildung der Fortsätze der Tracheenendzellen.

lebendig. Owsjannikow (1864) erklärt das plötzliche Erlöschen bei den Larven damit, daß diese ihre Leuchtorgane in die Leibeshöhle zurückziehen, wo sie durch den Fettkörper usw. bedeckt würden. Tracheenendzellen fand er nicht, ebensowenig wie Heinemann (1872) bei *Pyrophorus* (Elateridae); vielmehr sind die Leuchtzellen von Tracheen-ästen durchbohrt und an diesen wie Perlen aufgereiht (Heinemann, Wielowiejski 1889). Nach Jousset de Bellesme (1880) beruht das Leuchten auf Nerventätigkeit; die Temperatursteigerung wirke nicht direkt auf das Leuchtorgan, sondern versetze den Käfer in Erregung. Nach dem Wärmetod ist auch das Leuchtvermögen vernichtet. In Kohlensäure leuchten die Tiere so wenig wie in Stickstoff und Wasserstoff, die Phosphoreszenz sei ein chemischer Vorgang, der eintrete, sobald die von den Zellen produzierte Leuchtsubstanz mit Sauerstoff in Berührung komme. Der Leuchtstoff sei ein gasförmiges Zellprodukt.

Dubois (1898) stellte fest, daß die Eier der Lampyriden schon im Ovidukt und bis zum Ausschlüpfen leuchten. Bei unbefruchteten Eiern erlischt das Licht nach einigen Tagen. Die Larve von *Pyrophorus* hat ursprünglich nur ein Leuchtorgan am Kopfe, nach der zweiten Häutung treten am Abdomen mehrere undeutlich konturierte, leuchtende Stellen auf. Das Leuchtorgan des Kopfes der gereizten Larve leuchtet zuerst und erlischt zuletzt. Bei der männlichen Imago werden die larvalen Leuchtorgane nur größer, die weibliche Imago dagegen besitzt mehr Leuchtorgane als die Larve. Wie bei den Lampyriden sind auch bei *Pyrophorus* die Leuchtorgane reichlich mit stark lichtbrechenden Sphärokristallen ausgestattet. Den Prozeß der Lichterzeugung erklärt Dubois für eine energische Histolyse, veranlaßt durch Eintritt von Blut in die Leuchtorgane, infolge deren die Sphärokristalle auftreten. Das Leuchten setzt die Anwesenheit von Wasser voraus, dessen Injektion in die Leibeshöhle toter Käfer die Lichterscheinung zur Folge hat. Selbst das aus getrockneten Leuchtorganen gewonnene Pulver leuchtet nach Anfeuchtung mit Wasser. Das Leuchten geht von Körnchen aus, welche ein Produkt der Leuchtzellen sind; sie bilden später die Sphärokristalle.

Über die Physiologie der Leuchtorgane macht schließlich Bongardt folgende Angaben: Die herauspräparierten und im Vakuum über Chlorcalcium getrockneten Organe reagieren auf keinen Reiz mit Lichterscheinungen, während nicht getrocknete Organe infolge des geringsten Reizes leuchten. Nach Benetzung mit destilliertem Wasser erfolgt intensive Lichterscheinung, ausgezeichnet durch eigentümliches Flimmern. Das Leuchten der getrockneten und dann angefeuchteten Organe hört unter der Luftpumpe auf; bei Luftzutritt erfolgt neues Aufleuchten. Dasselbe Verhalten zeigen frisch herauspräparierte Organe. Getrocknet und in (auf 1 cm Quecksilberdruck) verdünnter Luft in zugeschmolzener Glasröhre über ein Jahr lang aufbewahrt, begannen die Organe nach Anfeuchtung mit Wasser nach 12 Minuten zu leuchten. Herauspräparierte Leuchtorgane von *L. noctiluca* L. ♀, in Wasser allmählich erwärmt, zeigen eine Zunahme des Leuchtens bis zur Temperatur von etwa 40°, darauf Abnahme des Leuchtens und definitives Erlöschen bei 58° C. In erwärmtem Wasser abgetötete Käfer leuchten noch nach dem Tode weiter; erst bei 59° C hört auch das Leuchten auf. Die mit der Einwirkung von Gasen angestellten Versuche lassen kaum sichere Schlüsse zu. — Bongardt betrachtet vielleicht mit Recht das Leuchten der

Lampyriden als eine sekundäre Erscheinung, welche von der Erhaltung der übrigen verwickelten Lebensprozesse unabhängig ist, wie Pepsin und Trypsin auch ihre Eigenschaften unabhängig vom Leben und Tode des sie produzierenden Organismus beibehalten. Die Tätigkeit des Organismus ist auf die Herstellung dieser Stoffe beschränkt. Man darf annehmen, daß in den Leuchtorganen eine Substanz ausgeschieden wird, die unter Voraussetzung eines gewissen Grades von Feuchtigkeit leuchtet, nach Panceri (1872) eine klebrige, graue, nach Capronsäure riechende Masse.

Prochnow (1905) berechnete, daß 6400 helleuchtende *L. noctiluca* L. ♀ ein Licht ausstrahlen, welches dem einer Normalkerze gleich ist.

Emery (1884) sieht in dem Leuchtvermögen kein sexuelles Reizmittel für die selteneren Weibchen, sondern ein Schreck- oder Warnungsmittel gegen insektivore Nachttiere. Die Leuchtkäfer haben einen (für Menschen!) unangenehmen, kohlachtigen Geruch, wenn man sie zerquetscht, aber keinen scharfen Geschmack. Nach Kerville (1893) leistet das Licht den leuchtenden Tieren Dienste bei dem Aufsuchen der Nahrung, bei dem Anlocken der Beute, bei dem gegenseitigen Auffinden, als Warner vor Gefahren und als Schreckmittel gegen Feinde. Bongardt stellte fest, daß der Leuchtprozeß nicht willkürlich von dem Träger des Leuchtorgans plötzlich unterbrochen werden könne; nach seiner Auffassung handelt es sich nicht um Schreckmittel gegen Feinde, sondern um sekundäre Geschlechtscharaktere. Die ♂♂ werden durch das Licht der ♀♀ angelockt, das ♀ leuchtet bei der Annäherung eines ♂ stärker und am intensivsten während und kurz nach der Begattung. Die ♀♀ von *L. noctiluca* L. liegen während der Flugzeit des anderen Geschlechtes stets auf dem Rücken und strecken ihr Abdomen empor; dagegen liegt das ♀ von *L. splendidula* L., dessen laterale Organe am stärksten leuchten, nie auf dem Rücken.

Es wurde schon bemerkt, daß auch bei anderen Insekten eine mehr oder minder lebhaftere Phosphoreszenz beobachtet wurde. Sie scheint namentlich bei den Collembolen ziemlich verbreitet zu sein; über ihr Zustandekommen bei diesen Tieren liegen indessen nähere Angaben nicht vor (vgl. Ludwig 1905).

Bekannt ist ferner seit langer Zeit das Leuchten der *Chironomus*-Arten. Peter Schmidt (1895) beobachtete es an männlichen und weiblichen Individuen von *Chironomus intermedius* St., welche ein sehr starkes, etwas grünlich phosphoreszierendes Licht ausstrahlen, das vollkommen dem Lichte von *Lampyris* gleichen, sich aber durch seine Kontinuität und Gleichmäßigkeit wesentlich von ihm unterscheiden soll. Selbst angerührt oder sogar in Alkohol geworfen verharren die Tiere dennoch im Leuchten und können augenscheinlich ihr Licht weder vermindern noch aufhören lassen. In Alkohol leuchten die *Chironomus* noch 3—4 Stunden. Ich selbst konnte das Leuchten noch stundenlang post mortem beobachten und fand wiederholt tote oder sterbende Tiere nachts in diesem Zustande. Die von Schmidt vertretene Auffassung, daß hier die Lichtquelle in leuchtenden Mikroorganismen zu suchen sei und das Leuchten auf einer Infektionskrankheit beruhe, hat um so mehr für sich, als die leuchtenden Individuen einen entschieden pathologischen Eindruck machen.

10. Oenocyten.

Die Oenocyten sind ursprünglich segmental (Lepidopterenraupen, Formicidenlarven) oder (sekundär) diffus im Fettkörper verteilte Zellen ektodermalen Ursprungs (z. B. *Torymus nigricornis* Boh., Chalcididen). Da sie nicht frei, sondern fixiert in der Leibeshöhle liegen, sind sie den freien Haemocyten nicht zuzurechnen. Man findet sie im Abdomen der Larven und Imagines jederseits zwischen Darm und Haut (Fig. 319), bei *Rhodites rosae* L. nach Rössig z. B. zwischen Fettkörperzellen fest eingelagert, bei der Raupe von *Bombyx mori* L. dagegen unter und hinter den Spiraculis der Abdominalsegmente, wo sie wie die Beeren einer Traube einem verzweigten Tracheenstamm ansitzen (Version 1900), wogegen P. Schulze (1911)¹⁾ nur eine topographische Beziehung, aber keinen festeren Zusammenhang der Oenocyten mit den Tracheen beobachten konnte. De Sinéty (1902) fand diese Zellen bei den Phasmiden

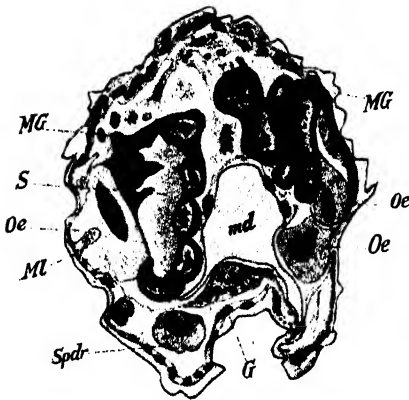


Fig. 319.

Querschnitt durch *Dryophanta divisa* Hart. Oenocyten und Malpighische Schläuche ineinandergepreßt. Vergr. 450 : 1. (Rössig 1904.)

MG Vasa malpighii. S Sekret. Oe Oenocyten. MI Muskel. Spdr Speicheldrüsen. G Ganglion. md Mitteldarm.

nur am Epiderm, niemals im Fettkörper. Nach Weißenberg (1906) sind sie bei Chalcididen nicht auf das Abdomen beschränkt und fast regelmäßig von Leukocyten umgeben (vgl. auch Berlese). Bei der Larve von *Formica rufa* L. fand sie Pérez (1901) in Gruppen zu 15—20 Zellen in der Nachbarschaft der schiefen Muskeln der Abdominalsegmente.

Die Oenocyten wurden zuerst von Wielowiejski (1886), der sie bei Dipteren, Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Hemipteren nachwies, mit dem seither eingebürgerten Namen belegt.²⁾ Von Wheeler (1892) bei Orthopteren, Neuropteren u. a. Insekten, von Heymons (1895) bei Forficuliden und weiterhin von vielen Autoren bei zahlreichen

Insekten beobachtet, scheinen diese Zellen allen Pterygoten zuzukommen und nur den Apterygoten zu fehlen.

Die Anzahl der Oenocyten ist bei der jungen Larve noch sehr gering (4—8), ihr Plasma nimmt nur wenig Karmin auf und erscheint auffallend hell. Wie ihr chromatinreicher Kern wachsen sie zu beträchtlicher Größe heran und machen dabei gewisse Veränderungen durch. Ihre Vermehrung erfolgt auf amitotischem Wege. Dabei erscheint ihre Anzahl nicht konstant, sondern kann sogar bei Individuen derselben Art, ja bei demselben Tier in beiden Körperhälften verschieden sein (Rössig 1904). Nach P. Schulze¹⁾ bleibt die Anzahl der Oenocyten bei *Papilio* während des ganzen Larvenlebens konstant, und es findet nur ein Wachstum ohne Vermehrung statt.

Die Oenocyten sind auffallend groß (bis ca. 175 μ), ihr Cytoplasma erweist sich als acidophil und erscheint bald fast homogen, bald reich-

¹⁾ Mündliche Mitteilungen.

²⁾ Wegen ihrer weingelben Farbe bei den *Chironomus*-Larven.

lich von Vakuolen durchsetzt. Schulze (1911) fand bei *Papilio* Vakuolen nur in den Oenocyten der ganz jungen Larven. In ihrer Form passen sie sich dem vorhandenen Raum an oder sind kuglig. Ihr sphärischer, gewöhnlich wohl in der Einzahl vorhandener Kern (gelegentlich wurden zweikernige Oenocyten beobachtet) enthält einen oder mehrere Nucleoli, die auch ganz fehlen können (Schulze). — Die Oenocyten vermögen nicht nach Art der Phagocyten Fremdkörper aufzunehmen und sind nur in geringem Maße amoeboid. Rössig konnte Einschlüsse (Urate) in einem Falle nachweisen, Weißenberg (1906) fand solche in peripherischer Lage als Scheiben (auf Schnitten) oder Kügelchen einer glänzenden Substanz (keine Urate). Koschevnikov (1900) sah in den Oenocyten der Biene gelbe bis bräunliche Pigmente, welche sich allmählich mit fortschreitendem Alter anhäufen. Bei jungen Arbeitern und Königinnen fehlen diese Einschlüsse noch durchaus; bei der alten Arbeiterin sind sie reichlich vorhanden, aber nie in solcher Menge wie bei der alten Königin. Bei zweijährigen oder älteren Königinnen lagern sich diese Pigmente in geringeren Mengen auch im Fettkörper ab. Koschevnikov faßt sie als Ausscheidungsprodukte auf, welche aus dem Blute von den Oenocyten (und Fettzellen) aufgenommen würden.

Die Vermehrung der Oenocyten soll durch direkte Kernteilung erfolgen. Bei den Larven sind sie größer als bei den Imagines. Ihre Herkunft ist nach den übereinstimmenden Angaben vieler Autoren ektodermal. Sie entstehen streng metamer aus einer hinter den Abdominalstignen gelegenen Partie des Hautepithels. Die Ansichten der Autoren gehen auseinander mit Rücksicht auf die Frage, ob die larvalen Oenocyten die Puppenperiode überdauern und mit den imaginalen identisch seien oder nicht. In gewissen Fällen sollen sie während der Nymphase verschwinden (bei *Lasius flavus* Deg. nach Karawajew 1898, bei *Apis mellifica* L. nach Koschevnikov 1900 und Anglas 1902-03, bei *Vespa* nach Anglas 1902-03), in anderen Fällen dagegen erhalten bleiben (*Apis* und *Vespa* nach Anglas 1901, Berlese 1899—1902, Diptera nach Vaney 1902). Die jungen Oenocyten der Imago sind den jungen Fettkörperzellen sehr ähnlich und entstehen wie diese aus Epidermzellen durch mitotische Teilung, jedoch etwas später (erst in der Puppe) und können längere Zeit zu Gruppen (Syncytien) vereinigt bleiben (Rössig 1904). — Die Angaben von Berlese und Pérez (1903) über das Verhalten der Oenocyten der Formiciden während der Nymphase stimmen wesentlich darin überein, daß die großen larvalen Oenocyten bei dem Beginn der Metamorphose infolge amitotischer Teilung in zahlreiche amoeboide Zellen von geringer Größe zerfallen und sich in der Leibeshöhle ausbreiten. Unter fortgesetzter amitotischer Vermehrung gelangen sie zwischen verschiedene Organe und in das Innere von Fett- und Epidermzellen. Sie liegen diffus im Fettkörper verteilt und werden zu den imaginalen Oenocyten. — Weißenberg (1906) läßt die imaginalen Oenocyten als zweite Generation „aus segmental angeordneten, dicht hinter den Abdominalstignen in Imaginalscheiben eingelassenen Zellkomplexen“ hervorgehen. Der größte Teil der larvalen Oenocyten geht während der Nymphase zugrunde, ein kleiner Teil erhält sich wahrscheinlich bei der Imago. P. Schulze (1911) fand dagegen, daß die larvalen Oenocyten von *Papilio* während der Nymphase sich einzeln oder zu mehreren sekundär dicht an die Tracheen anlegen, diese umfassen, in der Umgebung des jetzt regelmäßig nach der Trachee hin ausgezogenen Kerns (nach Behandlung mit Pikroindigkarmin-Magentarot)

bräunlich gefärbte Granula in dem grünlichen Cytoplasma erkennen lassen und dann histiolytisch zugrunde gehen, ohne daß es zur Ausbildung neuer imaginaler Oenocyten kommt.

Über die Physiologie der Oenocyten ist nichts Sicheres bekannt. Eine sekretorische Tätigkeit nehmen Verson, Rössig und Weißenberg an; Koschevnikov sieht in ihnen Exkretionsorgane.¹⁾

¹⁾ Während der Drucklegung erschien eine Abhandlung E. Verson's (Zool. Anz. Bd. 38, Nr. 11, 12; 1911) „Zur Kenntnis der Drüsenzellen (sogenannter innerer Sekretion), welche in den Blutlacunen der Insekten vorkommen“, auf welche hier nur aufmersam gemacht werden kann. — Ferner kam Stendell (Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 102, S. 136—168, 1912) nach Untersuchung der Oenocyten von *Ephestia kühniella* Zeller und einiger Makrolepidopteren zu Resultaten, die wir kurz wiedergeben wollen. Die larvalen Drüsenzellen legen sich im Embryo ventral von den Stigmen des 1.—7. Abdominalsegmentes an. Beim alten Embryo gehen sie teilweise zu Grunde, vermehren sich dann nach dem Ausschlüpfen der Larve anfangs nur wenig und ziehen sich dabei bandförmig an der Segmenttrachee entlang, wobei sie sich vom Spiraculum entfernen; im mittleren Larvenalter geben sie die Bandanordnung auf, um, in unregelmäßigen Gruppen ventral und etwas caudal vom Stigma, stets aber in der Nähe der Trachee gelegen, von Tracheenröhrchen umspinnen und teilweise auch durchbohrt zu werden. Die Zellen dieser 5—8 Individuen umfassenden Gruppen wachsen sehr stark (bis 200 μ) und erreichen in der jungen Puppe ihre Maximalgröße, um dann rapide chromatolytisch zugrunde zu gehen. Der jungen Imago fehlen sie demnach. — Die larvalen Oenocyten zeigen deutliche Sekretionsvorgänge, indem sie vom Kern aus durch das Cytoplasma ein Sekret austreten lassen; dieses erscheint in der Regel in Gestalt stärker lichtbrechender Tröpfchen (nach der Fixierung) oder auch nur in Form von zuerst im Kern auftretenden Hohlräumen, wobei der Kern prall abgerundet ist. Bald danach treten die Tröpfchen in das Cytoplasma über, welches sie peripheriewärts durchwandern; der Kern zeigt sich jetzt zusammengezogen und entsendet Zipfel in das Zellplasma; weiterhin kehrt die Zelle dann wieder in den Ruhezustand zurück, der Kern rundet sich ab, im Zellleib fehlen Einschlüsse. — Neben den deutlich hervortretenden Tröpfchen wird (durch die Färbung) eine Durchtränkung des Plasmas mit einem Sekret sichtbar, das, anfangs basophil, später acidophil wird, während das Sekret in Tröpfchenform ungefärbt bleibt. Bei der alten Larve und namentlich bei der jungen Puppe wurde beobachtet, daß die Vacuolen zu Kanälen zusammenfließen, die dann später untereinander anastomosieren und deltaförmig aus der Zelle austreten. Diese in mehreren Phasen vor sich gehenden Sekretemissionen weisen nicht die von Verson beschriebene Regelmäßigkeit auf. Die Tatsache, daß sich die Zellen stets an den Tracheen oder in ihrer unmittelbaren Nähe vorfinden, läßt darauf schließen, daß sie zu ihrer Funktion des Sauerstoffes bedürfen. — Die postlarvalen Zellen nehmen zu der Zeit, in welcher sich die Larve einspinnt, aus dem Epiderm in der Weise ihren Ursprung, die u. a. von Weißenberg beschrieben worden ist. Der Ort und die Art ihrer Anlage sind bei *Ephestia* dieselben wie die der larvalen Drüsenzellen, die Herde finden sich weit ventral von und in keinem Zusammenhange mit dem Spiraculum in einer Segmentnische. Die Zellplatten legen sich im 2. bis 5. Abdominalsegment mit je 30—40 Elementen an, und die postlarvalen Zellen bieten von Anfang an ein anderes Bild als die larvalen. Sie liegen in einschichtiger Lage eckig gegeneinander abgeplattet dem Epiderm anfangs noch unter der Basalmembran an, vermehren sich bald reichlich amitotisch und bilden vorübergehend Syncytien. Diese Gruppen von 150 und mehr Zellen, die selten die Größe von 30 μ überschreiten, bleiben zunächst an der Körperwand liegen, um sich erst bei der Imago in zusammenhängenden Gruppen abzulösen, ohne sich weit von ihrem Ursprungsorte zu entfernen und ohne mit Tracheen in innige Verbindung zu treten. Ihr Plasma ist homogen, ihr Kern abgerundet. Sekretionsvorgänge nach Art der larvalen Oenocyten, wenn auch weit weniger intensiv, wurden ebenfalls beobachtet. Stendell spricht sich schließlich dahin aus, daß die biologischen Eigentümlichkeiten der Lepidopteren die Verschiedenheit der beiden Oenocytengenerationen hervorgeufen haben.

Literaturverzeichnis.

- Agassiz, L. On the circulation of the fluids in Insects. Proc. Amer. Assoc. for the Advanc. of Science. 2. Meet. 1849.
- Note sur la circulation des fluids chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 3. Vol. 15. 1851.
- Arnhart, L. Die Bedeutung der Aortaschlangenwindungen des Bienenherzens. Zool. Anz. 30. Bd. 1906.
- Bachmetjew, P. Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.
- Die Abhängigkeit des kritischen Punktes bei Insekten von deren Abkühlungsgeschwindigkeit. Ebenda. Bd. 67. 1900.
- De la temperature vitale minima chez les animaux dont la température du sang est variable. Arch. Sc. Biol. T. 8. 1901.
- Calorimetrische Messungen an Schmetterlingsspuppen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 71. Bd. 1902.
- Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus. Bd. 1. Leipzig 1901. Bd. 2. Sofia 1907.
- Balbani, Études bactériologiques sur les Arthropodes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 103. 1886.
- Behn, W. Découverte d'une circulation de fluide nutritif dans les pattes de plusieurs Insectes hémiptères. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 2. T. 4. 1835.
- Bela-Dezsö. Über den Zusammenhang der Kreislaufs- und der respiratorischen Organe bei den Arthropoden. Zool. Anz. 1. Jahrg. 1878.
- Bergh, R. S. Beiträge zur vergleichenden Histologie 3. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte. 1. Abt. Bd. 19. 1902.
- Berlese, A. Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. Parte 1a. Tessuto adiposo. Riv. Pat. Veget. Firenze. Anno 8. 1901.
- Blanchard, E. De la circulation chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. sér. 3. T. 9. 1848.
- Sur la circulation du sang chez les Insectes et sur la nutrition. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 28. 1849.
- Nouvelles observations sur la circulation du sang et la nutrition chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 3. Vol. 15. 1851.
- Bongardt, J. Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Z. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.
- Bowerbank, J. S. Observations on the Circulation of the Blood in Insects. Entom. Mag. Vol. 1. 1833. — Müllers Arch. f. Physiol. Bd. 1. 1834.
- Observations on the Circulation of the Blood and the Distribution of the Tracheae in the Wing of *Chrysopa perla*. Entom. Mag. Vol. 4. 1837.
- Bruntz, L. Sur les néphrocytes des Orthoptères et la dénomination des cellules péricardiales. Arch. Zool. Expér. T. 2 (5). 1909.
- Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures. Ebenda. T. 8 (4). 1908.
- Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. Biol. T. 20. 1903.
- Burgess, E. Note on the Aorta in Lepidopterous insects. Proceed. Boston Soc. Nat. Vol. 21. 1881.
- Bütschli, O. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels insbesondere der Respiration bei den Insekten. Arch. Anat. Physiol. 1874.
- Carus, C. G. Entdeckung eines einfachen vom Herzen aus beschleunigten Kreislaufes in den Larven netzflüglicher Insekten. Leipzig 1827.
- Fernere Untersuchungen über Blutlauf in Kerfen. Acta Acad. Leop. Carol. T. 15. Part. 2. 1831.
- Conte, A. et L. Faucheron. Présence de levures dans le corps adipeux de divers Coccides. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 145. 1907.
- Creutzburg, N. Über den Kreislauf der Ephemeridenlarven. Zool. Anz. 1885.
- Cuénot, L. Études sur le sang, son rôle et sa formation dans la série animale. 2. part. Invertébrés. Arch. Zool. Expér. 2. sér. T. 5. 1887.
- Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. Ebenda 1891.
- Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. Arch. Anat. Mikr. T. 1. 1897.
- Dareste, C. Note sur le développement du vaisseau dorsal chez les Insectes. Arch. Zool. Expér. T. 2. 1873.

- Davydoff, C. L'appareil phagocytaire d'un Locustide de Java (*Cleandrus graniger* Serv.). Zool. Anz. 27. Bd. 1904.
- Die phagocytären Organe der Insekten und deren morphologische Bedeutung. Biol. Centralbl. 24. Bd. 1904.
 - Notes sur les organes phagocytaires de quelques Gryllons tropicales. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
- Dewitz, H. Die selbständige Fortbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Naturw. Rundschau. Braunschweig. 4. Jahrg. 1889.
- Eigentätige Schwimmbewegung der Blutkörperchen der Gliedertiere. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.
- Dogiel, J. Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von *Corethra plumicornis*. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 7. sér. T. 24. 1877.
- Dubois, R. Contribution à l'étude de la production de la lumière par les êtres vivants. Les Élatérides lumineux. Bull. Soc. Zool. France. 2. année. 1886.
- Sur le mécanisme de la production de la lumière chez l'*Orya barbarica* d'Algérie. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 117. 1893.
 - De la fonction photogénique dans les œufs du lampyre. Bull. Soc. Zool. France. 1887.
 - Physiological Light. From the Smithsonian Report for 1896.
 - Leçons de Physiologie générale et comparée. Paris 1898.
- Dufour, L. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. Du tissu adipeux splanchnique. Organes des sécrétions excrémentielles. Organes de la respiration. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 8. 1826.
- Études anatom. et physiol. sur une Mouche dans le but d'éclairer l'histoire des métamorphoses et de la prétendue circulation chez les Insectes. Ebenda. 2. sér. T. 16. 1841.
 - Note sur la prétendue circulation chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 19. 1844.
 - Sur la circulation chez les Insectes. Ebenda. T. 28. 1849.
 - De la circulat. du sang et de la nutrition chez les Insectes. Act. Soc. Linn. Bordeaux. T. 17. Livr. 4. 1851.
- Duvernoy, G. L. Résumé sur le fluide nourricier, ses réservoirs et son mouvement dans tout le règne animal. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 12. 1839.
- Eimer, Th. Bemerkungen über die Leuchtorgane der *Lampyris splendidula*. Arch. Mikr. Anat. Bd. 8. 1872.
- Fabre, J. H. Étude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. sér. T. 19. 1863.
- Fürth, O. v. Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.
- Fulmek, L. Beiträge zur Kenntnis des Herzens der Mallophagen. Zool. Anz. 29. Bd. 1905.
- Das Rückengefäß der Mallophagen. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 17. 1909.
- Girard, M. Les méthodes expérimentelles pouvant servir à rechercher la chaleur propre des animaux articulés et spécialement des Insectes. Paris 1862.
- Recherches sur la chaleur des articulés. Ann. Soc. Entom. France. T. I. 1861. T. II. 1862. T. III. 1863.
 - Études sur la chaleur libre dégagée par les animaux invertébrés et spécialement des Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 5. sér. T. 11. 1869.
- Graber, V. Über die Blutkörperchen der Insekten. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. math. nat. Cl. Bd. 64. 1. Abt. 1871.
- Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Ebenda Bd. 65. 1. Abt. 1872.
 - Über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. mikr. Anat. Bd. 9. 1872.
 - Über den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
 - Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891.
- Heinemann, C. Leuchtorgane der bei Vera Cruz vorkommenden Leuchtkäfer. Arch. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.
- Aschenanalyse von Leuchtorganen mexikanischer Cucujos. Pflügers Archiv. Bd. 7. 1873.
 - Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucujos, *Pyrophorus*. Arch. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.
- Heneguy, L. Note sur l'existence de calcosphérites dans le corps graisseux de larves de Diptères. Arch. d'Anat. micr. T. 1. 1897.
- Herold, M. J. D. Physiologische Untersuchungen über das Rückengefäß der Insekten. Schrift. d. Ges. z. Beförd. d. Naturk. Marburg. T. 1. 1823.

- Hertwig, O. und R. Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena Zeitschr. f. Nat. Bd. 15. 1881.
- Hollande, A. Ch. Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. Arch. Zool. expér. (5). T. 2. 1909.
- Janet, Ch. Sur l'origine du tissu adipeux imaginal pendant la nymphose chez les Muscides. Bull. Soc. Ent. France. 1907.
- Jaworowski, A. Über die Entwicklung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei *Chironomus* und einigen anderen Insekten. Sitzungsber. d. K. Acad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 80. 1. Abt. 1879.
- Joly, N. Mémoire sur l'existence supposée d'une circulation pérित्रachéenne chez les Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 3. T. 12. 1849.
- Isserlin, M. Über Temperatur und Wärmeproduktion poikilothermer Tiere. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 90. 1902.
- de Kerville, H. G. Die leuchtenden Tiere und Pflanzen. A. d. Französ. übers. v. W. Marshall. Leipzig 1893.
- Köl liker, A. Entwicklung des Herzens bei *Gryllotalpa*. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
- Die Leuchtorgane von *Lampyris*. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg. Bd. 8. 1858.
- Über den Bau der Leuchtorgane der Männchen d. *Lampyris splendidula*. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde. 1864.
- Koschevnikov, G. Über den Fettkörper und die Oenocyten der Honigbiene (*Apis mellifica*). Zool. Anz. Bd. 23. 1900.
- Kowalewsky, A. Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlandenförmigen Zellstranges der Musciden während der Metamorphose. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1886/87.
- Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. Travaux du Congrès internat. de Zool. Moscou 1892.
- Sur le cœur de quelques Orthoptères. C. R. Acad. d. Sc. Paris. T. 119. 1894. — Arch. Zool. Expér. 3. sér. T. 2. 1894.
- Études expérimentales sur les glandes lymphatiques des Invertébrés. Mélanges Biol. Pétersbourg. T. 13. 1894.
- Landois, H. Beobachtungen über das Blut der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.
- Über die Funktion des Fettkörpers. Ebenda. Bd. 15. 1865.
- Leydig, F. Das sogenannte Bauchgefäß der Schmetterlinge und die Muskulatur der Nervencentren bei Insekten. Arch. Anat. Physiol. 1862.
- Einige Worte über den Fettkörper der Arthropoden. Arch. f. Anat. 1863.
- Lindemann, K. Zoologische Skizzen. 1. Struktur des Fettkörpers. Bull. Soc. Imp. d. Nat. Moscou. 1864.
- Ludwig, F. Phosphoreszierende Collembolen. Prometheus Jahrg. 16. 1905.
- Macaire. Über die Phosphoreszenz der Leuchtkäfer. Gilberts Ann. d. Physik. 1822.
- Mangold, E. Die Produktion von Licht. H. Wintersteins Handbuch der vergl. Physiologie. Lieferung 11. 2. Hälfte. 1910. (S. 321.)
- Meckel, J. F. Über das Rückengefäß der Insekten. Meckels Archiv. Bd. 1. 1815.
- Meißner, O. Wie leuchten die Lampyriden? Entom. Wochenbl. Jahrg. 24. 1907.
- Metalnikoff, S. Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*. Arch. Zool. Expér. T. 8. (4). 1908.
- Moseley, H. N. On the circulation in the wings of *Blatta orientalis* and other Insects. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 11. 1871.
- Müller, J. G. De vasi dorsali Insectorum. Berolini 1816.
- Muraoka, H. Das Johanniskäfer-Licht. Journ. Coll. Sc. Japan. Vol. 9. 1897.
- Nazari, A. Le sangue del Bombyx (*Bombyx mori*) allo stato larvale. Atti Accad. econ. agrar. Georgofili Firenze. Vol. 80. 1902.
- Newport, G. On the temperature of Insects and its connexion with the functions of respiration and circulation in this class of invertebrated animals. Philos. Transact. T. 127. 1837.
- On the structure and development of the Blood. Abstr. of the Paper Roy. Soc. T. 5. — Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3. T. 3. 1845.
- On the natural history of glow-worm. Proc. Linn. Soc. 1857.
- Nicolet, H. Note sur la circulation du sang chez les Coléoptères. Ann. Sc. Nat. Sér. 3. T. 7. 1847.
- Owsjannikow, Ph. Über das Leuchten der Larven der *Lampyris noctiluca*. Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg. Bd. 8. 1864.

- Owsjannikow, Ph. Zur Kenntnis der Leuchtorgane der *Lampyris noctiluca*. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 8. sér. T. 11. 1868.
- Pantel, J. Sur le vaisseau dorsal des larves des Tachinaires. Bull. Soc. Ent. France. 1900.
- Pawlowa, Mary. Über ampullenartige Blutzirkulationsorgane im Kopfe verschiedener Orthopteren. Zool. Anz. Bd. 18. 1895.
- Pérez, Ch. Sur les oenocytes de la Fourmi rousse. Bull. Soc. Entom. France. 1901.
- Sur le tissu adipeux imaginal des Muscides. Proc. verb. Soc. Sc. Bordeaux. 1902/03.
- Réseau de soutien du cœur chez les Muscides. C. R. Soc. Biol. 1908.
- Peters, W. Über das Leuchten der *Lampyris italica*. Müllers Arch. f. Anat. 1841.
- Philipschenko, J. Anatomische Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.
- Über den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe (*Stylopyga orientalis*). Revue Russe Ent. 1907.
- Über die Abstammung des Fettkörpers und der Nephrocyten bei den Arthropoden. Trav. Soc. Natural. Pétersbourg. Vol. 37. 1907.
- Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. Über die exkretorischen und phagocytären Organe von *Ctenolepisma lineata* F. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 88. 1907.
- Pissarew. Das Herz der Biene (*Apis mellifica*). Zool. Anz. Bd. 21. 1898.
- Poletajewa, Olga. Du cœur des Insectes. Zool. Anz. 9. Jahrg. 1886.
- Popovici-Bazosanu, A. Beiträge zur Kenntnis des Zirkulationssystems der Insekten. Jena. Zeitschr. Naturw. Bd. 40. 1905.
- Sur la morphologie du cœur des Arthropodes. Bull. Soc. Sc. Bucarest. An. 15. 1906.
- Contributions à l'étude de l'organisation des larves des Ephémérines. Arch. Zool. Expér. (4) T. 5. (Notes p. 66.)
- Sur existence des vaisseaux sanguins caudaux chez les Ephémérines adultes. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 60. 1906.
- Le cœur et la fonction circulatoire chez *Megachile bombycina* Rad. Zool. Anz. Bd. 35. 1910.
- Poyarkoff, E. Rôle phagocytaire du corps gras chez la Galéruque de l'orme pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. N. 14. T. 66. 1909.
- Prochnow, O. Lichtstärke von *Lampyris noctiluca* L. Entom. Zeitschr. Guben. Jahrg. 19. 1905.
- de Rouville, E. Du tissu conjonctif comme régénérateur des épithéliums. Thèse de doct. ès Sc. de Paris. Montpellier. 1900.
- Selvatico, D. S. Die Aorta im Brustkasten und im Kopfe des Schmetterlings von *Bombyx mori*. Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
- Semichon, L. La formation des réserves dans le corps adipeux des Mellifères solitaires. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 1904.
- Signification physiologique des cellules à urates chez les Mellifères solitaires. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 140. 1905.
- Serres, M. de. Observations sur les usages du vaisseau dorsal dans les animaux articulés. Ann. Mus. d. Hist. nat. T. 4 et 5. 1818/19.
- Schimkewitsch, W. Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Tieren. Zool. Anz. 8. Jahrg. 1885.
- Noch etwas über die Identität der Herzbildung bei den Metazoen. Zool. Anz. 1885.
- Schmidt, P. Über das Leuchten der Zuckmücken (Chironomidae). Zool. Jahrb. Syst. Bd. 8. 1894/95.
- Schneider, A. Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insekten. Zool. Beitr. (herausgeg. von Schneider). Bd. 1.
- Schultze, M. Über den Bau der Leuchtorgane der Männchen von *Lampyris splendidula*. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Natur- und Heilkunde. Bonn 1864.
- Zur Kenntnis der Leuchtorgane von *Lampyris splendidula*. Arch. Mikr. Anat. Bd. 1. 1865.
- Slowzoff, B. Über den Gaswechsel der Insekten und dessen Beziehung zur Temperatur der Luft. Biochem. Zeitschr. Bd. 19. 1909.
- Souslow. Sur le phagocytose et les organes excréteurs de quelques Insectes (russe). Trav. Soc. Imp. des Natural. St. Pétersbourg. T. 35. 1906.
- Stadelmayer, L. Ansichten vom Blutlauf nebst Beobachtungen über das Rücken-gefäß der Insekten. Dissert. München 1829.

- Steche, O. Beobachtungen über das Leuchten tropischer Lampyriden. Zool. Anz. 32. Bd. 1908.
- Šulc, K. Pseudovitellus und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten. Sitzungsber. Kgl. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag. 1910.
- Targioni-Tozzetti, A. Sull organo che la lume nelle luciole volanti d'Italia. Bull. Soc. Entom. Ital. Vol. 2. 1870.
- Tigerstedt, R. Die Produktion von Wärme und der Wärmehaushalt. Handb. der vergl. Physiol. v. H. Winterstein. Jena 1910.
- Townsend, Anne B. The Histology of the Light Organs of *Photinus marginellus*. Amer. Naturalist. Vol. 38. 1904.
- Light Organs of the Firefly, *Photinus marginellus*. Science N. S. Vol. 21. 1905.
- Treviranus, G. R. Über das Herz der Insekten, dessen Verbindung mit den Eierstöcken und ein Bauchgefäß der Lepidopteren. Zeitschr. f. d. Physiol. (F. Tiedemann). Bd. 4. 1832.
- Vaney et Maignon. Contribution à l'étude physiologique des métamorphoses du ver à soie. Rapports du Laborat. d'Études de la soie. Vol. 12. 1906.
- Verloren. Mém. sur la circulation du sang dans les Insectes. Mém. couron. de l'Acad. de Belgique 1844. T. 19.
- Verson, E. Beitrag zur Oenocytenliteratur. Zool. Anz. Bd. 23. 1900.
- Dei tessuti ghiandolari che il Filugello alberga nei suoi vani circolatori. Annuar. 28. Staz. Bacol. Padova 1901.
- Ancora degli elementi ghiandolari che il Filugello alberga nelle sue lacune inter-viscerali. Annuar. Staz. Bacol. Padova. Vol. 35. 1908.
- Sul vaso pulsante della *Sericaria*. Atti. Ist. Veneto So. T. 67. 1908.
- Verworn, M. Ein automatisches Centrum für die Lichtproduktion bei *Luciola italica*. Centralbl. f. Physiol. Bd. 6. 1892.
- Wagner, R. Beobachtungen über den Kreislauf des Blutes und den Bau des Rückengefäßes bei den Insekten. Iris. Bd. 3 u. 7. 1832.
- Über die Blutkörperchen bei Regenwürmern, Blutegehn und Dipterenlarven. Arch. Anat. Physiol. 1835.
- Nachträge zur vergl. Physiol. des Blutes. Ebenda 1838.
- Wagner, W. A. Über die Form der körperlichen Elemente des Blutes bei Arthropoden, Würmern und Echinodermen. Biol. Centralbl. Bd. 10. 1890.
- Wedl, C. Über das Herz von *Menopon palladium*. Sitzungsber. d. K. Acad. d. Wiss. Wien. Bd. 17. 1855.
- Weißenberg, R. Über die Oenocyten von *Torymus nigricornis* Boh. mit besonderer Berücksichtigung der Metamorphose. Zool. Jahrb. Anat. 23. Bd. 1906.
- Weitlauer, F. Etwas vom Johanniskäferchen (*Lampyris splendidula, noctiluca*). Verh. zool. bot. Ges. Wien. 59. Bd.
- Wheeler, W. M. Concerning the blood tissue of the Insecta. Psyche. Vol. 6. 1892.
- Wielowiejski, H. v. Über das Blutgewebe der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.
- Studien über die Lampyriden. Ebenda. Bd. 37. 1882.
- Über den Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
- Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.
- Zawarzin, A. Histologische Studien über Insekten. 1. Das Herz der *Aeschna*-Larven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 97. 1911.
- Zimmermann, O. Über eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 34. 1880.
- Zopf, W. Carotinbildung und Carotinausscheidung bei gewissen Käfern. (Chrysomeliden und Coccinelliden.) Beitr. z. Physiol. und Morphol. niederer Organismen. 2. H. 1892, 1893.

7. Kapitel.

Muskulatur und Endoskelett.

Von Prof. Dr. P. Deegener. Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Verlauf und Anordnung der Muskeln (<i>Dytiscus</i>)	438
Eigenmuskulatur des Kopfes. Bewegungen des Kopfes. Muskeln des Thorax (Flugmuskulatur, Extremitätenmuskulatur). Eigenmuskulatur des Tho- rax. Muskeln des Abdomens	438
B. Das Endoskelett	452
C. Der histiologische Bau der Muskeln	455
Muskelansatz	458
Theorie der Muskelkontraktion	460
Muskelkraft	462

A. Verlauf und Anordnung der Muskeln.

Es würde den Rahmen unserer Darstellung weit überschreiten, wenn wir eine spezielle Beschreibung der Muskeln geben wollten, soweit ihre Lage, Anzahl und Wirkungsweise für bestimmte Insektentypen bekannt geworden ist. Wir beschränken uns hier im wesentlichen darauf, an der Hand der Untersuchung von A. Bauer (1910) eine gekürzte Beschreibung des Muskelsystems von *Dytiscus marginalis* L. zu geben, und verweisen im übrigen auf die Spezialliteratur.

Bauer unterscheidet im Kopfe die Eigenmuskulatur des Kopfes und der Kopftremitäten einerseits und die den Kopf bewegenden Muskeln andererseits.

Die **Eigenmuskulatur des Kopfes** bilden:

a. Die Pharynxmuskulatur.

1. Die *M. compressores pharyngis*, welche den Pharynx ringförmig umgeben und ihn durch ihre Kontraktion verengern. Sie wirken bei der Schlingbewegung mit. Diese Muskeln gehören ausschließlich dem Vorderdarm an, ihre Antagonisten dagegen nicht (Fig. 320 *cph*); diese sind die

2. *M. dilatatores pharyngis* (Fig. 320 *dph*), von welchen fünf Paare der Dorsalseite, eins der Ventralseite angehören. Die dorsalen Dilatoren entspringen von der dorsalen Kopfwand, die ventralen vom Tentorium (vgl. Endoskelett). Sie erweitern den Pharynx und bewirken mit den Kompressoren die Schlingbewegung.

3. *Musculus tentorio-pharyngealis* (Fig. 321 *tp*); paarig am Tentorium entspringend, liegen diese Muskeln dicht unter dem Pharynx als äußerst zarte Muskeln und setzen sich an dessen Unterseite an. Sie ziehen zwischen der Querkommissur und dem unteren Schlundganglion hindurch und erweitern den Pharynx.

b. Die Oberlippenmuskulatur. Sie besteht nur aus einem Paar von Hebern (Fig. 320 *ll*), *M. levatores labri*, welches an der Stirn und den aufsteigenden Fortsätzen des inneren Kopfskelettes entspringt. Die konischen Muskeln laufen steil nach unten und setzen sich mit deutlicher Sehne an die Seitenteile der von der Oberlippe ausgehenden Chitinfortsätze an.

c. Antennenmuskulatur. Das basale Ende der Antenne ist halbkugelförmig; an seinen inneren kreisförmigen Rand setzt sich an drei verschiedenen Punkten je ein Muskel an; diese vermögen die Antenne in ihrem Kugelgelenk nach allen Richtungen hin zu bewegen. Sie setzen sich mit ihrem anderen Ende an die Außen-

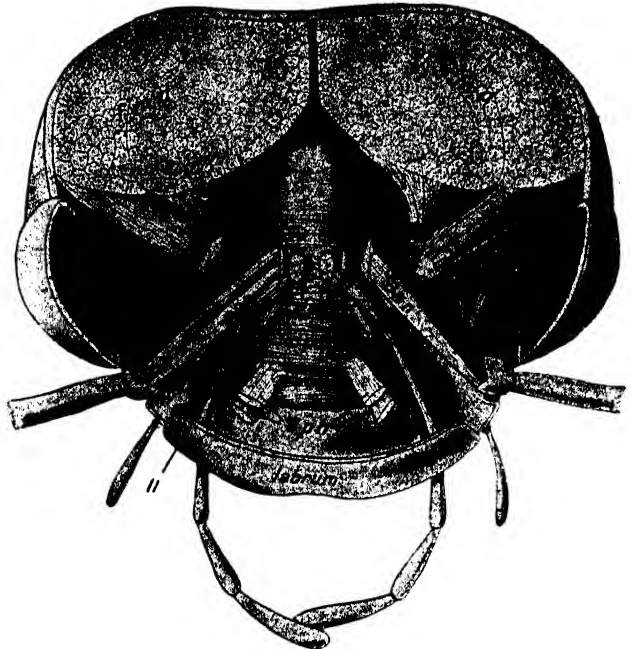


Fig. 320.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von der Dorsalseite geöffnet zur Darstellung der Antennenmuskeln und Pharynxmuskeln. Vergr. (Bauer 1910.)

fmd *M. flexor mandibulae*. *emd* *M. extensor mandibulae*. *dan* *M. depressor antennae*. *fan* *M. flexor antennae*. *can* *M. depressor antennae*. *dph* *M. dilator pharyngis*. *cph* *M. compressor pharyngis*. *ll* *M. levator labri*.

seits des Tentorium an; ihre Wirkungsweise ist aus Fig. 320 leicht zu erkennen. Sie heißen *M. extensor antennae* (Fig. 320 *can*), welcher die Antenne nach vorn bewegt; *M. flexor antennae* (Fig. 320 *fan*), der die Antenne nach hinten bewegt; *M. depressor antennae* (Fig. 320 *dan*), welcher die Antenne senkt. — In der Antenne selbst vermochte Bauer nur im Basalglied Muskeln nachzuweisen:

1. den *Musc. adductor articuli secundi antennae* an der Lateralseite, dessen proximale Insertion dem entsprechenden Ende des ersten Antennengliedes, dessen distale Insertion (mit langer Sehne) der Gelenkhaut zwischen dem 1. u. 2. Antennengliede angehört. Er bewegt die übrigen Antennenglieder lateralwärts.

2. Den *M. adductor articuli secundi antennae*; er entspringt als Antagonist des vorigen proximal an der den Gelenkkopf abgrenzenden Einkerbung der basalen Antennenglieder und setzt sich mit langer

Sehne genau gegenüber der distalen Insertion seines Antagonisten an. Er bewegt die Antenne in der Richtung nach dem Kopfe. — Allen übrigen Antennengliedern fehlt die eigene Beweglichkeit.

d. Mandibularmuskeln.

1. *Musculus flexor mandibulae* (Fig. 320, *fmd*), ein starker, den ganzen hinteren oberen Schädelraum erfüllender, zweiteiliger Muskel, dessen beide Teile sich in der Sehne vereinigen. Er setzt sich einerseits an die ganze hintere obere Innenfläche der Schädelkapsel, andererseits (durch die Sehne) an den medianen Hinterrand der Mandibel an, welche er als Kaumuskel der Mandibel der anderen Seite entgegenbewegt.



Fig. 321.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von der Dorsalseite geöffnet. Antennenmuskulatur und Pharynx entfernt, um die Mandibelmuskeln zu zeigen. Vergr. (Bauer 1910.)

fmd *M. flexor mandibulae*. *dph* *M. dilatatores pharyngis*. *emd* *M. extensor mandibulae*. *fmxs* *M. flexor maxillae superior*. *fmap* *M. flexor maxillae posterior*. *tp* *M. tentorio-pharyngealis*.

2. *M. extensor mandibulae* (Fig. 321 *emd*); er öffnet die Mandibeln und ist viel schwächer entwickelt als der Kaumuskel, sein Antagonist. Seine Ansätze sind: der untere hintere Seitenteil der Schädelkapsel einerseits, der laterale Teil der Mandibelhinterfläche lateral von deren Drehpunkt (durch die Sehne) andererseits.

e. Maxillenmuskulatur.

1. *M. extensor maxillae* (Fig. 322 *emx*); er entspringt vom hinteren Schädelgrunde nahe dem Hinterhauptslöcher an einer Chitinfalte und setzt sich an den lateralen Fortsatz der

Cardo an. Dieser spindelförmige Muskel bewegt die Maxille auswärts.

2. *M. flexor max. posterior* (Fig. 322 *fmxp*); er entspringt als starker konischer Muskel an der Innenfläche der Kehle in einer vom Kopfskelett gebildeten Höhle, zieht nach vorn und setzt sich an den medianen Fortsatz der Cardo an.

3. *M. flexor max. anterior* (Fig. 322 *fmxa*); er entspringt etwas mehr nach vorn in derselben Höhlung wie der vorige, ist konisch und auffallend stark und besteht aus mehreren undeutlich gesonderten Portionen. Sein anderer Ansatz liegt der Unterseite des Stipes breit auf.

4. *M. flexor max. superior* (Fig. 322 *fmxs*); er entspringt als längster Maxillenmuskel an der Hinterfläche des Kopfes seitlich vom Hinterhauptslöcher, zieht in ziemlich gleichbleibender Stärke über dem Extensor maxillae nach vorn, um sich an die Dorsalseite des Stipes anzu-

setzen. — Die drei Flexoren nähern die beiden Maxillen einander (Beißmuskeln).

5. *M. extensor lobi externi* (Fig. 323 *elm*); er bewegt den Lobus externus nach außen.

6. *M. flexor lobi externi* (Fig. 323 *flm*); er bewegt den Lobus externus nach der Medianebene hin.

7. *M. extensor palpi maxillaris* (Fig. 323 *epm*); er bewegt den Taster nach außen; er hat keinen Antagonisten und kehrt durch die Wirkung eines elastischen chitinösen Gelenkbandes in die Ruhelage zurück, welches dem medianen Rande des basalen Tastergliedes gegenüber der Insertion des Muskels ansitzt.

Dem ersten und vierten (letzten) Tasterglied fehlen Muskeln; im zweiten und dritten findet sich je ein

8. *M. flexor articuli palpi maxillaris* (Fig. 323 *fap*), deren jeder das folgende Tasterglied medianwärts bewegt. Antagonistisch wirkt die Gelenkhaut.

f. Unterlippenmuskulatur.

1. *M. levator labii* (Fig. 322 *lla*). Die beiden Teile dieses ursprünglich (wie das Labium) paarigen Muskels sind am Insertionsende miteinander verwachsen. Der lange zylindrische

Muskel entspringt am unteren Rande des Hinterhauptsloches und zieht dicht an der Kehle zum Labium, an das er sich vor dem Zungengelenk ansetzt; er hebt die ganze Unterlippe.

2. *M. levator glossae internus*, ein dünner an der Mitte der Innenfläche der Kehle entspringender und auf der Innenseite der Dorsalwand der Glossa sich ansetzender Muskel, welcher die Glossa hebt.

3. *M. levator glossae externus*; er entspringt mit breiter Fläche vom Grundgliede des Labiums, ist dreieckig und setzt sich an einen von der Dorsalseite der Glossa kommenden Chitinfortsatz an. Er wirkt wie der vorige.

4. *M. depressor glossae*: einerseits in der Nähe des Levator intern. unter dem Levator labii angesetzt, läuft er unter dem Levator glossae extern. nach außen und inseriert als Antagonist der beiden Levatoren an den Seiten der Unterfläche der Glossa.

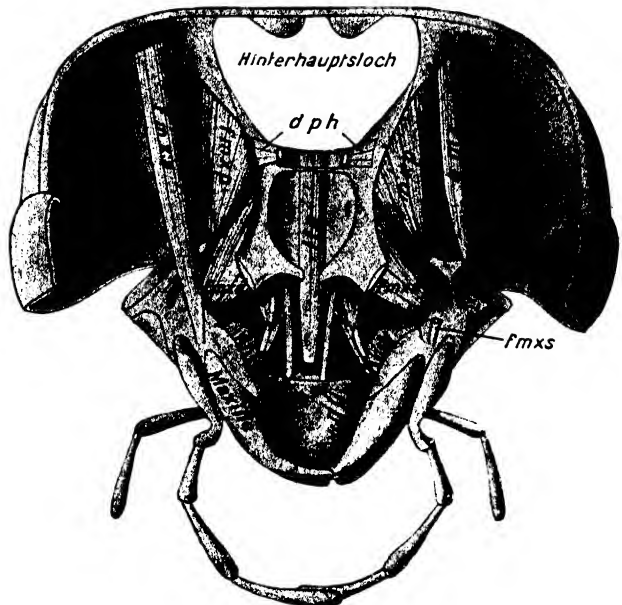


Fig. 322.

Kopf von *Dytiscus marginalis* L. von der Dorsalseite aus präpariert; alle Muskeln bis zu den Maxillenbewegern sind entfernt. Vergr. (Bauer 1910.)

dph M. dilatatores pharyngis. *fmxs* M. flexor maxillae superior. *cmr* M. extensor maxillae. *fmxp* M. flexor maxillae posterior. *lla* M. levator labii. *fmrs* M. flexor maxillae superior. *fmra* M. flexor maxillae anterior.

5. *M. extensor palpi max.*; er entspringt an der Innenfläche der Kehle und setzt sich an das proximale Ende des Palpengrundgliedes auf der Lateralseite an. Er bewegt den Palpus auswärts. Die Gelenkhaut wirkt antagonistisch. Die Tasterglieder entbehren der Muskeln.

Die Bewegungen des ganzen Kopfes sind folgende:

1. *M. rotator capitis superior*; er entspringt als flacher dreieckiger Muskel dicht neben dem entsprechenden der anderen Körperhälfte nahe der Medianlinie des Pronotums, zieht nach unten und außen und setzt sich seitlich an den oberen Rand des Hinterhauptsloches an. Beide

Muskeln wirken einzeln als Dreher des Kopfes (nach links dreht der Rotator capitis dexter und umgekehrt), zusammen als Heber des gesenkten Kopfes.

2. *M. rotator capitis inferior*; er dreht, am äußeren Rande der vorderen Sternalapophyse entspringend, nach vorn, innen und unten laufend und an den unteren Teil des Hinterhauptslochrandes sich ansetzend, den Kopf nach außen.

3. *M. levator capitis horizontalis*. Diese beiden Muskeln laufen unmittelbar über dem Darm wagenrecht nebeneinander her, entspringen von der Vorderseite des Prothorax, durchziehen den ganzen Prothorax und setzen sich an eine verbreiterte Stelle des umgeschlagenen Hinterhauptslochrandes an, um bei ihrer Kontraktion den Kopf zu heben.

4. *M. levator capitis verticalis*; er entspringt an

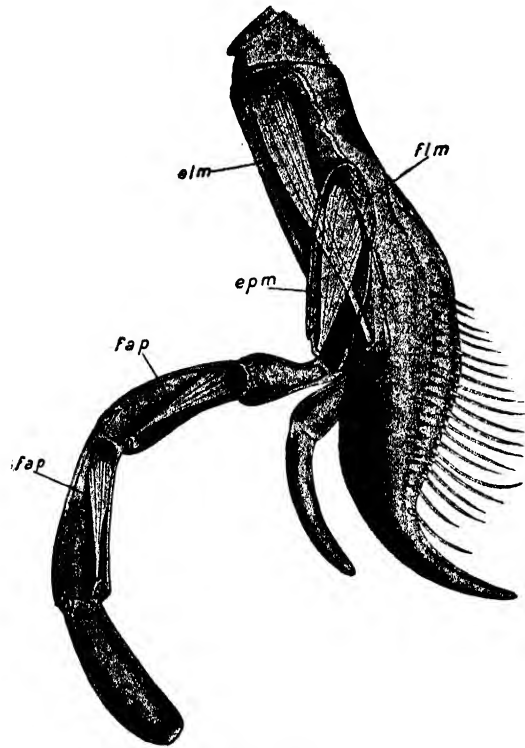


Fig. 323.

Linke Maxille von *Dytiscus marginalis* L. von unten geöffnet; vergr. (Bauer 1910.)

elm *M. extensor lobi externi.* *flm* *M. flexor lobi externi.* *epm* *M. extensor palpi maxillaris.* *fap* *M. flexores articuli palpi maxillaris.*

der Kehlschiene und setzt sich an den oberen Rand des Hinterhauptsloches an. Er ist der Antagonist des 5. Depressor capitis verticalis, welcher am vorderen Teile des Pronotums entspringt und an der Hinterfläche des Kopfes senkrecht nach unten läuft, um sich am unteren Rande des Hinterhauptsloches zu befestigen. Er senkt den Kopf.

6. *M. depressor capitis obliquus*; er unterstützt den vorigen Muskel, ist dünn und zart, entspringt am Prothorax nach außen neben dem Levator capitis horizontalis und verläuft schräg nach unten und vorn. Er setzt sich etwas über dem vorigen in der Nähe des unteren Randes des Hinterhauptsloches an.

senken den Kopf oder ziehen ihn unter Mitwirkung der *Levatores capitis horizontales* in den *Prothorax* zurück.

Muskeln des Thorax.

I. Flugmuskulatur.

A) Muskeln der Elytren.

α. Indirekte Muskeln. Die Bewegung der Vorderflügel beruht nicht ausschließlich auf Muskeltätigkeit, sondern größtenteils auf der mechanischen Wirkung des komplizierten elastischen Gelenkes. Die indirekten Muskeln, welche die Vorderflügel bewegen, sind nach Bauer's Darstellung folgende:

1. *M. mesonoti superior et inferior* (Fig. 324 *msi, mss*). Dorsal zwischen Pro- und Mesophragma übereinander ausgespannt, entsprechen sie dem *M. metathoracis medianus* und berühren einander in der Medianebene des Körpers. Sie heben die Scutellumspitze und öffnen das Schloß, welches Scutellum und vorderer Elytrenrand bilden, so daß die Bewegung der Elytren möglich wird.

2. *M. levator elytrae* und *M. depressor elytrae*, sehr kleine Muskeln, welche ihren Ursprung von einem gemeinsamen Chitinfortsatz nehmen und rechtwinklig zueinander stehen. Der Levator setzt sich an die Vorderseite des Mesonotums an, zieht diese herunter und bewirkt das Emporschnellen der Elytren. Sein Antagonist, der Depressor, bewirkt das Herunterklappen der Vorderflügel.

3. *M. flexor coxae mesothoracis* (Fig. 325 *fc II a*) wirkt als indirekter Flügelmuskel bei fixierter Coxa, indem er den vorderen Teil des Mesonotums herabzieht und das Emporschnellen der Elytren bewirkt. Er setzt sich einerseits an die Vorderfläche des Mesonotums, andererseits an den vorderen Rand der Mittelcoxa an.

β. Direkte Muskeln:

M. extensor coxae metathoracis wirkt als einziger direkt auf den Vorderflügel, an dessen dorsalen Gelenkfortsatz er sich unter Vermittlung einer Sehnenhaube ansetzt. Sein anderer Insertionspunkt liegt am lateralen hinteren Rande der Coxa des Mesothorax; er hebt die Elytren und erhält sie während des Fluges in ihrer Lage.

B) Muskeln der Hinterflügel:

Auch hier sind indirekte und direkte Muskeln zu unterscheiden; die indirekten wirken auf die Chitinteile der Nachbarschaft des Flügelgelenkes, und ihre Wirkungsweise läßt sich durch Druck auf den Rücken des toten Tieres veranschaulichen, welcher das Aufschnellen der Flügel zur Folge hat, während ein seitlicher Druck sie niederlegt.

α. Indirekte Muskeln.

1. *M. metathoracis medianus* (Fig. 324 *md III*). Zwischen Meso- und Metaphragma dicht über dem Darm ausgespannt liegen diese beiden Muskeln nebeneinander in der Mittellinie der Rückendecke; indem sie diese letztere emporwölben, senken sie die Flügel.

2. *M. lateralis metathoracis posterior* (Fig. 325 *ltp III*). Er entspringt breit und flach vom Metaphragma und steigt unter konischer Verjüngung schräg zur Rückendecke empor, den vorhergehenden Muskel unter einem Winkel von beinahe 45° schneidend. Als Antagonist des *M. metathor. median.* flacht er die durch diesen gewölbte Rückendecke ab und bewirkt ein Heben des Flügels.

4. *M. lateralis metathoracis medius* (Fig. 325 *ltm III*). Als Antagonist des *M. metathor. medianus* sitzt er der Rückendecke zwischen *M. lateral. poster.* und dem *M. lat. ant. an.*, läuft hinter dem ersteren ventralwärts und analwärts und ist andererseits an der hinteren Coxalfalte befestigt. Indem er die Rückendecke senkt, trägt er zum Heben der Flügel bei.

5. *M. coxodorsalis metathoracis*; er hat durch die Fixierung der Coxa seine Eigenschaft als deren Beweger verloren und wirkt nur als Flügelmuskel. Vom spitzen Fortsatz der hinteren Coxalfalte (mit starker Sehne) entspringend, verbreitert er sich nach vorn konisch und befestigt sich an einer kleinen Chitinfalte nahe dem Flügelgelenk, um als Heber zu wirken.

β. Direkte Muskeln.

Diese sind an Stärke und Anzahl weit geringer als die indirekten Flugmuskeln.

1. *M. extensor alae anterior* (Fig. 325 *caa*); er besteht aus zwei Teilen, sitzt dem Sternum nahe der Mittellinie und der Vorderfläche der vorderen Coxalfalte an, steigt schräg nach oben und außen und trägt am Ende eine napfförmige Chitinsehne, welche mit der ersten Flügelader direkt verbunden ist. Er zieht das Ende der Flügelader nach hinten und unten und bewirkt den durch den Bau des Flügelgelenkes bedingten, komplizierten Flügelschlag nach vorn und oben.

2. *M. extensor alae posterior*; er zieht, in der Höhlung der hinteren Coxalfalte entspringend, fast horizontal nach vorn dicht an der Körperwand und setzt sich mit napfförmiger Sehne an die hintere Flügelader an. Er wirkt wie der vorhergenannte Muskel.

3. *M. relaxator extensoris*, ein kleiner, an der napfförmigen Sehne des *Extensor alae anterior* entspringender und an den Chitinfalten am Flügelgrunde endigender Muskel, welcher die Flügel zusammenfaltet.

4. *M. relaxator alae*, ebenfalls klein, inseriert an einem Chitinfortsatz des Flügelgelenkes und entspringt aus einem bischofsmützenförmigen Chitinbecher, der durch ein Chitinband beweglich mit einem Fortsatz an der Vorderwand des Metathorax (*Mesophragma*) verbunden ist. Er wirkt wie der vorhergenannte Muskel.

5. *Musculi flexores alae*, eine im Vergleich mit den Extensoren sehr kleine Muskelgruppe. Der größere der beiden Flexoren entspringt von einer kleinen Leiste der Pleura, liegt dieser dicht an und setzt sich mit langer Sehne an die Chitinplatten des Flügelgrundes an. Der kleinere Flexor liegt kopfwärts von dem größeren, die Sehnen beider vereinigen sich an dem Insertionspunkte; beide ziehen den ausgespannten Flügel herunter.

II. Extremitätenmuskulatur.

Vorderbein:

1. *Musculi extensores coxae prothoracis* (Fig. 325 *ec I a, b, c*); sie sind drei Muskelbündel mit gemeinsamer Wirkung. Insertion: Rückendecke (Seitenwand) einerseits, Coxa andererseits. Sie bewegen das Bein nach hinten (Hauptmuskeln für Geh- und Schwimmbewegungen).

2. *M. flexores coxae prothoracis*; nur zwei (schwächere) Muskeln deren stärkerer (Fig. 325a) vom oberen Teil der Seitenfläche des Prothorax, deren kleinerer (Fig. 325b) von der Vorderseite der Sternalapophyse des Prothorax ausgeht; beide setzen sich dicht beieinander an den hinteren medialen Rand der Coxa an; sie bewegen das Bein nach vorn.

3. *M. extensor trochanteris prothoracis*; er entspringt an der Seitenwand des Prothorax und läuft als starker breitfächerförmiger Muskel in eine Sehne aus, welche durch die Coxa zum Trochanterfortsatz tritt. Er bewegt das Bein von oben nach unten.

Mittelbein.

Umgekehrt wie bei dem Vorderbein greifen hier die Extensoren an den hinteren Coxalrand, die Flexoren an den vorderen.

1. *Musculi extensores coxae mesothoracis* (Fig. 320, 321 *ec II a, b, c, d, e*), 5 Muskeln, deren erster (*a*), der median gelegene stärkste, von der Rückendecke entspringend, mit stark pigmentierter Sehne an den hinteren Coxalrand angreift; deren zweiter (*b*) vom oberen Teil der Hinterfläche der Mesosternalapophyse kommt, und dessen Sehne sich an den hinteren Teil des Coxalrandes ansetzt; deren dritter (*c*) an der Rückendecke entspringt, und wie der erste verlaufend, sich in dessen Nähe ansetzt; deren vierter (*d*) am weitesten lateral gelegener bei fixierter Elytre als Beweger der Coxa dient (vgl. oben); der letzte dieser Muskeln (*e*) ist sehr klein, entspringt von der Mesosternalapophyse und geht zum lateralen Fortsatz der Coxa.

2. *Musculi flexores coxae mesothoracis*, eine Gruppe von drei Muskeln, deren erster (Fig. 325 *fc II a*), von der Vorderfläche des Mesonotums kommend, nach hinten und unten zum vorderen Rande der Coxa zieht; deren zweiter, mit zwei Bäuchen teils an der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax, teils von der Seitenfläche des Mesothorax und hauptsächlich von dem Apodem des Mesothorax entspringend, mittels Sehne sich an das Chitinstück ansetzt, welches mit dem lateralen Teile des Vorderrandes der Coxa verbunden ist; deren dritter, sehr kleiner Muskel am vorderen Außenrande der Mesosternalapophyse entspringt und sich andererseits an dem eben genannten Gelenkstück der Coxa befestigt.

3. *Musculi extensores trochanteris mesothoracis*, eine Gruppe von 5 Muskeln, die eine gemeinsame grätenförmige Sehne haben, welche zum Trochanterfortsatz geht. Der erste Muskel (Fig. 325 *etr II a*) kommt von der Vorderseite der Mesosternalapophyse und der Vorderfläche der dieser lateral ansitzenden Chitinplatte. Der zweite Muskel kommt von der Rückendecke, der dritte (Fig. 325 *etr II c*) entspringt am vorderen Teile der Rückendecke; der vierte an der Vorderfläche des Mesonotums etwas tiefer als der dritte an einer Chitinleiste, der fünfte an der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax.

Hinterbein.

Die Coxa ist unbeweglich, ihre Muskeln wirken nur als indirekte Flugmuskeln. Die das ganze Schwimmbein bewegenden Muskeln greifen am Fortsatz des Trochanters an.

1. *Musculi extensores trochanteris metathoracis* (Fig. 324 *etr III a, i, m, p*), mit die stärkste Muskelgruppe des ganzen Körpers (Rudermuskeln). Mit einer Ausnahme entspringen die Muskeln dieser Gruppe von der entsprechend stark entwickelten Metasternalapophyse. Sie haben als gemeinsame Insertion eine flächenförmige Sehnenplatte, welche, durch ein Band mit dem Trochanter verbunden, senkrecht zur Ventralfläche und der Sagittalebene parallel steht.

a) *M. extensor trochanteris metathoracis anterior* (Fig. 324 *etr III a*); er entspringt von der Vorderfläche der Metasternalapophyse.

b) *M. ext. troch. III posterior* (Fig. 324 *etr III, p*); er entspringt von der Hinterfläche der Apophyse.

c) *M. ext. troch. III medius* (Fig. 324 *etr III m*), ein sehr kleiner Muskel, der vom oberen Teil des Dreiecks entspringt, welches die beiden Apophysenäste bilden.

d) *M. ext. troch. III inferior* (Fig. 324 *etr III i*); er kommt als einziger nicht von der Apophyse, sondern entspringt in der Höhlung der vorderen Coxalfalte.

2. *Musculi flexores trochanteris metathoracis*, drei viel schwächere Muskeln als die Extensoren, welche alle von der Coxalfalte entspringen.

a) *M. flex. troch. III medialis* (Fig. 325 *ftr III m*); er geht vom vorderen Coxalrand, der Coxalwand dicht anliegend, zum ventralen Trochanterfortsatz und zieht das ausgestreckte Bein wieder an.

b) *M. flex. troch. III lateralis* (Fig. 325 *ftr III l*); er wirkt wie der vorige.

c) *M. flex. troch. III posterior* (Fig. 325 *ftr III p*); er erstreckt sich von der hinteren Coxalfalte mit dünner Chitinsehne zum Trochanterfortsatz und wirkt wie die beiden anderen Flexoren.

Hinsichtlich der Muskeln innerhalb der Beine selbst sei auf Bauer's Darstellung verwiesen.

III. Eigenmuskulatur des Thorax.

Die Muskeln des Thorax bewegen die Thoraxabschnitte gegeneinander und dienen zur Befestigung der thorakalen Skeletteile.

Prothorax.

Alle hierhergehörigen Muskeln bewegen den Prothorax gegen den Mesothorax.

1. *M. depressor prothoracis*; er entspringt an der Vorderseite des Prophragmas, setzt sich an das Pronotum an und zieht bei fixiertem Mesothorax den Prothorax abwärts und rückwärts.

2. *M. levator prothoracis*; er entspringt am Prophragma, läuft senkrecht abwärts zum lateralen Fortsatz der vorderen Sternalapophyse und zieht als Antagonist des Depressor den Prothorax aufwärts.

3. *M. rotator prothoracis* (Fig. 325 *rtp*); er entspringt von der Medianleiste der Vorderfläche des Mesothorax und setzt sich nach außen hinter dem Depressor an das Pronotum an. Die Rotatoren drehen den Prothorax um seine Längsachse.

Mesothorax.

1. *M. retractor prothoracis* (Fig. 324 *rtp*); er entspringt an der Vorderfläche der Mesosternalapophyse und zieht horizontal nach vorn zur Hinterfläche der Prosternalapophyse. Er zieht den Prothorax gegen den Mesothorax zurück.

2. *M. furco-lateralis mesothoracis*, ein kleiner Muskel, der vom oberen Teil der Vorderseite der Mesosternalapophyse mit langer Sehne zur Verbindungsstelle von Coxa und Pleura zieht; er dient nur zur Befestigung der starren Chitinteile.

3. *M. levator mesothoracis*; er erstreckt sich vom oberen Ende der Mesosternalapophyse nach oben zum Mesophragma und hebt den Mesothorax.

Metathorax.

1. *M. retractor mesothoracis* (Fig. 324 *rtrm*); er spannt sich wie der Retractor prothoracis zwischen den Apophysen aus und zieht den Mesothorax zurück, fixiert auch zugleich die Metasternalapophyse.

2. *M. furco-dorsalis metathoracis* (Fig. 324 *fud III*), jederseits zwei Muskeln, welche den oberen Rand der Furca (Metasternalapophyse) mit der Rückseite des Metaphragmas verbinden. (Stützmuskeln.)

3. *M. furco-lateralis metathoracis* zwischen Apophyse und (durch eine sehr lange Sehne) der Verwachsungsstelle der Coxa mit dem Episternum.

4. *M. furco-coxalis metathoracis*, ein kleiner bandförmiger Muskel zwischen dem hinteren Teil des Furcaseitenastes und der hinteren Coxalfalte.

5. *M. coxo-lateralis metathoracis*, horizontal zwischen dem spitzen Fortsatz der hinteren Coxalfalte und der Körperwand.

6. *M. expirator metathoracis*, zwischen Verwachsungsgrund des Sternums und Episternums, dient wohl zur Atmung.

Muskeln des Abdomens.

Die Muskeln des Abdomens sind fast durchweg flach und bandförmig und dienen einerseits zur Befestigung der Verbindung zwischen Metathorax und Abdomen, andererseits zur Bewegung der Abdominal-segmente gegeneinander.

Muskeln des ersten und zweiten Segmentes.

I. Segment:

a) Rückenmuskeln: *Musculi conjungentes metaphragmo-abdominis* (= *M. dorsalis abdominis*). Muskeln, welchen die Aufgabe zufällt, Metaphragma und Abdomen fester miteinander zu verbinden. Sie haben die Gestalt dünner breiter Bänder, und ihre Reihe ist (wie die aller dorsalen Abdominalmuskeln) median unterbrochen (Fig. 326 *cm a*), um Raum für das Herz zu lassen. Die Muskeln sind vorn am Metaphragma befestigt; die stärksten und zugleich der Medianlinie zunächst gelegenen gehen bis zur Segmentgrenze; die lateralen werden nach außen immer kürzer und setzen sich an die Fläche der ersten Rückenschiene an.

b) Transversalmuskeln: Sie erhöhen die Festigkeit der Verbindung zwischen der hinteren Coxalfalte und der Rückendecke des ersten Segmentes.

1. *Musculus conjungens coxo-abdominis a.* — Aus zwei einander dicht anliegenden Teilen bestehend, entspringt dieser Muskel am lateralen oberen Rande der hinteren Coxalfalte und geht zur Rückendecke hinauf. Er unterstützt die Atmung, indem er die Rückendecke senkt.

2. *M. conjungens coxo-abdominis b*, zwischen der lateralen Verwachsungsstelle der hinteren Coxalfalte und der Rückendecke des ersten Segmentes, unmittelbar am ersten Abdominalspiraculum gelegen.

II. Segment.

a) Rückenmuskeln. Sie verhalten sich wie die der folgenden Segmente (siehe unten!).

b) Bauchmuskeln. *Musculi ventrales abdominis laterales* (Fig. 326 *val*) zwischen erster und zweiter Bauchplatte als Befestigungsmuskeln.

c) Transversalmuskeln (Fig. 326 *ta*), wie in den folgenden Segmenten. Muskeln der übrigen Abdominalsegmente.

1. *Musculi dorsales abdominis* (Fig. 326 *da*). Bewegungsmuskeln der Segmentringe des Rückens, welche (in ihrer Anzahl den unverwachsenen Teilen der Rückendecke entsprechend) Streifen nebeneinander gelegener, bandförmiger Muskeln darstellen. Jedes Muskelband sitzt mit seinem hinteren Ende an der Gelenkhaut zweier Rückenschienen, mit dem vorderen Ende an der Decke der Rückenschiene. Lateralwärts werden die einzelnen Muskelbänder kürzer. Bei der Kontraktion bildet

die Innenfläche der Rückenschiene den festen Punkt, und die nächst-hintere Rückenschiene wird nach vorn unter das vorhergehende Segment gezogen. Wirken alle zugleich, so biegen sie das Abdomen aufwärts.

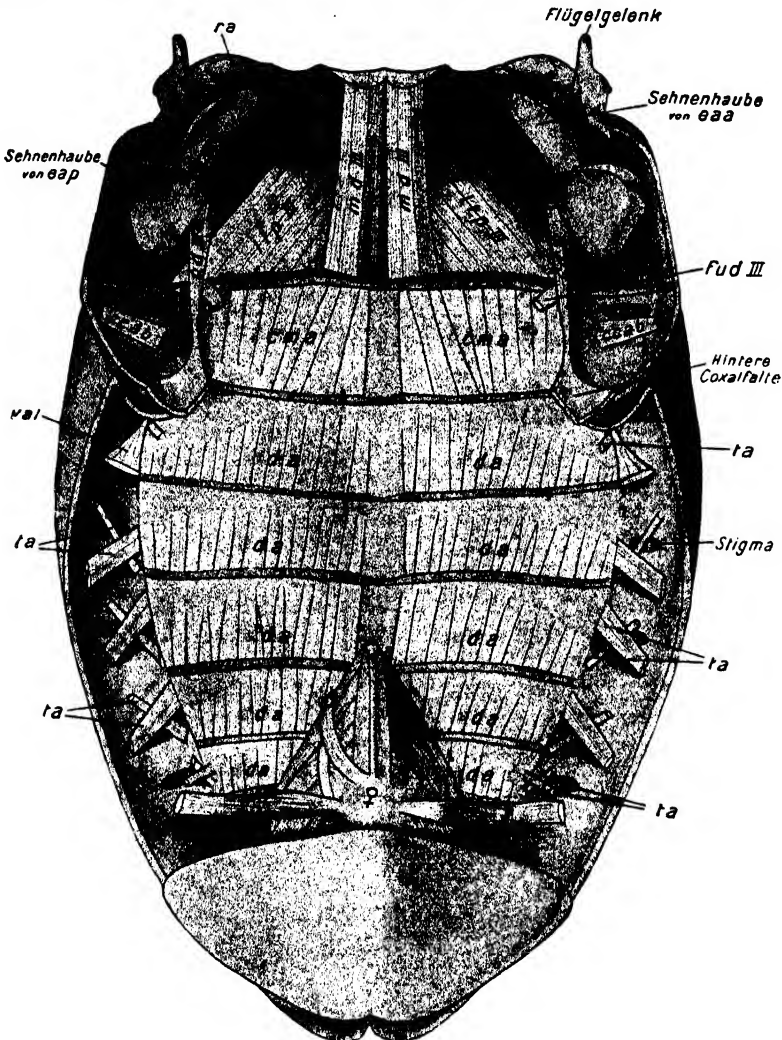


Fig. 326.

Metathorax und Abdomen von der Ventralseite aus geöffnet; alles entfernt bis zu den Muskeln der Rückendecke des Abdomens und den dorsalen Metathoraxmuskeln. Vergr. (Bauer 1910.)

ra M. relaxator alae. *eap* M. depressor alae anterior. *md* M. lateralis metathoracis anterior. *lp* M. lateralis metathoracis posterior. *cd* M. coxo-dorsalis metathoracis. *ccab* M. conjugens coxo-abdominis. *b* M. conjungens metaphragmo-abdominis. *da* M. dorsales abdominis. *fud* M. furco-dorsalis metathoracis. *ta* M. transversales abdominis. *vai* M. ventralis abdominis lateralis. *cap* M. depressor alae posterior.

2. Musculi ventrales abdominis interni (Fig. 327 *vai*). Die ventralen Muskeln sind weniger zahlreich als die dorsalen (nur drei Paare von 4.—6. Segment); sie sind nicht über die ganzen Bauchschiene ausgebreitet, sondern auf deren Mitte beschränkt. Ihre Fasern verlaufen schräg von außen nach innen. Das erste Paar entspringt auf der 3. Bauch-

schiene und setzt sich an die Gelenkhaut zwischen 4. und 5. Bauchschiene an. Die beiden folgenden spannen sich zwischen den Gelenkhäuten der

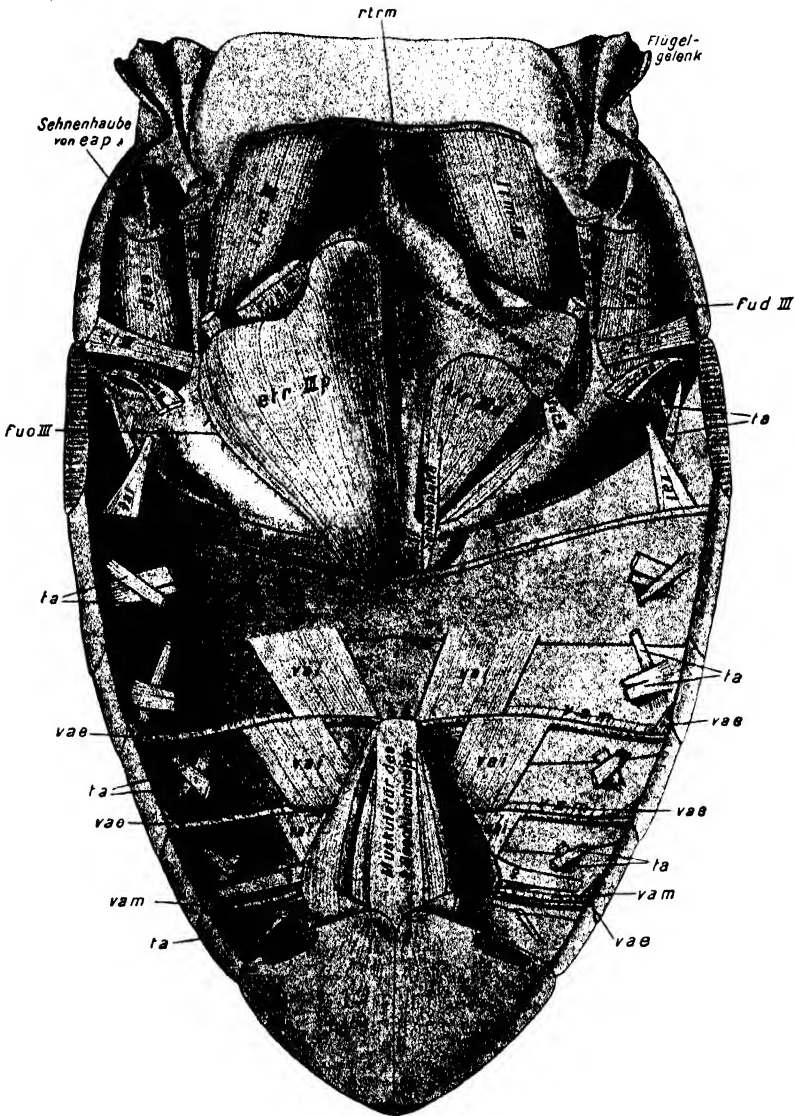


Fig. 327.

Metathorax und Abdomen vom Rücken her geöffnet; alles entfernt bis zu den Muskeln der Bauchfläche des Abdomens und den Ventralmuskeln des Metathorax. Vergr. (Bauer 1910.)

rtrm M. retractor mesothoracis. *eap* M. depressor alae posterior. *cd III* M. coxodorsalis metathoracis. *ltm III* M. lateralis metathoracis medius. *fud III* M. furco-dorsalis metathoracis. *etr IIIa* M. extensor trochanteris metathoracis anterior. *etr IIIp* M. extensor trochanteris metathoracis posterior. *cl III* M. coxolateralis metathoracis. *caa* M. conjungens coxo-abdominis a. *fuc III* M. furco-coxalis metathoracis. *val* M. ventralis abdominis lateralis. *ta* M. transversales abdominis. *val* M. ventrales abdominis interni. *vae* M. ventrales abdominis externi. *vam* M. ventrales abdominis medii.

nächsten Bauchschienen aus; sie schieben bei ihrer Kontraktion die Bauchschienen ineinander und biegen das Abdomen nach unten.

3. *Musculi ventrales abdominis medii* (Fig. 327 *vam*), kleine Muskeln an der Grenze des vierten, fünften und sechsten Sternites; sie entspringen an der Wand des Sternites und setzen sich an die Gelenkhaut zwischen je zwei Sterniten an. Sie wirken wie die vorigen.

4. *Musculi ventrales abdominis externi* (Fig. 327 *vae*), drei Paare ganz lateral gelegener, außerordentlich kleiner Muskeln, die fast ganz von der umgeschlagenen Falte des Abdomens verdeckt werden. Sie entspringen von der Bauchschiene und setzen sich an den vorderen Rand der Bauchschienen 4, 5 und 6 an.

5. *Musculi transversales abdominis* (Fig. 326, 327 *fa*), kleine laterale, (mit Ausnahme der letzten) paarige Muskelgruppen, welche die Rücken- decke gegen den Bauch herabziehen. Die Muskelpaare bestehen aus kreuzweise übereinander liegenden, bandförmigen Muskeln; sie sind die eigentlichen Atemmuskeln, welche durch ihre Kontraktion das Abdomen verengen und die Expiration bewirken.

Zur Information über hier nicht referierte Einzelheiten sei nochmals auf die sehr dankenswerte Arbeit von A. Bauer hingewiesen.

Der Raum gestattet es nicht, unter Berücksichtigung anderer Arbeiten über die Muskulatur der Insekten (vgl. Luks, Strauß-Dürkheim u. a.), die sich im einzelnen natürlich sehr verschieden gestalten kann, eine vergleichende Darstellung zu geben. Von neueren Arbeiten sei besonders auf die von Dürken (1907) aufmerksam gemacht, welche weit mehr bringt, als der bescheidene Titel vermuten läßt; ferner auf die sehr eingehende und schöne Darstellung von Voß (1905). — (Über die Flugmuskulatur und Extremitätenmuskulatur siehe Flügel und Extremitäten!)

B. Das Endoskelett.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen (vgl. Haut), daß bei den Insekten Teile der Cuticula in das Körperinnere verlagert werden können; da diese Verlagerung wesentlich im Zusammenhange mit dem Ansatz der Muskeln an das Chitin verständlich wird, schließen wir die Besprechung des Endoskeletts an die der Muskeln an.

Eine spezielle vergleichende Untersuchung der interessanten inneren Skelettbildungen verdanken wir in neuerer Zeit Kleuker (1883). Er konstatierte, daß innere Chitinbildungen (mit Ausnahme der Thysanuren) allen Insekten eigen sind und dem Kopfe und Thorax angehören, dem letzteren jedoch auch ganz oder teilweise fehlen können. Wo ausgebildete Fortsätze der Innenwand der Cuticula fehlen, treten doch fast allgemein niedrige Einfaltungen und Verdickungen an denjenigen Stellen auf, von welchen endoskelettale Bildungen auszugehen pflegen, sowie an den Nähten. Kleuker unterscheidet rein topographisch ventrale, dorsale und laterale Chitinfortsätze. Die beiden letzteren fehlen im Kopfe, während der Thorax alle drei Arten enthalten kann; hier fehlen die ventralen am seltensten. In manchen Fällen treten in demselben Segmente zwei ventrale (Mesothorax der Dipteren) oder zwei dorsale Fortsätze (Metathorax der Coleopteren) hintereinander auf. Teils abweichend, teils in Übereinstimmung mit älteren Autoren, wie Strauß-Dürkheim, Burmeister, Kirby u. a., wendet Kleuker folgende Terminologie an:

Tentorium für ein ziemlich regelmäßig auftretendes Stück, welches bald als Balken das Hinterhauptsloch durchsetzt, bald als brückenförmiges Gebilde sich mehr oder weniger weit vorn auf der ventralen Kopfplatte erhebt.

Endothorax für das ganze Innenskelett der Brust. Apophyse für die ventralen Fortsätze des Endothorax (Pro-, Meso-, Metapophyse), Apodem für dessen seitliche Fortsätze (Pro-, Meso-, Metapodem); Protero-, Deutero- und Tritophragma für die dorsalen Fortsätze ohne Rücksicht auf ihre Lage in den Segmenten und nur unter Berücksichtigung ihrer Lage zueinander.

Die Apophysen entspringen auf dem Sternum zwischen den Coxen; die Phragmata nehmen in vielfachem Wechsel von den Vorder- und Hinterrändern des Meso- und Metanotums ihren Ursprung. Das Proterophragma kommt immer vom Vorderrande des Mesonotums. Deutero- und Tritophragma stehen entweder auf dem Vorder- oder Hinterrande des Metanotums (Orthoptera, Coleoptera); oder das Deuterophragma geht vom hinteren Teile des Mesonotums, das Tritophragma vom Vorderrande des Metanotums (Lepidoptera) aus; oder das Tritophragma bildet bei gleicher Lage des Deuterophragmas die Hinterwand des Thoraxraumes (Diptera, höhere Hymenoptera). — Die Apodeme stehen in der Regel auf der Naht zwischen Sternum und Seitenstücken über den Gelenkpfannen.

Die inneren Chitinfortsätze sind zum größten Teil solide Bildungen, welche entweder frei auslaufen (Zinken) oder, als Leisten einen Teil der Leibeshöhle durchsetzend, sich wieder an die äußere Wand anheften (Balken), oder flächenhaft ausgebreitete Platten. Kopf- und Brustskelett stehen nicht miteinander in Verbindung, wohl aber die einzelnen Teile des Endothorax und zwar in der Regel durch Muskeln, vielfach auch durch Chitinsehnern oder schließlich durch Verwachsung (z. B. Meso- und Metapophyse von *Bombus* und *Aeschna*, Deutero- und Tritophragma der Lepidopteren).

Nach Untersuchung der Hauptordnungen der Insekten kommt Kleuker hinsichtlich der physiologischen Bedeutung des Endoskelettes zu folgender Anschauung: Es hat außer der Verstärkung des äußeren Hautpanzers die Aufgabe, den inneren Organen als Stütz- und Schutzapparat zu dienen. Sein Hauptzweck besteht darin, die Ansatzflächen für die komplizierte Muskulatur zu vergrößern und damit deren Leistungsfähigkeit zu steigern; dabei scheint mir der genannte Autor nicht genügend betont zu haben, daß auch die Verlagerung des Insertionspunktes und damit die veränderte Richtung der Muskelwirkung von großer Bedeutung sind. Daß der Endothorax, wo er entwickelt ist, Wert für die Beinbewegung hat, ergibt sich aus der Tatsache, daß stets starke Hüftmuskeln von ihm ausgehen. Hinsichtlich der Korrelation mit den Flugorganen ergibt sich allgemein, daß bei geflügelten Insekten ein den Flugmuskeln zum Ansatz dienendes Endoskelett entwickelt ist. Die ungeflügelten Insekten sind in ihrem verschiedenen Verhalten sehr interessant. Thysanuren, Pediculiden und Mallophagen besitzen überhaupt keinen Endothorax. *Melophagus* dagegen, dessen nächste Verwandte noch Flügelrudimente tragen, sowie *Pulex*, der noch laterale Platten des Meso- und Metathorax als Flügelreste aufweist, haben einen mehr oder minder entwickelten Endothorax, welcher somit jedenfalls im Zusammenhang mit dem Verschwinden der Flugorgane rudimentär wird. Dafür sprechen auch die Insekten mit geflügelten

und ungeflügelten Individuen; die ungeflügelten Aphiden haben denselben Endothorax und dessen Muskeln wie die geflügelten; das gleiche gilt für Ameisen und Termiten; bei allen aber ist der Endothorax der ungeflügelten Formen etwas schwächer ausgebildet, und dies trifft auch für die nicht fliegenden Coleopteren (*Timarcha*, *Meloë*, *Carabus*) zu.

Als Beispiel für die Rolle, welche das Endoskelett als Muskelansatz spielt, gibt Kleuker nach Strauß-Dürkheim für den Maikäfer *Melolontha vulgaris* Fabr.) folgende Übersicht (die hier gekürzt wiedergegeben ist):

1. Eine Hälfte des Streckers des Kopfes kommt von der vorderen Fläche des Proterophragmas und geht an den oberen Rand des Halsloches.

2. Der Zurückzieher der Kehlschiene läuft von der Proapophyse an die Mitte der Kehlschiene.

3. Der gerade Heber der Kehlschiene geht vom Proterophragma etwas vor dem vorigen Muskel an die Kehlschiene.

4. Der Beuger der Fühler erstreckt sich von den balkenförmigen Ausläufern der Seitenwände der Kopfrinne an den Vorderrand der Fühlerbasis.

5. Der obere Zurückzieher des Prothorax zieht vom Proterophragma zum Pronotum.

6. Der untere Zurückzieher des Prothorax verläuft von der vorderen Fläche der Mesapophyse zu der hinteren der Proapophyse.

7. Der Heber des Prothorax geht vom Proterophragma zur Proapophyse.

8. Der Zurückzieher des Proterophragmas erstreckt sich von diesem zum Deuterophragma.

9. Der Herabzieher des Proterophragmas zieht von diesem zu den Mesapodemen.

10. Der erste Beuger des zweiten Beinpaars spannt sich zwischen der äußeren Seite der Mesapophysen und dem Vorderrande der Hüfte aus.

11. Der kurze Strecker desselben läuft von der hinteren Partie der Mesapophyse zum Hinterrande der Hüfte.

12. Der lange Strecker desselben geht vom Proterophragma zum Hinterrande der Hüften.

13. Der Halter der Metapophyse zieht von der Mesapophyse zum vorderen Zinken der Metapophyse.

14. Der seitliche Beuger der Metapophyse erstreckt sich vom Tritophragma zu den äußeren Spitzen der beiden Seitenzinken.

15. Der Herabzieher des Tritophragmas verläuft von der Mitte der Seitenzinken der Metapophyse schräg nach oben und auswärts zum Tritophragma.

16. Der Zurückzieher des Flügels setzt sich einerseits an das Proterophragma, andererseits an das Deuterophragma an.

17. Der Herabzieher des Deuterophragmas geht von den äußersten Flügeln der Mesapophyse zum unteren Rande des Deuterophragmas.

18. Der Herabzieher des Flügels zieht vom Deuterophragma zum Tritophragma.

19. Der vordere Teil des Flügelhebers entspringt auf der vorderen Partie der Seiten der Metapophyse und geht zu der seitlichen und hinteren Partie des Deuterophragmas.

20. Der Halter der Flügel verläuft von den seitlichen Gruben des Tritophragmas zu den Seitenteilen des Metanotums.

21. Der erste Beuger des dritten Beinpaars erstreckt sich von der Seite des Stammes der Metapophyse zum vorderen Rande der Hüften.

22. Der fünfte Beuger zieht von den Seiten der vorderen Zinken der Metapophyse als Sehne zu der Hüfte.

23. Der erste Strecker des dritten Beinpaars entspringt seitlich vom Hinterrande der Metapophyse und setzt sich an den Hinterrand der Hüfte an.

24. Der zweite Strecker verläuft von den Enden der Seitenzinken der Metapophyse zu den hinteren Hüftenrändern.

25. Der Strecker des Trochanter geht von den Seitenzinken der Metapophyse aus zum Trochanter.

26. Der obere Zurückzieher des Hinterleibes erstreckt sich vom Tritophragma zu dem oberen Bogen des zweiten Hinterleibsringes.

Ferner stehen die ventralen Fortsätze des Endoskelettes auch in Beziehungen zum Nervensystem, das sie schützend umgeben. Kleuker ist der Ansicht, daß das Tentorium viel mehr Stützapparat für die Kopfganglien als Ansatzfläche für die Muskulatur sei. — Während für das Bauchmark überall an den inneren Skeletteilen durch Rillen, Ausschnitte oder Löcher Passagen gebildet werden, liegt der Darm den Fortsätzen auf und wird durch sie in seiner Lage erhalten.

Die Larven der ametabolen und hemimetabolen Insekten haben schon dieselbe Anlage des inneren Skelettes, das in weiterer Ausbildung den Imagines eigen ist. Dagegen entwickeln die holometabolen Insekten ihr inneres Skelett im allgemeinen erst am Ende ihres Puppenstadiums. — Das Tentorium ist auch bei Apterygoten schon wohl entwickelt.

C. Der histiologische Bau der Muskeln.

Das auf den histiologischen Bau seiner Muskeln am häufigsten untersuchte Insekt ist *Hydrophilus*. Wie bei allen Insekten haben auch hier die Muskelfasern der Mehrzahl nach nicht den morphologischen Wert von einfachen Muskelzellen, sondern von Myen, d. h. sie stellen eine Summe innig miteinander verbundener, einfacher Muskelzellen, ein Syncytium dar, das eine einzige besonders dicke Muskelfaser liefert. Die Muskelfaser besteht ihrerseits aus einer peripherischen Hüllhaut, dem Sarcolemma (oder Myolemma), welche den gesamten Inhalt der Faser umschließt. Dieser besteht aus dem Sarcoplasma (Myoplasma), in welches die mehr oder minder zahlreichen Kerne und die kontraktile quergestreifte Myofibrillen eingelagert sind. Die Kerne liegen entweder peripherisch am Sarcolemma (z. B. Oestridentlarven) oder zwischen den Myofibrillensäulchen (niemals in diesen letzteren) im fibrillenfreien Myoplasma (Myosarc), das bei peripherischer Lage der Myofibrillen eine Plasmaachse des Myons bildet, welche die Kerne enthält (z. B. *Myrmica rubra* L., *Vespa crabro* L. u. a.). Die Sarcoplasma-masse zwischen den Muskelsäulchen bedingt im Querschnitt durch die Faser die sogenannte Cohnheimsche Felderung (Interkolumnärschubstanz). In manchen Fällen sind nur einige (oder ein) achsial gelegene Fibrillenbündel entwickelt, welche durch eine breite, die Kerne enthaltende Myoplasmazone von dem Myolemma getrennt sind. Durch diese Zone treten die Quernetze hindurch zum Myolemma (Fig. 328). Übrigens ist die Anordnung der Muskelsäulchen und Muskelleisten eine recht mannigfaltige und das Massenverhältnis des Myosarcs zu den Myofibrillen sehr variabel.

Die kontraktile Elemente (Myofibrillen) haben die Neigung, sich in der Faser in bestimmter, übrigens aber verschiedener Weise zu Gruppen zu ordnen. Jede Myofibrillengruppe (im Querschnitt als Fibrillenfeld erscheinend) bildet ein Muskelsäulchen oder bei peripherischer Lagerung eine Myofibrillenleiste. Der Länge nach werden diese Säulchen durch Quernetze in hintereinander gelegene Segmente zerlegt, welche unter-

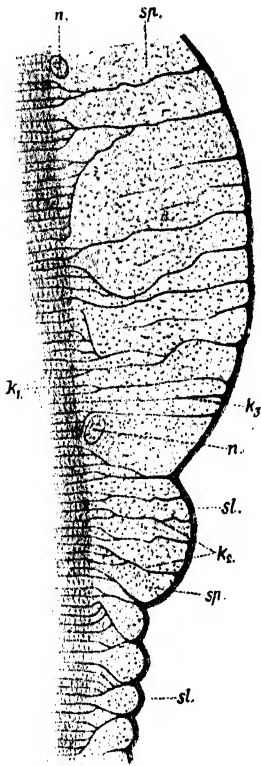


Fig. 328.

Stück einer Muskelfaser mit sehr starker Sarcoplasmaschicht von *Gastrus equi* Fabr. Längsschnitt; vergr. (Enderlein 1900.)

sl Sarcolemma. *sp* Sarcoplasma. *n* Kerne. *k1* Krause'sche Querscheibe. *k2* dieselbe bei ihrem Durchtritt durch das Sarcoplasma. *k3* Krause'sche Querscheibe, die sich im Plasma nicht mit einer anderen vereinigt.

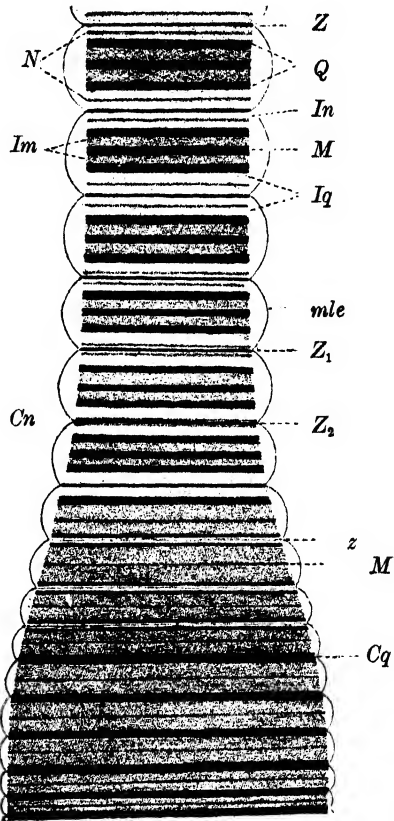


Fig. 329.

Schematische Darstellung des Kontraktionsvorganges an einer quergestreiften Muskelfaser zweiten Grades. (K. C. Schneider 1902 nach Rollet.)

Z Zwischenstreifen. *Z1* und *Z2* zeigen die Annäherung von *N* zur Bildung des Kontraktionsstreifens (*Cn*) *Q* anisotroper Querstreifen. *In* isotroper Nebenstreifen. *M* anisotroper Mittelstreifen. *Iq* isotroper Querstreifen. *mle* Myolemma. *Cq* anisotroper Kontraktionsstreifen. *Im* isotroper Mittelstreifen. *N* anisotrope Nebenscheibe.

einander gleich sind. Die Quernetze vermitteln zugleich eine Verbindung der Myofibrillen untereinander und mit dem Sarcolemma und gliedern die ganze Faser in hintereinander gelegene Fächer. Wo die Quernetze oder Querscheiben in das Sarcolemma übergehen, finden sich oft (namentlich am kontrahierten Muskel scharf ausgeprägte) ringförmige Einschnürungen der ganzen Faser. „Jedem Fach entspricht ein funktionell selbständiges Segment der Fibrillen, an dem man schwärz-

bare (Eisenhämatoxylin), doppeltbrechende (anisotrope) und nicht schwärzbare, einfach brechende (isotrope) Abschnitte unterscheidet" (K. C. Schneider 1902). Die echten Querstreifen werden nur von isotroper (*J*) und anisotroper (*A*) Substanz gebildet, während die Zwischenstreifen den die Fächer abgrenzenden Quernetzen entsprechen und sich bei der Kontraktion nicht verändern. Die Komplikation der echten Querstreifung ist häufig bei den Insekten sehr groß (vgl. Fig. 329) und entspricht dann dem Schema der Streifung zweiten Grades.

Vielfache Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, daß die doppelt brechende Substanz im nicht kontrahierten Zustande der Fasern starkes Lichtbrechungsvermögen und intensive Färbbarkeit (Hämatoxylin) besitzt, im Zustande der Kontraktion dagegen schwach lichtbrechend und wenig färbbar erscheint. Eine Parallele zwischen Doppelbrechung und Färbbarkeit besteht somit nicht. Ausnahmen von dieser Regel scheinen gelegentlich vorzukommen.

Zu einer von dieser allgemein herrschenden Auffassung des Baues der quergestreiften Muskelfaser wesentlich abweichenden Anschauung gelangt Münch (1903); er sieht in der Querstreifung nicht den Ausdruck einer metameren Anordnung von anisotroper und isotroper Substanz, sondern einer spiralförmigen anisotropen Durchwindung. Die Muskelfaser sei ein unteilbares Ganzes; „das kontraktile Einheitsselement ist weder in der Fibrille, noch im Disc, noch im sarcous élément zu suchen, sondern in dem Gesamtgebilde, zu dem diese Bruchstücke das Baumaterial darstellen: das eigentliche kontraktile Prinzip ist die anisotrope Scheibenspirale, die, durch doppelte interanisotrope Kräfte in ihrer Lage festgehalten, die Faser durchwindet" (vgl. Theorie der Muskelkontraktion).

Als Einschlüsse nicht genügend bekannter Natur kommen im Sarcoplasma Körnchen (Myochondren) vor, die als sog. interstitielle Körnchen z. B. in den Flugmuskeln von *Hydrophilus* eine beträchtliche Anzahl und Größe erreichen (Fig. 330). K. C. Schneider (1902) sieht in ihnen Träger von Nährstoffen für die Muskelfaser. Nach Thulin (1908) tritt bei *Ergates faber* L. (Coleoptera) ein Teil des Fettkörpers zu den Muskelfasern in physiologische Beziehung, deren morphologischer Ausdruck die fraglichen Körner sind, welche sowohl in den Muskeln (Sarcosomen) als in den Fettzellen (Fettzellengranula) vorhanden sind und in ihrer Größe und Färbbarkeit vollkommen übereinstimmen. Die „Sarcosomen" der Skelettmuskulatur sind kleiner als die der Flugmuskeln und analog verhalten sich die Granula der entsprechenden Fettzellen. Die Granula werden möglicherweise in den Fettzellen gebildet und wandern dann in die Muskeln ein (vgl. Holmgren). Thulin (1909) schlägt für diese Zellen die Bezeichnung „Sarcosomocyten" vor. Sie liegen gewöhnlich locker angeheftet in der Leibeshöhle, durchkreuzen die weiten Muskelinterstitien und nehmen an ihrer freien Fläche Nahrung aus dem Blute und Sauerstoff aus den Tracheen auf.

Die einzelnen Muskelfasern bilden, miteinander zu verschiedenen mächtigen Komplexen vereinigt, die Muskelbündel oder Muskeln schlecht-

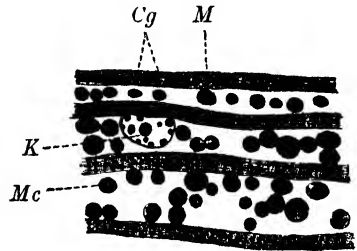


Fig. 330.

Flugmuskulatur von *Hydrophilus piceus* L. Vergr. (K. C. Schneider 1902.)

Mc Myochondren. K Muskelkern. M, Cg anisotrope Querstreifen.

hin; doch können die Fasern auch isoliert bleiben oder nur in lockerem Zusammenhange mit anderen Fasern stehen.

Wo es zur Ausbildung von Muskelnetzen kommt (Pleura des Darms z. B.), treten die Fasern durch quere, in verschiedenen Winkeln abtretende Zweige miteinander in Verbindung.

Die Flugmuskulatur der Insekten ist nach Münch (1908) gegen die vielfach vertretene Auffassung nicht als grundsätzlich von anderen Muskeln verschieden gebaute Muskelart aufzufassen. „Die ... scheinbar regellose ... Fibrillenmasse zeigt sich in schönster Regelmäßigkeit zu Faserindividuen von 200—300 μ Kaliber geordnet, die von einem deutlichen Sarcolemmaschlauch umschlossen werden. Dieses Sarcolemma ist dicht umspinnen von einem ungemein reich verzweigten Tracheengeäst, aber niemals dringt eine Trachee ins Innere des Sarcolemmaschlauches hinein“ (gegen Cajal, Holmgren), „vielmehr heften sich die Tracheen an seine Außenfläche fest, ähnlich wie Baumwurzeln einen Felsen umklammern. Dies ist wohl zusammen mit dem gewaltigen Kaliber der Fasern der Hauptgrund, warum alle Versuche mißlingen, diese Fasern durch Zerzupfen als unversehrte Individuen zu isolieren, indem der Sarcolemmaschlauch von dem festhaltenden Tracheengeäst zerrissen wird und so die Pseudofibrillen (Primitivbündel, Muskelsäulchen) herausquellen“. Münch überzeugte sich an der Libellenlarve davon, daß sich jede Faser der Flügelmuskulatur als scharf gesondertes Individuum entwickelt.

Außer den entschieden vorherrschenden quergestreiften Muskeln kommen bei zahlreichen (allen?) Insekten auch glatte Muskelfasern vor. Hagen beschreibt solche aus den Schwanzkiemen der *Euphaea*-Larve (Odonata), während Vosseler (1891) in den „Fächer Muskeln“ des Herzens von Coleopteren, Lepidopteren, Dipteren, Orthopteren, Ephemeriden, Plecopteren, Neuropteren, Trichopteren und Rhynchoten glatte Fasern oder diese ausschließlich von glatten Fasern gebildet fand. Ebenso glaubt Vosseler in der Pleura des Darms von Coleopteren, Lepidopterenlarven, Orthopteren und Hymenopteren sowie am Uterus von *Carabus*, den Gonoducten von Lepidopteren und Orthopteren glatte Muskelfasern nachgewiesen zu haben. Demnach wären glatte (und atypisch quergestreifte) Muskelfasern bei den Insekten weiter verbreitet, als im allgemeinen angenommen wurde.

Muskelsatz.

Über den Ansatz der Muskeln an das Skelett gehen die Ansichten der Autoren auseinander. Es werden folgende Auffassungen vertreten: 1. Die Muskelfasern setzen sich an das Epiderm an und haben keinen direkten Zusammenhang mit der Cuticula (Weismann 1864, Viallanes 1882). — 2. Die Muskelfasern setzen sich direkt an die Cuticula an (Hecht 1899, Pantel 1898, de Sinéty 1901, Holmgren 1902, Snethlage 1905). — 3. Die Myofibrillen treten mit Epidermalfibrillen in Verbindung, welche sich an die Cuticula ansetzen (Leydig 1885, de Sinéty 1901, Janet 1902, Henneguy 1906, Pérez 1910, P. Schulze 1911).

Nach Snethlage (1904-05) ist der Muskel nicht am Epiderm, sondern unmittelbar am Chitin der Cuticula befestigt (Fig. 331). Peripherisch geht das Myoplasma ohne Grenze in das Plasma der Epithel-

zellen, das Myolemma in die Basalmembran des Epiderms über. „Die unmittelbar unterhalb des Chitins liegenden Muskelzellen (deren Kerne an Gestalt den Muskelkernen gleichen, sich aber wie Hypodermiskerne färben), haben sowohl Muskelfibrillen als Chitin gebildet. Man könnte sie auffassen als Epithelmuskelzellen, da sie die Funktion beider Gewebe ausführen.“ Diese Auffassung Snethlage's ist unzweifelhaft irrtümlich.

Henneguy (1906) suchte die Frage nach der Muskelinsertion durch das Studium der Embryogenese zu entscheiden. Die Epidermschicht ist zunächst natürlich vollkommen kontinuierlich, und die Muskeln endigen an deren Basis. Es treten dann feine Fibrillen in den Epidermzellen auf, welche sich von der Cuticula bis zur Basalmembran erstrecken und die Myofibrillen bis zur Cuticula verlängern. Diese „Tonofibrillen“ sind viel zarter als die Myofibrillen und kaum färbbar und in diesem jugendlichen Zustande leichter von den Myo-

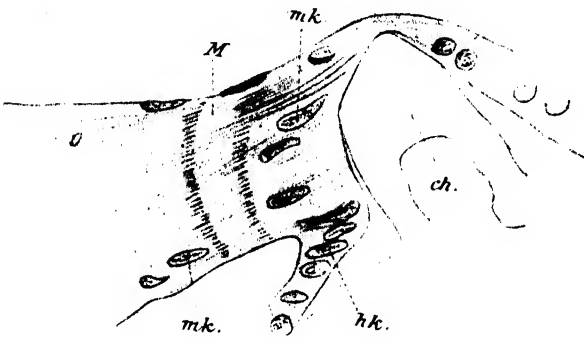


Fig. 331.

Muskelansatz aus dem Kopfe einer Larve von *Tenebrio molitor* L. Vergr. 500:1. (Snethlage 1904.)

M Muskel, mk Muskelkerne (rechts im Bilde nahe dem Chitin[ch]-Muskelkerne nach Snethlage's Auffassung, in Wirklichkeit Epidermkerne). hk Epidermkerne.

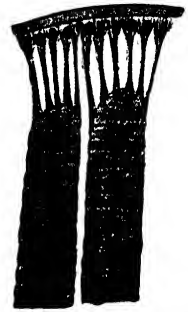


Fig. 332.

Insertion imaginärer Thoraxmuskeln (Musciden). Vergr. 480:1. (Pérez 1910.)

fibrillen zu unterscheiden, denen sie später sehr ähnlich werden, ohne jedoch die Querstreifung zu erhalten. Die Tonofibrillen gruppieren sich peripherisch um die zentrale kernhaltige Plasmamasse der Epidermzelle, die sie erst später vollkommen ausfüllen und so in eine fibrilläre Masse verwandeln können. Indem diese Umgestaltung auf mehrere Epidermzellen übergreift, deren Kerne gewöhnlich verschwinden, wird die dem Muskelansatz entsprechende Epidermpartie von jener Sehne, in deren Bereich das ektodermale Hautepithel unterbrochen erscheint. Differenzieren sich die Tonofibrillen nur an der Peripherie jeder Zelle, so scheinen sie zwischen den Zellen (interzellulär) zu liegen. — Henneguy kommt somit zu der Auffassung, die von vornherein die größte Wahrscheinlichkeit für sich hatte, daß der Ansatz des Muskels an die Cuticula stets durch Vermittlung einer epidermalen Sehne stattfindet. Ich selbst bin durch das Studium der Muskelansätze an den Darm und durch gelegentliche Beobachtungen an verschiedenen Insekten zu derselben Überzeugung gelangt (vgl. die obengenannten Autoren). Die Tonofibrillen, welche entweder eine einheitliche Sehne bilden oder in Gestalt mehrerer Sehnen vom Muskelende ausgehen (Fig. 332), durch-

setzen oft die innere Schicht der Cuticula, um sich an deren oberflächliche härteste Lage anzusetzen (Fig. 333).

Theorie der Muskelkontraktion.

M'Dougall (1897) sieht in den Segmenten der Muskelsäulchen mit Flüssigkeit gefüllte Kammern, welche allseitig von einer Membran begrenzt sind. Seine meiner Überzeugung nach völlig verfehlte Theorie der Kontraktion basiert auf der Annahme osmotischer Vorgänge.

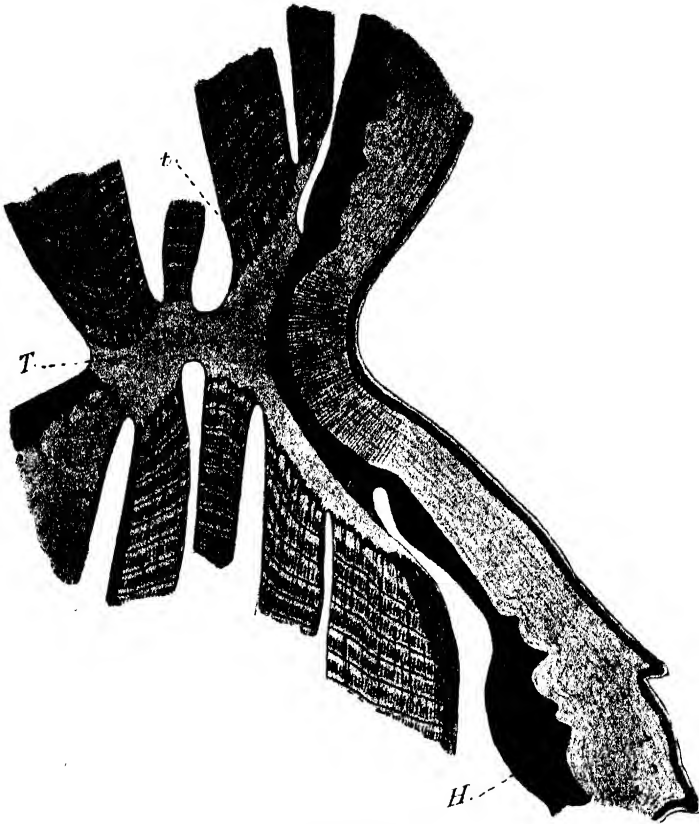


Fig. 333.

Muskelinsertion bei einer Fliegenlarve. Vergr. 480:1. (Pérez 1910.)

H Epiderm. T gemeinsame Sehne. t Tonofibrillen.

Die Kontraktion jedes Muskels und damit seine Wirkung auf seine Ansatzflächen beruht nach der herrschenden Ansicht (die darum noch nicht zutreffend zu sein braucht) auf einer Verkürzung der Myofibrillen, wobei zugleich das Muskelsäulchen dicker wird. Guthertz (1910) konstatierte an den Beinmuskeln von *Hydrophilus* bei der kontrahierten Faser (Fig. 334) einen mehr eckigen Querschnitt. „Ferner erscheint der Querschnitt der kontrahierten Faser bedeutend heller, als der der unkontrahierten, was auf der schwächeren Lichtbrechung der kontraktile Elemente beruht. — Die hellen Räume treten in der

erschlaften Faser viel deutlicher hervor, während sie in der kontrahierten meist schmaler sind." Die Fibrillenfelder sind in der kontrahierten Faser bedeutend größer als in der nicht kontrahierten, in welcher sie von unregelmäßiger, häufig rundlicher Form sind, während sie bei der tätigen Faser polygonale Umrisse annehmen. Eine weitere mikroskopische Analyse der Kontraktion der Muskelsäulchen erscheint nach Guthertz vorläufig nicht möglich.

Die interstitiellen Körnchen (Myochondren) treten nach Guthertz (1910) nur im kontrahierten Querschnitt (*Hydrophilus*) deutlich hervor und liegen meist in den Knotenpunkten des hellen Geäders (Myoplasma), welches an lebenden Muskelfasern seiner Ausdehnung nach viel geringer erscheint, als an fixierten, weil die Fixierung eine Schrumpfung der Muskelsäulchen bewirkt. Eine Zählung der Myofibrillenfelder ergab auf 1 qmm ungefähr 840,000 (ob in der ruhenden oder kontrahierten Faser, ist zweifelhaft). Die interstitiellen Körnchen treten nach Durchgang der Kontraktionswelle wieder in derselben Lagerung und Größe auf. Die von Holmgren vertretene (sehr unwahrscheinliche) Ansicht, daß die Körnchen vor jeder Kontraktion aufgelöst und in das Muskelsäulchen aufgenommen werden, weist Guthertz mit Recht zurück.

Die Theorie der Muskelkontraktion, welche annimmt, daß bei der Kontraktion eine Aufnahme von Sarcoplasmabestandteilen in die Muskelsäulchen stattfindet (Meigs 1908), lehnt Guthertz ab mit dem Hinweise darauf, daß im lebenden Muskel die Menge des Sarcoplasmas so minimal sei, „daß keine irgendwie nachweisbare Quellung der kontraktilen Substanz infolge von Wasseraufnahme aus dem Sarcoplasma anzunehmen ist". Auch Hürthle (1909) schon war nicht in der Lage, auf Grund von Messungen

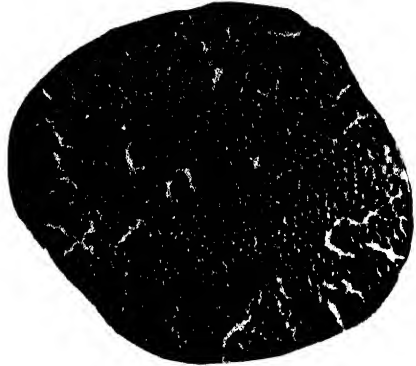


Fig. 334.

Querschnitt einer ruhenden Muskelfaser aus den Muskeln des Hinterbeins von *Hydrophilus piceus* L. Vergr. 500:1. (Guthertz 1910.)



Fig. 335.

Querschnitt einer kontrahierten Faser (Muskeln des Hinterbeins von *Hydrophilus piceus* L.). Außer mehreren dem Sarcolemma anliegenden zwei atypisch zentral gelegene Kerne. Vergr. ca. 415:1. (Guthertz 1910.)

an der überlebenden Faser eine Quellung der anisotropen Substanz auf Kosten der isotropen oder des Sarcoplasmas festzustellen. — Die ganze Quellungstheorie erscheint mir von Grund auf verfehlt.

Münch (1903), dessen Auffassung vom Bau der Muskelfaser oben kurz dargelegt worden ist, kommt natürlich zu einer ganz anderen Theorie der Kontraktion, die er in folgendem Satze zum Ausdruck bringt: „Nicht die Faser zieht sich zusammen, sondern der in ihrer Scheibenspirale kreisende Kraftstrom zieht die Faser zusammen. Die Verkürzung ist kein Problem des primären Stofftransportes, sondern ein Problem der Elektro-Dynamik. Die bei der Kontraktion sichtbaren Formveränderungen sind also nicht Ursache, sondern Wirkung der Kontraktion.“ Dabei weist Münch auf die stromleitende Spirale mit enger Windung und geringer Starrheit hin, welche sich, vom elektrischen Strome durchkreist, verkürzt. Wir müssen es uns leider versagen, die sehr interessanten Darlegungen Münch's hier in extenso wiederzugeben, und uns darauf beschränken, die Lektüre der Originalmitteilung jedem zu empfehlen, der sich für das schwierige Problem der Muskelkontraktion interessiert.

Die Muskelkraft der Insekten.

Über die Muskelkraft der Insekten suchte Plateau (1865) genauere Daten zu gewinnen. Es ist bekannt, daß die Leistung der Insektenmuskeln namentlich im Dauerfluge (Hymenoptera, Odonata, wandernde Lepidopteren usw.) und im Sprunge (Puliciden, springende Orthopteren, Coleopteren und Rhynchoten) sowie beim Graben (*Gryllotalpa*, *Necrophorus*, *Lamellicornia* usw.) eine auffallend hohe ist. Plateau konstatierte, daß bei den Hexapoden die Muskelkraft im umgekehrten Verhältnis zur Körpergröße stehe, also bei kleinen Tieren verhältnismäßig bedeutender ist als bei großen. Ein *Mecostethus grossus* Serv. vermag 1,6 seines Körpergewichtes, *Stenobothrus parallelus* Fisch. sogar 3,3 seines Gewichtes im Sprunge zu tragen. Fliegend vermag *Bombus terrestris* L. 0,63, *Apis mellifica* L. 0,78, *Sphex sabulosus* Fabr. 0,636 ihres Körpergewichtes zu tragen. Ziehend oder schiebend können die Insekten natürlich noch viel größere Lasten bewegen, und ihre Leistung erscheint besonders hoch, wenn zahlreiche Individuen (Ameisen) einen schweren Körper (Kadaver eines Säugetieres oder Vogels usw.) fortbewegen. Wir geben hier nur einige Daten wieder: Der große *Carabus auratus* L. vermag das 17,4 fache seines Körpergewichtes ziehend zu bewegen, die viel kleinere *Nebria brevicollis* Fabr. das 25,3 fache; *Melolontha vulgaris* Fabr. das 14,3-, die kaum halbsogroße *Anomala Frischii* Fabr. das 24,9 fache ihres Körpergewichtes; *Donacia nymphaeae* F. 42,7, *Crioceris merdigera* L. 39,2, *Bombus terrestris* L. 16,1, *Psithyrus rupestris* F. 14,5, *Apis mellifica* L. 20,2 mal ihr Körpergewicht. — *Ontophagus nasicornis* L. schiebt 92,9, *Geotrupes stercorarius* L. 28,4 und *Oryctes nasicornis* L. nur 3,2 mal sein Körpergewicht.

Literaturverzeichnis.

- Amici. Sulla fibra muscolare. Nuovo Cimento. Vol. 9. 1859.
 Aubert. Über die eigentümliche Struktur der Thoraxmuskeln der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1853.
 Basch, S. Skelett und Muskeln des Kopfes von *Termes*. Ebenda. Bd. 15. 1865.

- Bauer, A. Die Muskulatur von *Dytiscus marginalis*. Ebenda. Bd. 95. 1910.
- Bibikoff, P. v. Zur Muskelkraft der Insekten. Natur. Bd. 17. 1868.
- Biedermann, W. Zur Lehre vom Bau der quergestreiften Muskelfaser. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl. 3. Abt. Bd. 74. 1877.
- Brücke, E. Untersuchungen über den Bau der Muskelfaser mit Hilfe des polarisierten Lichtes. Denkschr. der Math. Nat. Kl. d. K. K. Akad. Wiss. Wien. Bd. 15. 1866.
- Bütschli, O., und W. Schewiakoff. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskeln von Arthropoden. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891.
- Cajal, R. y. Observations sur la texture des fibres musculaires des pattes et des ailes des Insectes. Internat. Monatsschr. f. Anat. Phys. Bd. 5. 1888.
- Carlet, G. Sur les muscles de l'abdomen de l'Abeille. C. R. Acad. Sc. T. 98. 1884.
- Sur le mode de locomotion des Chenilles. C. R. Acad. Sc. T. 107. 1888.
- Ciaccio, G. V. Dell'anatomia minuta di quei muscoli che negl'Insetti muovano le ali. Rend. Accad. Sc. Bologna 1882.
- Id. Nuove osservazioni. Ebenda. 4. sér. T. 8. 1887.
- Cohnheim. Über den feineren Bau der quergestreiften Muskelfasern. Virchows Arch. f. Pathol. Anat. Physiol. Bd. 34. 1865.
- Doenitz, W. Beiträge zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Arch. f. Physiol. 1871.
- Dürken, B. Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Zeitschr. f. wiss. Zool. 87. Bd. 1907.
- Enderlein, G. Beitrag zur Kenntnis des Baues der quergestreiften Muskeln bei den Insekten. Arch. Mikr. Anat. 55. Bd. 1900.
- Frédéricq, L. Note sur la contraction des muscles striés de l'Hydrophile. Bull. Acad. Roy. Belgique. 2. sér. T. 41. 1876.
- Grunmach, E. Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern bei den Insekten. Berlin 1872.
- Gutherz, S. Zur Histologie der quergestreiften Muskelfasern, insbesondere über deren Querschnittsbild bei der Kontraktion. Arch. Mikr. Anat. Bd. 75. 1910.
- Hagen, H. A. Kiemenüberreste bei einer Libelle. Glatte Muskelfasern bei Insekten. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
- Henneguy, L. Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes. C. R. Ass. Anat. 8. Réun. 1906.
- Hensen, V. Über ein neues Strukturverhältnis der quergestreiften Muskelfaser. Arb. d. Kieler physiol. Institutes. 1868.
- Heppner, C. L. Über ein eigentümliches optisches Verhalten der quergestreiften Muskelfaser. Arch. Mikr. Anat. Bd. 5. 1869.
- Holmgren, E. Studien über die stofflichen Veränderungen der quergestreiften Muskelfasern. Skand. Arch. Phys. Leipzig. 21. Bd.
- Über die Sarcoplasmakörner quergestreifter Muskelfasern. Anat. Anz. 31. Bd. 1907.
- Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. Arch. Mikr. Anat. 71. Bd. 1908.
- Hürthle, K. Über die Struktur des quergestreiften Muskels im ruhenden und tätigen Zustande und über seinen Aggregatzustand. Biol. Centralbl. 27. Bd. 1907.
- Über die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von *Hydrophilus* im ruhenden und tätigen Zustand. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 126. 1909.
- Janet, Ch. Sur les muscles des Fourmis, des Guêpes et des Abeilles. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 121. 1895.
- Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. 12. Note. Structure des membranes articulaires des tendons et des muscles. Limoges 1895.
- Sur un organe non-décrit du thorax des fourmis ailées. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 143. 1906.
- Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial chez la reine de la Fourmi (*Lasius niger*). Limoges 1907.
- Kölliker, A. Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfasern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
- Krause, W. Die Querlinien der Muskelfasern in phylogenetischer Hinsicht. Zeitschr. f. Biologie. München. Bd. 5. 1869. Ibid. Bd. 6. 1870. Bd. 7. 1871.
- Künckel d'Herculais, J. Sur le développement des fibres musculaires striées chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 75. 1872.
- Lebert. Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés et sur la structure de la fibre musculaire dans les diverses classes d'animaux. Ann. Sc. Nat. Zool. Vol. 11. 1849.

- Limbeck, R. v. Zur Kenntnis des Baues der Insektenmuskeln. . Sitzungsber. Kais. Acad. Wiss. Wien. Bd. 91. 1885.
- Lowne, B. On the Histology of the Muscles of the Fly and their Relation to the Muscles of vertebrates. Journ. Quekett. Mikr. Club. 2. sér. Vol. 3. 1887.
- Lubbock, J. Arrangement of cutaneous Muscles of the Larvae of *Pygaera bucephala*. London 1858.
- Luks, C. Über die Brustmuskulatur der Insekten. Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 16. 1883.
- M'Dougall, W. On the Structure of Cross-striated Muscle and a suggestion as to the Nature of its Contraction. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 31. 1897.
- Margo. Neue Untersuchungen über Entwicklung, Wachstum, Neubildung und feineren Bau der Muskelfasern. Denkschr. K. K. Acad. Wiss. Wien. Bd. 22. 1862.
- Mayer, S. Zur Histologie des quergestreiften Muskels. Biol. Centralbl. 1884.
— Die sogenannten Sarcoplasten. Anat. Anz. 1886.
— Einige Bemerkungen zur Lehre von der Rückbildung quergestreifter Muskelfasern. Zeitschr. d. Heilkunde. Bd. 8. 1887.
- Meigs, E. B. The Structure of the Element of Cross-striated Muscle, and the Changes of Form which it undergoes during Contraction. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8. 1908.
- Merkel, F. Der quergestreifte Muskel. Arch. Micr. Anat. Bd. 9. 1872/73.
- Müller, G. E. Theorie der Muskelkontraktion. 1. T. Leipzig 1891.
- Münch, K. Die sogenannte Querstreifung der Muskelfaser der optische Ausdruck ihrer spiralförmigen anisotropen Durchwindung. Arch. Mikr. Anat. 62. Bd. 1903.
- Plateau, F. Sur la force musculaire des Insectes. Bull. Acad. Roy. Belgique. 2. sér. Vol. 20 u. 22. 1865. 1866.
— Recherches sur la force absolue des muscles des Invertébrés. Bull. Acad. Belg. T. 7. 1884.
- Poletajeff, N. Die Flügelmuskeln der Lepidopteren und Libelluliden. Zool. Anz. 1880.
- Ranvier, L. Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire. Paris 1880.
- Renaut, J. Sur les disques accessoires de la zone des disques minces des fibres musculaires striées. C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
— Seconde note sur les disques N. accessoires des disques minces. Ebenda.
- Retzius, G. Zur Kenntnis der quergestreiften Muskelfaser. Biolog. Untersuchungen. Stockholm 1881.
— Biolog. Untersuchungen. Neue Folge. 1. Muskelfibrille und Sarcoplasma. Stockholm 1898.
- Riley, W. A. Muscle Attachment to the Body Wall in the Nymphs of *Anax*. Science (2). Vol. 27. 1908.
- Rollet, A. Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern. 1. T. Denkschr. Acad. Wiss. Wien. Bd. 49. 1885. — 2. T. Ebenda. Bd. 51. 1886.
— Beiträge zur Physiologie der Muskeln. Ebenda. Bd. 53. 1887.
— Untersuchungen über Kontraktion und Doppelbrechung der quergestreiften Muskelfasern. Ebenda. 1891.
— Über die Streifen N. (Nebenscheiben), das Sarcoplasma und Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Arch. Mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
- Sánchez, D. L'appareil réticulaire de Cajal-Fusari des muscles striés. Trav. Lab. Rech. Biol. Madrid. T. 5. 1907.
- Schaefer, E. A. On the minute structure of the Muscle Columns or Sarcostyles which forms the Wing-Muscles of Insects. Proceed. Royal Soc. London. Vol. 49. Part 4. 1891.
- Snethlage, E. Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden. Zool. Jahrb. Abt. Morph. 21. Bd. 1905.
- Thulin, J. Morphologische Studien über die Frage nach der Ernährung der Muskelfasern. Skand. Arch. Phys. Leipzig. 22. Bd.
— Studien über den Zusammenhang granulärer interstitieller Zellen mit den Muskelfasern. Anat. Anz. 33. Bd. 1908.
- Veratti, E. Ricerche sulla fine Struttura della fibra muscolare striata. Mem. del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere. Vol. 19. Fasc. 6. 1902.
- Verhoeff, K. Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biol.-physiol. Beiträgen. Nova Acta Leop. Carol. 84. Bd. 1905.
- Verson, A. Zur Insertionsweise der Muskeln. Sitzungsber. K. K. Acad. Wiss. Wien. Math. Nat. Cl. Vol. 57. 1. Abt. 1868.

- Voß, F. Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. 2. T. Die Muskulatur. Zeitschr. f. wiss. Zool. 78. Bd. 1905.
- Vosseler, J. Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden. Tübingen 1891.
- Wagener, G. R. Über die Querstreifen der Muskeln. Sitzungsber. Ges. z. Beförd. der ges. Naturw. Marburg. No. 2. 1872.
- Wagner, A. Über die Muskelfaser der Evertebraten. Arch. Anat. Physiol. 1863.
- Woodworth, C. W. The leg tendons of Insects. Amer. Natural. Vol. 42. 1908.

8. Kapitel.

Geschlechtsorgane.

Von Prof. Dr. P. Deegener, Berlin.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Allgemeines	466
Bestandteile der Genitalorgane. — Männliche Geschlechtsorgane; weibliche Geschlechtsorgane: allgemeiner Bau. Verschiedene Formen der Ovarien. Gonodukte. Anhangsorgane. Morphogenetisches. Oviparität; Viviparität, deren Einfluß auf die Gestaltung der Leitungswege. Paedoparthenogenesis. Hermaphroditismus. Verkümmerte ♀♀	
B. Der histiologische Bau der Gonaden	472
I. Hoden	472
II. Ovarien	475
C. Spezieller Teil	479
1. Collembola	479
2. Thysanura	481
3. Dermaptera	481
4. Hemimeroidea	482
5. Orthoptera	483
6. Thysanoptera (Physopoda)	486
7. Termiten	486
8. Mallophagen	486
9. Pediculiden	488
10. Ephemeriden	488
11. Plecoptera	489
12. Odonata	491
13. Neuroptera	491
14. Panorpata	492
15. Trichoptera	493
16. Lepidoptera	495
17. Diptera	500
18. Siphonaptera	506
19. Coleoptera	506
20. Strepsiptera	511
21. Hymenoptera	512
22. Rhynchota	515

A. Allgemeines.

Die Geschlechtsorgane der Insekten lassen zunächst zwei verschiedene Bestandteile unterscheiden: Die keimbereitenden Drüsen (Gonaden), in welchen im weiblichen Geschlechte (Ovarium) die Eier,

im männlichen (Hoden, Testes, Testiculi) die Spermatozoen (Samenzellen) produziert werden, — und zweitens die Ausführungsgänge (Gonodukte). Diese sind wie die Gonaden ursprünglich paarig, stehen stets in direkter Verbindung mit den Keimdrüsen und heißen im weiblichen Geschlechte Eileiter oder Ovidukte, im männlichen Samenleiter oder Vasa deferentia (Spermodukte). In beiden Geschlechtern können sich ihre hintereinander gelegenen Abschnitte zur Arbeitsteilung verschieden differenzieren und besondere Anhangsorgane als Ausstülpungen ihrer Wand zur Ausbildung bringen.

Die paarigen und nur selten (Lepidoptera, Plecoptera, Scolytidae) miteinander sekundär verschmolzenen Hoden bestehen aus einer verschiedenen Anzahl von Hodenschläuchen oder Follikeln; aus diesen treten die Vasa efferentia als zarte Röhren aus, um das Sperma zunächst in das einer Follikelgruppe (einem Einzelhoden) zugehörige Vas deferens überzuleiten. An den Vasa deferentia unterscheidet man gewöhnlich rein morphologisch einen distalen paarigen und einen proximalen unpaaren Abschnitt; letzterer pflegt (eigentlich nur dann mit Recht, wenn seine Wandung muskulös ist) als Ductus ejaculatorius oder auch als unpaares Vas deferens bezeichnet zu werden; er fehlt in manchen Fällen bei primitiven Insekten (*Protapteron*, Eosentomiden, Acerentomiden, *Labidura*, Ephemeriden), und dann münden die beiden primären Vasa deferentia gesondert aus; es sind also zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden, deren der Mehrzahl der Insekten nur eine zukommt. — Die paarigen Vasa deferentia können ihrerseits wieder in leitende aufbewahrende (Vesiculae seminales als erweiterte Partien) und drüsige Abschnitte zerfallen oder mit Anhangsdrüsen ausgestattet sein. Auch der Ductus ejaculatorius, der in größerer oder geringerer Ausdehnung muskulöse Wände zu haben pflegt, kann Anhangsdrüsen besitzen und mündet gewöhnlich in einen mehr oder minder kompliziert gebauten Kopulationsanhang, den Penis, ein (im einzelnen vgl. den speziellen Teil!).

Im weiblichen Geschlechte bilden primär und in der Regel die Ovarien paarige Gruppen von Eiröhren oder richtiger Eisträngen (Ovariolen), welche den Hodenfollikeln entsprechen und in sehr verschiedener Anzahl auftreten können. An der einzelnen Eiröhre unterscheidet man den distalen, vom blinden Ende ausgehenden Endfaden (*Filum terminale*), die Endkammer und die Eifächer (näheres siehe Histologie). Die Gruppierung der Ovariolen an den Ovidukten ist recht verschieden. Groß (1903) unterscheidet mit Stein (1847) folgende Bautypen des Insektenovariums:

1. Die büschelförmigen Eierstöcke (*Ovaria fasciculata*) bestehen aus unbestimmt vielen Eiröhren, die dem gerade abgestutzten oder flach bogenförmig zugerundeten Ende eines trichter- oder glockenförmigen Eierkelches aufsitzen (*Lepisma*, Hemiptera, Siphonaptera, *Chrysopa*, Diptera brachycera, Lepidoptera, Coccinellidae, Hymenoptera).

2. Die ästigen Eierstöcke (*Ovaria ramosa*). Auch bei ihnen liegen die Eiröhren in gleicher Höhe zu einem Bündel vereinigt, aber der Eierkelch ist nicht ein einfacher becherförmiger, sondern ein mehrfach gabelästiger, und die Eiröhren sitzen um die Enden der einzelnen Gabeläste.

3. Die traubenförmigen Eierstöcke (*Ovaria racemosa*) bestehen aus einem langen schlauchartigen oder kurz sackförmigen Eierkelch, der auf seiner Oberfläche mit gewöhnlich zahlreichen Eiröhren

besetzt ist (Ephemeriden, Diptera nematocera, Lampyriden, Canthariden, Telephoriden).

4. Die kammförmigen Eierstöcke (*Ovaria pectinata*) bestehen aus einem langgestreckten Eierkelch, dessen äußerer Seite die Eiröhren in einfacher oder doppelter Reihe aufsitzen (*Odonata*, *Panorpata*).

5. Der unpaare, doppelt kammförmige Eierstock (*Ovarium impar duplicato-pectinatum*) besteht aus einem einzigen sackförmigen Eierkelch, der auf beiden Seiten mit kammförmig gestellten Eiröhren besetzt ist. Er kommt nur bei einigen Brachelythren und *Trichopteryx* vor.

6. Der hufeisenförmige Eierstock (*Ovarium arcuatum*). Die beiden Eierkelche sind vorn verwachsen und bilden ein mit zahlreichen Eiröhren besetztes Hufeisen, dessen Bogen über dem Darm liegt, während seine Schenkel sich in die beiden Ovidukte fortsetzen (*Plecoptera*, *Sialis*).

Die paarigen Ovidukte vereinigen sich in der Regel zu einem mehr oder minder langgestreckten, unpaaren Ovidukt, dessen distaler Abschnitt gewöhnlich als Uterus, der proximale, mit der Genitalöffnung (Vulva) ausmündende, als Vagina bezeichnet wird, wenn er bei der Kopulation den Penis aufnimmt. — Wo sich die Ovidukte nicht miteinander vereinigen, ist die Genitalöffnung paarig (Ephemeriden, *Protapteron*, *Leucotermes*). In gewissen Fällen kann der ganze Genitalapparat sekundär unpaar werden (*Chermes*).

Als Anhangsorgane der weiblichen Gonodukte können entwickelt sein:

1. Eine Bursa copulatrix (Begattungstasche), welche den meisten Rhynchoten, den Dipteren und den Hymenopteren z. T. als besonderer Anhang fehlt und bei den Lepidopteren in der Regel gesondert ausmündet.

2. Organe zur Aufnahme und Aufbewahrung des bei der Kopulation empfangenen Spermas, welche in der Ein- oder Mehrzahl (*Orthoptera* pr. p., Cicaden, Dipteren, einige Coleopteren [*Agriotes*, *Pyrophorus*]) vorhanden sind: Receptacula seminis (Samentasche, Samenblase, Samenbehälter).

3. Anhangsdrüsen verschiedener Natur (*Glandulae accessoriae*). Als solche sind bei den oviparen Insekten vielfach die sogenannten *Glandulae sebacea* (= Schmier- oder Talgdrüsen) entwickelt, für welche wohl besser die Bezeichnung *Glandulae ferruminiferae* (= Kittdrüsen) anzuwenden wäre, da es sich in ihrem Sekret nicht um Talg, sondern um eine Kittsubstanz handelt, durch deren Vermittlung die Eier angeklebt werden, oder welche eine Ootheca (Eierkapsel) zur Aufnahme der Eier formt (z. B. *Periplaneta* u. a.).

Wie die Keimdrüsen selbst phylogenetisch als Reste des Coeloms (Gonocoel) angesehen werden können, dürfen wir mit Wahrscheinlichkeit auch die Gonodukte als umgewandelte Nephroducte auffassen, welche die Gonadenhöhle ebenso mit der Außenwelt in Verbindung setzen wie die Nephridien die sekundäre Leibeshöhle da, wo diese (außer in dem Gonocoel) erhalten geblieben ist (Anneliden, Mollusken). Und wie die Gonocoelien von ihrer ersten Entstehung an paarig sind und es zumeist auch bleiben, sind wenigstens die primären Gonodukte ebenfalls ursprünglich paarig, während ihre sekundär entstandenen ektodermalen Abschnitte, die sich erst nachträglich mit den primären Genitaliausführ-

wegen verbinden, wenigstens in ihren proximalen (der Genitalöffnung näher gelegenen) Teilen unpaar sind und bei niederen Insekten (*Lepisma*) nach Heymons schon von Anfang an median und unpaar angelegt werden, ein Verhalten, das auch bei höher spezialisierten Insekten (Pterygogenea) beobachtet wurde. Trotzdem erscheint jedoch die Auffassung nicht unmöglich, daß auch die sekundären Gonodukte ursprünglich paarig waren, selbst wenn embryonal eine paarige Anlage nicht mehr konstatiert werden kann. Nach Nusbaum (1882) entstehen bei *Lipeurus* alle später unpaaren Teile (Uterus, Penis, Receptaculum seminis, unpaare Drüsen usw.) aus paarigen Anlagen.

Bei den Insekten scheint im allgemeinen das Verhältnis der ektodermalen (sekundären) Gonodukte zu den mesodermalen (primären) derart zu sein, daß die primären Gonodukte um so mehr zurückgehen, je mächtiger sich die sekundären entfalten, und daß mit der höheren (weniger primitiven) Organisationsstufe die sekundären Gonodukte immer mehr an Bedeutung gewinnen, ja die primären ganz verdrängen können, während ursprünglich, wie z. B. bei den Ephemeriden, nur primäre Ausführungswege existierten und in ihrer ganzen Ausdehnung paarig blieben (vgl. Ephemeriden und Dermapteren in der speziellen Darstellung). So fand Brüel (1897), daß die gesamten Gonodukte bei *Calliphora* (Diptera) ektodermaler Herkunft seien, und es scheint, als träfe dasselbe auch für andere Dipteren, für Hemipteren und Hymenopteren zu. Daß unter diesen Umständen vorläufig noch bei fehlender Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Genitaltrakts aller zu vergleichender Insekten nur eine rein morphologische Analogisierung, aber keine Homologisierung der einander topographisch entsprechenden Abschnitte der Gonodukte vorgenommen werden kann, die auch in der Terminologie zum Ausdruck kommt, leuchtet ein (vgl. Coleoptera im speziellen Teil!).

Während die Mehrzahl der Insekten ovipar ist, d. h. Eier ablegt, aus welchen früher oder später die Larven oder Jugendformen hervorgehen, gibt es eine Reihe von Arten aus verschiedenen Ordnungen, bei welchen die Embryonalentwicklung im mütterlichen Körper mehr oder minder weit vorschreitet und das junge Tier sofort nach der Geburt aus eigenen Mitteln lebt. Diese Viviparität, welche bei Orthopteren, Ephemeriden, Hemimeroideen, Coleopteren, Dipteren, Lepidopteren, Strepsipteren, und Rhynchoten, also in weiter Verbreitung nachgewiesen ist, bleibt nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung des mütterlichen Genitaltrakts, dessen Leitungswege und Anhangsorgane eine mehr oder minder tiefgreifende Veränderung erfahren können. Die Brut entwickelt sich entweder in den Ovarialröhren oder im Gonodukt (Uterus), bei den pädogenetischen Cecidomyidenlarven jedoch in der Leibeshöhle der Mutter, aus der sie unter Platzen der mütterlichen Haut entleert werden. Auch bei den Strepsipteren findet die Entwicklung in der Leibeshöhle, die Entleerung (Geburt) aber durch Vermittlung eines Brutkanales statt (vgl. den speziellen Teil). — Wo Viviparität mit Parthenogenese vorkommt wie bei den Aphiden, fehlt den agamen Weibchen das Receptaculum seminis, welches den befruchtungsfähigen Weibchen eigen ist. Bei *Blabera* (Blattidae) wird der unpaare Gonodukt zu einem mächtigen Brutsack erweitert, bei *Hemimerus* kommt es zur Ausbildung einer Placenta. Der *Chrysomela hyperici* Forst. fehlt (nach Holmgren im Zusammenhange mit der Viviparität) das Receptaculum seminis, bei den viviparen Musciden erfährt der unpaare Oviduct eine

mehr oder minder beträchtliche Vergrößerung; am Uterus von *Melophagus* treten die sogenannten Milchdrüsen auf, deren Sekret zur Ernährung der Brut dient. — Die hier nur kurz erwähnten Modifikationen werden bei den einzelnen Ordnungen eingehender besprochen.

Bei den Insekten gilt es als Regel, daß erst die erwachsenen Tiere (Imagines) geschlechtsreif werden. Es gibt aber Ausnahmefälle, in welchen die Entwicklung der Geschlechtsorgane beschleunigt wird, und im extremsten Falle kann dann selbst bei der Larve holometaboler Insekten schon die Fortpflanzungsfähigkeit erworben werden. Alle diese Fälle der Frühreife oder Paedogenesis sind auffallender Weise auf parthenogenetischer Basis entstanden, d. h. die Frühreife betrifft nur die nicht befruchtungsbedürftigen Weibchen, und bei der obligatorischen Parthenogenese kommt die männliche Generation ganz zum Fortfall. Die Paedogenesis der Cecidomyiden (von Wagner 1861 entdeckt) besteht darin, daß mehrere Generationen von Larven aufeinander folgen, welche stets partheno-pädogenetisch wieder nur Larven produzieren, bis eine zweigeschlechtliche Generation mit männlichen und weiblichen Imagines auftritt, die wieder die Eltern mehrerer pädogenetischer Larvengenerationen werden (hinsichtlich des Baues der Genitalorgane vgl. Diptera).

Die überwiegende Mehrzahl der Insekten ist getrennten Geschlechtes. Hermaphroditen kommen nur ausnahmsweise als Abnormitäten und ziemlich selten vor (vgl. O. Schultz 1897); doch gibt es auch normale Zwitter (*Termitoxenia*). — Das gelegentliche Auftreten von Zwittern erklärt sich z. T. aus der von Heymons (1899) dargelegten Tatsache, daß die Anlage der Gonaden hermaphroditisch ist; phylogenetisch würde dann die Trennung der Geschlechter auf der Unterdrückung der männlichen oder weiblichen Organe und auf entsprechender ausschließlicher Entwicklung der Gonaden nur eines Geschlechtes beruhen. Die Hermaphroditen würden dann atavistische Formen repräsentieren, deren Auftreten durch die ontogenetische Tatsache der zwittrigen Genitalanlage begünstigt wird.

Der Grad des Hermaphroditismus kann ein sehr verschiedener sein, indem bald männliche, bald weibliche Geschlechtsorgane in höherem oder geringerem Grade überwiegen. Sehr interessant ist die Tatsache, daß es bei den Insekten somatische Zwitter gibt, welche mit Rücksicht auf ihre Gonaden eingeschlechtlich sind, dagegen in ihrem Körperbau männliche und weibliche Geschlechtscharaktere gemischt aufweisen.

Hermaphroditen sind in größerer Anzahl von Lepidopteren beschrieben worden (zusammengestellt von Wenke 1906). Fig. 336 gibt den zwittrigen Genitalapparat eines Hermaphroditen von *Saturnia spini* Schiff. wieder. — Paoli (1906) berichtet von Gynandromorphismus bei Forficuliden¹⁾; bei den Sexuales von *Chermes* wurde er von Cholodowsky (1902) nachgewiesen; auffallenderweise besitzen diese Hermaphroditen statt der sonst nur in der Einzahl vorhandenen Ovarialröhren deren zwei, während Hoden und Vas. def. einseitig entwickelt sind (Fig. 337). — Bei den Ameisen sind die Zwitterbildungen deshalb von besonderem Interesse und von sehr weitgehender Mannigfaltigkeit, weil Hermaphroditen nicht nur zwischen männlichen und weiblichen Tieren, sondern auch zwischen Arbeitern und Männchen auftreten. In der Regel scheinen hier gemischte Hermaphroditen vorzukommen.

¹⁾ Die Abhandlung war mir nicht zugänglich.

Man hat folgende vier Formen des Hermaphroditismus bei den Insekten unterschieden:

1. Hermaphroditen, welche rechts weiblich, links männlich sind oder umgekehrt (laterale Hermaphrod.).
2. Hermaphrod., die dorsal weiblich, ventral männlich sind oder umgekehrt (transversale Hermaphrod.).
3. Hermaphrod., die vorn männlich, hinten weiblich sind oder umgekehrt (frontale Hermaphrod.).
4. Hermaphrod. mit unregelmäßiger Verteilung der Geschlechtsanteile (gemischte Hermaphrod.).

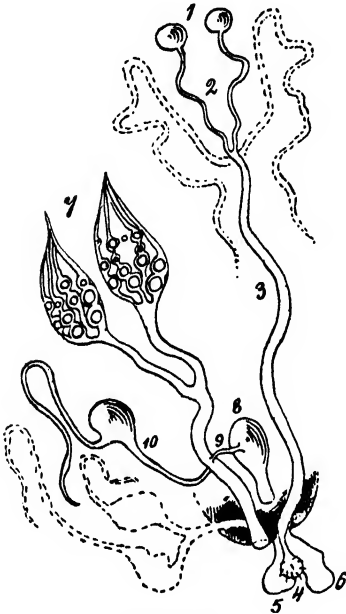


Fig. 336.

Hermaphroditische Geschlechtsorgane von *Saturnia spini* Schiff. (Nach Standfuß 1898 aus Wenke 1906.) Das Vorhandensein der punktiert wiedergegebenen Organe ist unsicher.

1 Hoden. 2 Vasa deferentia, verkürzt. 3 Ductus ejaculatorius, verkürzt. 4 Penis, gut entwickelt. 5 kleine linke Valva. 6 rechte Valva, gut entwickelt. 7 Ovarien, verkümmert, mit einigen gut entwickelten und einigen verkümmerten Eiern. 8 Bursa copulatrix, verschlossen. 9 Ductus seminalis. 10 Receptaculum seminis.

Während der Hermaphroditismus in der Regel anormalerweise auftritt, wurde durch die Untersuchungen von Wasmann (1901) festgestellt, daß bei der Gattung *Termitoxenia* (Diptera) ein normaler Hermaphroditismus herrscht, daß Hoden und Ovarien in demselben Tier entwickelt und funktionstüchtig sind. „Ein gut entwickelter unpaariger Hoden

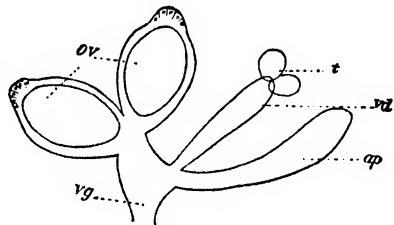


Fig. 337.

Zwitterige Genitalorgane von *Chermes strobilobius* Kalt. Halbschematisch; stark vergr. (Cholodkovsky 1902.)

OV Eiröhren. vg Vagina. t Hoden. vd Vas deferens. ap männliche Anhangsdrüse.

ist bei allen Individuen vorhanden; die in ihm erfolgende Spermatozoenbildung scheint mit fortschreitender Entwicklung des Ovars keine Unterbrechung oder Rückbildung zu erfahren. Das paarige Ovarium weist beiderseits nur je eine Eiröhre auf" (Aßmuth 1910).

Bei den sozialen Insekten (Termiten, Ameisen, Wespen, Bienen) unterscheidet man außer den beiden Geschlechtern noch die sogenannten Arbeiter, weibliche Individuen, deren Geschlechtsorgane, mit denen der normal entwickelten Weibchen (Königinnen) verglichen, verkümmert erscheinen, wenn auch diese Verkümmerng nicht so weit zu gehen braucht, daß eine Erzeugung von Nachkommen völlig ausgeschlossen wäre (vgl. Hymenoptera).

B. Der histiologische Bau der Gonaden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Unterschiede im geweblichen Aufbau der männlichen und weiblichen Keimdrüsen erst in vorgeschrittenen Entwicklungsstadien in Erscheinung treten, während die Urkeimzellen in Ovarien und Hoden anfangs keine Verschiedenheit erkennen lassen. Auch die Anlage des Hodens und Ovariums erfolgt nach den Angaben der Autoren in sehr übereinstimmender Weise (*Lepisma*, Orthoptera, Odonata, Lepidoptera usw.).

Wir geben im Folgenden eine Übersicht des geweblichen Aufbaus der Keimdrüsen, ohne der Darstellung der Oo- und Spermatogenese vorzugreifen.

I. Hoden.

Die Wand jedes Hodenfollikels besteht bei den Lepidopteren aus einer sehr feinen, strukturlosen, durchsichtigen Tunica propria, welche kleine Kerne enthalten kann und hier und da in das Hodeninnere zellige Auswüchse entsendet (vgl. Diptera). Der Hohlraum des Follikels enthält eine wasserklare seröse Flüssigkeit, in welcher die Genitalzellen suspendiert sind. Die in die Hoden eintretenden Tracheen durchbohren nie die Tunica propria und treten somit nicht in das Follikellumen ein (gegen Tichomiroff), finden sich aber reichlich in den Hüllen, welche die einzelnen Follikel und den gesamten Hoden umgeben. Diese Hüllen sind bei den Gattungen und Arten nicht übereinstimmend entwickelt. Bei *Vanessa urticae* L. kann man von außen nach innen folgende Schichten unterscheiden: 1. „Eine gemeinschaftliche aus Tracheen bestehende Hülle (tracheale Hülle), wo die Tracheen zum Teil zu einer chitinösen Membran zusammenwachsen, bei den Arctiiden aber ein Geflecht bilden, deren flach gedrückte Stämme noch Luft führen können und deren Matrixzellen nur stellenweise zu einer durchsichtigen Membran verschmelzen. — 2. Eine gemeinschaftliche, aus dem Fettkörper bestehende Hülle, die z. B. bei *Lycaena* und *Limenitis populi* L. fehlt. — 3. Eine für jeden Follikel separate chitinige sehr tracheenreiche Hülle.“ Auf Schnitten erscheint diese Hülle bei manchen Lepidopteren geschichtet. Sie geht aus der Konkrescenz der Matrixzellenschicht der Tracheen mit nachfolgender Chitinisierung hervor. Das in dieser „chitinösen Hülle“ abgelagerte Pigment hat stets dieselbe Farbe wie das epidermale Pigment der Haut. — 4. Die Membrana propria der Follikel. — Die Hodenhüllen (exkl. Tunica propria) sind ein Produkt der Tracheenmatrixzellen und können als „Scrotum“ bezeichnet werden. Übrigens ist aber auch Bindegewebe am Aufbau der Hodenhüllen beteiligt (Cholodkowsky 1884, 1905).

Cholodkowsky (1905) konstatierte bei einer größeren Anzahl von Dipteren, daß der Hoden nur aus einem einzigen Follikel besteht, der bald lang und röhrenförmig (*Asilus*, *Laphria*, *Myopa*), bald in viel kürzerer und gedrungenerer Gestalt erscheint (*Musca*, *Calliphora*, *Leptis*, *Dolichopus*, *Empis*, *Volucella*, *Thereva*, *Tipula*, *Culex* u. a.). Die Wand des Hodens hat nicht überall den gleichen Bau. „Sehr konstant ist eine dicke, feste, meist pigmentierte Hodenkapsel, welche bei gewissen Arten durch eine viel dünnere und mehr lockere Haut ersetzt wird (*Tipula*), selten aber ganz zu fehlen scheint (*Culex*). Fast ebenso konstant ist die wandständige Epithelschicht, die mit dem Epi-

thel des Vas. def. zusammenhängt, selten aber in der ganzen Peripherie des Hodens gleichmäßig entwickelt ist (*Tipula*, *Culex*, *Volucella*), indem das Epithel nach vorn meist immer niedriger wird, um in vielen Fällen im blinden Vorderende des Hodens ganz zu verschwinden (*Calliphora*, *Laphria*, *Asilus*, *Sarcophaga*, *Empis* u. a.). In den meisten Fällen sendet dies Epithel zellige Fortsätze in die Innenhöhle des Hodens, in welcher dieselben ein System von unvollständigen verästelten Scheidewänden bilden, die bei verschiedenen Dipteren in sehr verschiedenem Grade (sehr stark z. B. bei *Thereva*, auffallend dick bei *Leptis*) entwickelt sind. Außer diesen zwei Schichten (Hodenkapsel und Epithel) kann die Wand des Hodenfollikels noch durch Fettkörperzellen und durch eine äußere (bei *Laphria* beide Hodenröhren gemeinsam umfassende) Pigmenthülle verstärkt werden."

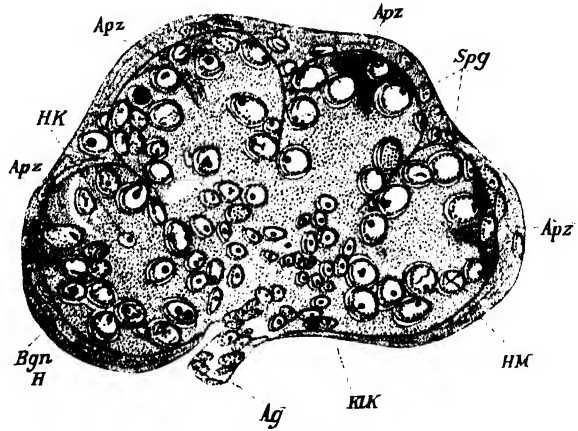


Fig. 338.

Sagittalschnitt durch den Hoden eines Embryos, wenige Tage vor dem Ausschlüpfen (*Bombyx mori* L.). Vergr. 500:1. (Grünberg 1903.)

Apz Apikalzelle. HK Hodenkörperchen. Bgn H bindegewebige Hülle. Ag Ausführungsgang. KIK körnigere Kerne in dem Raum zwischen den Genitalschläuchen und dem Ausführungsgang. HM Hüllmembran. Spg Spermatogonien.

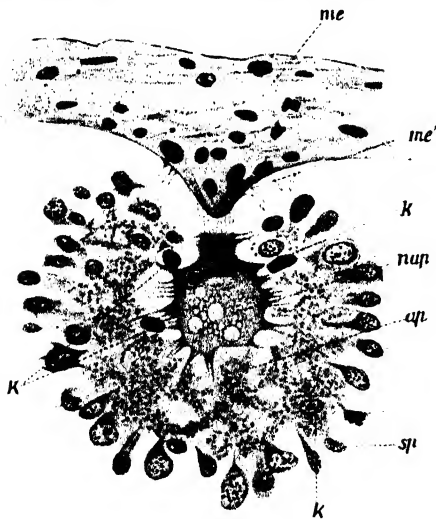


Fig. 339.

Apikalzelle aus dem Hoden einer Raupe von *Bombyx mori* L.; vergr. (Cholodkowsky 1905.)

me Verbindungsstelle der Apikalzelle mit der Hülle des Hodenfollikels. nap zentraler Kern der Apikalzelle. k die von der Apikalzelle aufgenommenen Kerne der Nachbarzellen. me Hodenkapsel (Membrana externa). ap Apikalzelle. sp Spermatogonien.

Im Inneren der Hodenschläuche sind schon bei dem Embryo die Spermatogonien und in jedem Follikel eine Apikalzelle (*Bombyx mori* L.) entwickelt (Fig. 338, 339). Alle zelligen Elemente liegen in einer gleichmäßigen feinkörnigen Plasmamasse eingebettet, welche dem Cytoplasma der Keimzellen entspricht. Zwischen ihnen findet man die sogenannten Hodenkörperchen (La Valette St. George), intensiv färbare Körnchen von verschiedener Größe in deutlichem, hellem Hofe. Sie liegen vereinzelt und zerstreut im Hoden, kommen aber auch im Ovarium vor (Grünberg 1903).

Die Apikalzelle liegt am vorderen verbreiterten Ende jedes Hodenfollikels als selbständige Zelle. Sie ist eine umgewandelte Urkeimzelle, welche auch im Ovarium der Lepidopteren angelegt wird. Im Hoden hat sie die Bedeutung einer Hilfszelle, welche die Ernährung der Keimzellen übernimmt und dieser Aufgabe entsprechend zu bedeutender Größe heranwächst. „Ihre Tätigkeit als solche kann eine doppelte sein: durch Aufnahme von Material und Verarbeitung desselben übt sie eine assimilierende Tätigkeit aus; außerdem kann sie durch selbständige Produktion von Nährsubstanz die Bedeutung einer sezernierenden Nährzelle gewinnen.“ An dieser Tätigkeit ist der Kern unmittelbar beteiligt. Später (Ende der Larvenperiode oder während der Puppenperiode) fällt die Nähr- oder Apikalzelle der Degeneration anheim, und mit ihr geht ein Rest von Keimzellen zugrunde (Grünberg 1903).

Über das Verhalten der Apikalzelle im Ovarium macht Grünberg folgende Angaben: „Im Ovarium bleibt die Apikalzelle im wesentlichen funktionslos; sie erfährt keine merkwürdige Weiterentwicklung, tritt auch nicht in Beziehung zu den Keimzellen. Am Ende der Larvenperiode beginnt die Apikalzelle im Ovarium ebenfalls zu degenerieren. Auch hier geht eine Anzahl von Keimzellen mit ihr zugrunde.“

Die Apikalzelle (oder Versonsche Zelle) ist bei den Asiliden (*Asilus*, *Laphria*) am stattlichsten, etwas weniger bei *Thereva* entwickelt, während sie bei den Musciden stark reduziert erscheint. Im Gegensatz zu den Lepidopteren, bei welchen diese Zelle nur dem Larven- und Puppenstadium eigen ist, bleibt sie bei *Laphria* und *Asilus* auch während des Imagozustandes in Funktion. Cholodkowsky (1905) macht darauf aufmerksam, daß diese Zellen nicht von Verson, sondern von Spichardt (1886) zuerst gefunden und als „Keimstelle“ bezeichnet worden sind. Wir nennen diese Spichardtschen Zellen mit Grünberg (1903) Apikalzellen. Cholodkowsky hält sie für genetisch den Ursamenzellen gleichwertig; sie liefern aber keine Spermatiden, sondern haben phagocytäre und nutritive Bedeutung.

Cholodkowsky (1905) fand ferner im Dipterenhoden dotterähnliche Kugeln enthaltende oder stark vakuolisierte Zellen, die er als Nährzellen anspricht und vom Epithel des Hodens ableitet. Auch frei zwischen den Spermatozoen gelegene, dotterähnliche Kugeln, welche sicher vom Hodenepithel stammen, konnte er nachweisen (*Tipula*).

Etwas abweichende Verhältnisse im geweblichen Aufbau des Hodens konnte Demokidoff (1902) bei *Tenebrio molitor* L. feststellen. Die sehr kleinen Hoden der Larve liegen frei in Fettkörperlappen des 9. und 10. Segmentes und bestehen aus je sechs Follikeln, deren jeden eine kernlose Membrana propria umgibt, während der Innenraum von einander gleichgestalteten Ursamenzellen lückenlos ausgefüllt ist. Nur am blinden Ende jedes Follikels befindet sich ein der Membran anliegender, linsenförmiger Körper, der gleichsam eine Verdickung derselben darstellt und sich nach außen deutlich sichtbar vorwölbt. Dieser Körper (Demokidoff's „Linse“) ist von mehr oder minder deutlich faseriger Struktur und enthält 3—5 unregelmäßig angeordnete Kerne. Mit der Apikalzelle der Lepidopteren, Dipteren und Coleopteren, die hier vollständig fehlt, hat diese „Linse“ nur insofern Ähnlichkeit, als sie bei älteren Larven in der späteren Reifungszone der Spermatogonien liegt und sich daher der ganze Inhalt des Follikels um sie zu konzentrieren scheint (Fig. 340). Später geht dann von der „Linse“ aus durch die Samenzellen ein (scheinbar bindegewebiger) faseriger Strang hindurch,

der sich im zentralen Teile des Follikels verliert und in welchen kurz vor der Verpuppung Tracheen hineinwachsen. Eine Beziehung der „Linse“ zur Spermatogenese scheint nicht zu bestehen und sie dürfte mit dem Strange nur als Stützorgan dienen, eine Funktion, die von Toyama auch der Apikalzelle zugeschrieben wird. — Bei den Hoden anderer Käfer vermochte Demokidoff das Eindringen von Tracheen nicht festzustellen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Hoden der Insekten vielfach auffallend und von ihrer Umgebung abweichend gefärbt sind. Bei den Lepidopteren ist das den Hodenhüllen angehörige Pigment gewöhnlich körnig und tritt in fast allen Farben auf (exklus. Braun und Grün). Das grünliche (*Gastropacha quercus* L.) oder bräunliche (*Sphinx elpenor* L.) Pigment scheint nicht körnig, sondern diffus zu sein. — Die Färbung der Hoden ist übrigens nicht immer konstant, sondern kann mit dem Entwicklungszustande wechseln. Dies konstatierte Paulmier bei *Anasa tristis* (Aut. ?; Hemiptera), de Sinéty bei Phasmiden; hier ist bei *Leptynia attenuata* Pant. der Hoden des jungen Tieres weiß, wird dann mehr und mehr gelb und erscheint schließlich safrangelb.

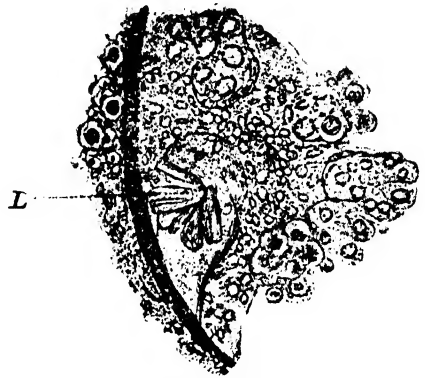


Fig. 340.

Schnitt durch einen Teil des Hodens von *Tenebrio molitor* L. Vergr. (Demokidoff 1902.)

L sogen. Linse.

II. Ovarien.

Der histiologischen Darstellung der weiblichen Keimdrüsen legen wir hier die gut bekannten Verhältnisse zugrunde, die uns bei den Hemipteren entgegentreten; andere Insekten werden zum Vergleich herangezogen.

Die Ovarialröhre ist wie der Endfaden von einer Peritonealepithelhülle umgeben, welche bei Larven und Jugendformen mehrschichtig ist und aus rundlichen Zellen besteht, später aber infolge der Streckung der Eiröhre einschichtig wird und sich aus abgeplatteten Zellen aufbaut, weil nur noch eine geringe Vermehrung der peritonealen Zellen stattfindet. Diese „peritoneale Hülle“ der Autoren, welche außer den Hemipteren den meisten Insekten zukommt, fehlt in einigen Fällen ganz (Mallophagen, Pediculiden, *Perla*, *Nemura*, *Baëtis*, *Coccus*). Nach innen vom Peritonealepithel liegt die Tunica propria, die sich aus zwei strukturlosen Lamellen zusammensetzt, welche bei jungen Tieren und „Larven“ durch eine Schicht von Peritonealepithelzellen getrennt sind, die später degeneriert. Die innere Tunicalamelle wird (wenigstens teilweise) von einer Schicht wandständiger Zellen der Endkammer gebildet, die ebenfalls dem Peritonealepithel angehören. „Von den beiden Tunicalamellen umfaßt die innere die Endkammer, während die äußere an den Endfaden herantritt und sich mit der Tunica desselben vereinigt“ (Fig. 341); oder die innere Tunicalamelle geht in die Tunica des Endfadens über, während die äußere dem Endfaden parallel (Fig. 342) läuft (Köhler 1907). Die Abgrenzung der Endkammer gegen den End-

faden durch die Tunica propria kann in manchen Fällen fehlen (z. B. Mallophagen).

Die voneinander wohl abgegrenzten Zellen des Endfadens sind den Peritonealepithelzellen gleichzusetzen und von gleicher Herkunft wie die Epithelzellen, welche die Endkammer auskleiden; sie haben mit den Geschlechtszellen der Endkammer nichts zu tun, eine Tatsache, die wohl für alle Insekten zutrifft. Der Endfaden ist nichts anderes als ein elastisches Band, das zur Anheftung und Streckung der Ovarialröhren dient (Köhler 1907). Bei der Imago können seine Zellen eine Degeneration unter Schwund der Kerne und Zellgrenzen erfahren (z. B. *Haematopinus* nach Groß 1905).

Die Endkammer besteht aus einem Komplex von wohlbegrenzten Zellen. Sie ist von einer Epithelwand bekleidet, die von Peritonealzellen gebildet wird; die Wand besteht also aus somatischen Zellen, während alle übrigen Zellen der Endkammern den Charakter von Ge-

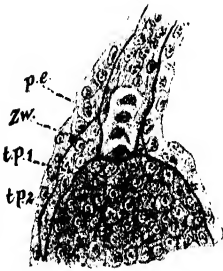


Fig. 341.

Längsschnitt durch die Endkammerspitze eines jungen *Lygaeus saxatilis* Scop. ♀. Vergr. 180:1. (Köhler 1907.)

pe Peritonealepithel. zw Zwischenschicht. tp1 innere, tp2 äußere Lamelle der Tunica propria.

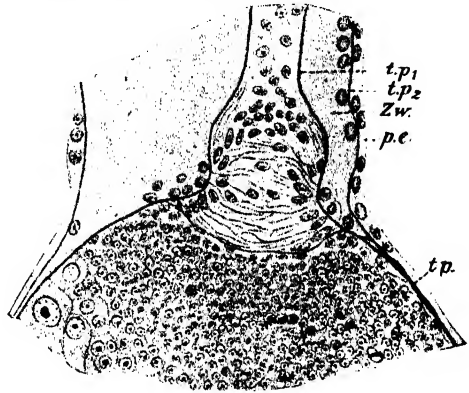


Fig. 342.

Längsschnitt durch die Endkammerspitze einer alten *Nepa cinerea* L. ♀. Vergr. 200:1. (Köhler 1907.)

tp1 innere, tp2 äußere Lamelle der Tunica propria. zw Zwischenschicht. pe Peritonealepithel. tp Tunica propria.

schlechtszellen haben. Die Wand- oder Follikelzellen (somatische Zellen) „bilden einerseits die Tunica propria, andererseits durch einen Wucherungsprozeß das Keimlager bzw. die Eikammerwände“. Die eigentliche Endkammer ist mit Geschlechtszellen angefüllt. „Diese differenzieren sich — bereits im embryonalen Zustande — in Keimzellen und Nährzellen. Die Differenzierung geht allem Anscheine nach so vor sich, daß nach vorn die Nährzellen, nach rückwärts die Keimzellen gelagert werden“ (Köhler). Auch nach Heymons' (1891) Untersuchungen an *Phyllodromia germanica* L. existieren in den Geschlechtsdrüsen von vornherein Genitalzellen und Epithelzellen vollständig unabhängig voneinander. Zu demselben Resultate kommt Giardina (1901) mit Rücksicht auf das Verhalten von *Dytiscus* und Daiber (1905) durch Untersuchung von *Bacillus rossii* Fabr. und anderen Orthopteren. Auch Grünberg (1903) läßt die aus den Urkeimzellen der Lepidopteren hervorgehenden Oogonien nur Oocyten und Nährzellen liefern und Follikel- und Keimzellen gesonderten Ursprungs sein. Ebenso tritt Groß auf Grund seiner vielfachen Studien an Insektenovarien für diese schon von Leydig (1867) ausgesprochene Auffassung ein. — Dem-

gegenüber wird neuerdings wieder die von einer Anzahl älterer Autoren vertretene Ansicht durch Paulcke (1900) verteidigt, daß Ei-, Nähr- und Epithelzellen bei der Bienenkönigin aus gleichartigen Elementen des Endfaches hervorgehen.

Die Nährzellen wachsen unter gleichzeitiger Differenzierung heran und zerfallen dann zu dem sog. „protoplasmatischen Raum“ im Zentrum der Endkammer. Dieser besteht also aus Nährsubstanzen, welche die aufgelösten Nährzellen liefern, und zeigt eine eigentümliche fibrilläre Struktur, welche durch Strömung hervorgerufen wird (Groß 1901). — Die Keimzellen umgeben sich mit Follikelzellen (= somatischen Zellen), die vom Peritonealepithel abstammen, und jedes Ei bildet mit seinem Follikel eine Eikammer oder ein Eifach. Durch die Entwicklung dieses Eifaches wird die Endkammer mit ihrem gesamten Inhalt nach vorn geschoben; zwischen das zuerst gebildete Eifach und die Endkammer schiebt sich dann das zweite Eifach usw. Ein Teil der Follikelzellen bleibt hierbei am hinteren Ende der Eiröhre liegen und bildet hier einen Zellpfropf. Zunächst sind die Follikel noch mehrschichtig, infolge des Wachstums der Oocyte aber ordnen sich die Follikelzellen schließlich zu einer Schicht. Anfangs stehen die Oocyten noch durch Nährstränge mit dem „protoplasmatischen Raum“ der Endkammer in Verbindung, später werden sie jedoch vollständig vom Follikel epithel eingehüllt, und jene Verbindungsstränge verschwinden.

Nach Korschelt, Groß u. a. findet eine weitere Ernährung der Eizelle durch Sekrete der Follikelzellen statt, die von anderer Seite bestritten wird (Leydig 1867. Will 1886. Paulcke 1900. Köhler 1907).

Es scheint übrigens, als verhalte sich das Follikel epithel nach dieser Richtung hin tatsächlich verschieden; denn neben Fällen, in welchen dessen Beteiligung an der Ernährung der Eizelle nach den empirischen Befunden wohl mit Recht bestritten wird, gibt es andere, in welchen sie kaum gelegnet werden kann. Da, wo die Nährzellen vollständig fehlen (z. B. *Bacillus rossii* Fabr.), darf man wohl eine ernährende Tätigkeit der Follikelzellen annehmen, welche durch Daiber's (1905) Beobachtungen auch wahrscheinlich gemacht wird. Ebenso spricht sich schon vor Daiber Korschelt (1884, 1886, 1887, 1891) dahin aus, daß wenigstens da, wo Nährzellen fehlen und die Eier vollständig vom Follikel epithel umschlossen werden, diese letzteren dem Ei Nährstoffe übermitteln müssen; diese Auffassung stützt er durch eine Reihe empirischer Befunde an *Pyrrhocoris apterus* L., *Decticus bicolor* Phil. u. a. Insekten. Bei *Melolontha vulgaris* F. sind Nährzellen nicht vorhanden, und das Ei wird während seines Wachstums allseitig von Epithelzellen umschlossen, welche ihm Nährstoffe (wohl in flüssiger Form) übermitteln. Dabei können zuweilen Zerfallsprodukte überschüssiger Oocyten Verwendung finden (Mollison 1904). Bei anderen Lamellicornien (*Rhizotrogus solstitialis* L., *Geotrupes stercorarius* L. — nach Korschelt 1887, Rabes 1900, Mollison 1904) wird die ernährende Oberfläche des Epithels durch Faltenbildung vergrößert. — Man wird demnach im ganzen wohl annehmen dürfen, daß da, wo Nährzellen die Ernährung des Eis vorwiegend übernehmen, die substanzzuführende Tätigkeit des Epithels in hohem Grade oder auch ganz zurücktritt, während sonst die Funktion der fehlenden Nährzellen durch die Follikelzellen geleistet wird, mindestens derart, daß sie den Zutritt der Nährstoffe zum Ei vermitteln. Damit soll natürlich nicht behauptet werden, daß die An-

wesenheit von Nährzellen die stoffzuführende Tätigkeit der Follikelzellen vollkommen ausschließe.

Nachdem das Ei die Dotterhaut ausgebildet hat, sezernieren die Follikelzellen das Chorion oder die Eischale, wobei sie eine besondere Differenzierung erfahren und zu Doppelkernzellen werden (Köhler).

Übrigens ist das Verhalten der Nährzellen keineswegs bei allen Insekten dasselbe, ebensowenig wie die Anzahl der Nährzellen, welche zu je einem Ei gehören, überall die gleiche bleibt. Während z. B. auf jedes Ei von *Forficula* nur eine Nährzelle kommt, zählte Paulcke (1900) deren ca. 48 bei der Bienenkönigin; bei dieser fehlt der zentrale „protoplasmatische Raum“, die Kerne der Nährzellen sind in gleichlaufende Plasmazüge eingebettet, nachdem die Zellgrenzen verschwunden sind. Die Stelle des „protoplasmatischen Raumes“ nehmen die wachsenden Eizellen ein. Weiterhin werden dann in den Plasmazügen wieder Zellgrenzen sichtbar, und die Nährzellen ordnen sich zwischen die auseinander-

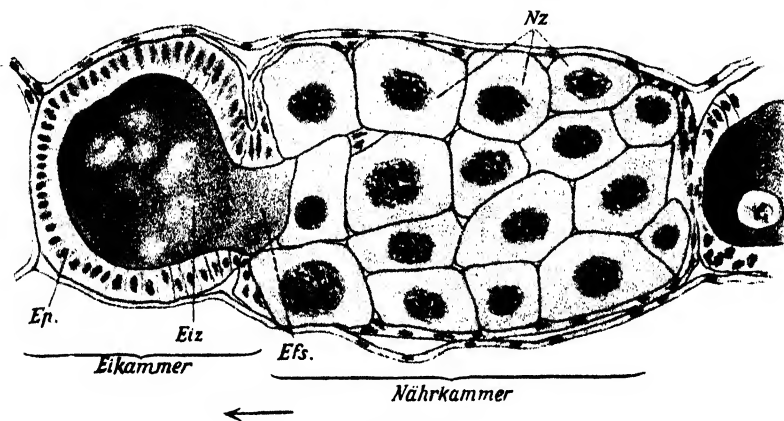


Fig. 343.

Schnitt durch ein Nährfach und zwei Eifächer von *Apis mellifica* L. ♀. Die Fortsatzbildung der Eizelle beginnt; Übergang der Nährzellen zu ihrer sekretorischen Tätigkeit. Vergr. (Paulcke 1900.)

Ep Epithel. Eiz Eizello. Efs Eifortsatz. Nz Nährzellen.

rückenden Eizellen, wodurch die erste Sonderung von Ei- und Nährkammern stattfindet. Die Kammerung erfolgt dann unter Eingreifen des Epithels; dieses wuchert von der Eiröhrenwand aus vor (d. h. proximalwärts von) je einem Ei einwärts und bildet eine Scheidewand; zwischen je zwei Scheidewänden liegt dann das Ei mit seinen Nährzellen, welche eine halbhohlkuglige Kappe um das Ei bilden. Weiterhin schnürt sich das Epithel hinter dem Ei (d. h. vom Ei nach dem blinden Ende der Ovarialröhre zu) derart ein, daß eine Ei- und eine Nährkammer entsteht; beide bleiben nur durch eine kleine Öffnung miteinander in Kommunikation, durch welche das Ei einen kleinen Fortsatz in die Nährkammer entsendet (Fig. 343). Mit dem Beginn der Abkammerung wachsen die Nährzellen, ihre Kerne werden lappig, und die Nährkammer übertrifft die Eikammer an Größe um das 2—3 fache. Indem nun Nährsubstanzen an die Eizelle abgegeben werden, wächst diese heran, ohne daß hier wie bei anderen Insekten mit ähnlich gebauten Eiröhren schließlich eine Verödung der Nährzellen erfolgt. Diese wachsen vielmehr zunächst noch beständig; erst „kurz bevor die Eier aus den Tuben in

den Eileiter treten, wird plötzlich der ganze Inhalt der Nährkammer durch die vom Eifortsatz in der Follikelepithelhülle offen gehaltene Pforte in die Eikammer entleert, und wir finden noch deutlich erkennbar die geformten Elemente der Nährzellen in der Eizelle". Hier verschwinden die Nährzellen bald, d. h. sie werden zu Dotter. Infolge des Schwundes der Nährkammern stößt dann wie in den Insektenovarien einfacherer Bauart Eikammer an Eikammer.

Nach Brandt's (1874) Vorgang hat man die Eiröhren, in welchen Nährzellen ganz fehlen, als panoistische bezeichnet und ihnen als meroistische diejenigen Ovariolen gegenübergestellt, in welchen Nährzellen auftreten. Die meroistischen Ovariolen, welche mehrere mit den Eikammern alternierende Nährkammern aufweisen, nennt Groß (1903) polytroph, die mit nur einer endständigen Nährkammer telotroph.

Panoistisch sind die Ovariolen bei *Japyx*, *Machilis*, bei den Orthopteren, Odonaten, Thysanopteren, Ephemeriden, Plecopteren. — Polytrophe Eiröhren besitzen: *Campodea*, die Dermapteren, Mallophagen Psociden, Panorpata, *Chrysopa*, Trichopteren, Dipteren, Lepidopteren, Coleoptera adephaga, Hymenoptera. — Telotrophe Eiröhren kommen den Hemipteren, *Sialis*, Coleoptera non adephaga, Siphonapteren zu.

Während der Bau der Ovarien bei den Collembolen von dem der übrigen Insekten abweicht, sind bei *Japyx* und *Machilis* sowie auch in der Jugend bei *Lepisma* segmental angeordnete Ovariolen entwickelt, aus welchen das büschelförmige Ovarium phylogenetisch ebenso hervorgegangen sein dürfte, wie es ontogenetisch bei *Lepisma* aus dem metameren Typ entsteht. Daß die jederseits nur in der Einzahl vorhandene Eiröhre von *Campodea* mit Grassi (1884) als phylogenetisch ältestes Stadium anzusehen sei, wird man mit Groß (1903) bezweifeln dürfen, der mit Recht darauf hinweist, daß Ovarien aus nur einer Eiröhre bei den Insekten selten und übrigens in ganz verschiedenen Gruppen vorkommen, und dafür eintritt, daß die metameren Ovarien (*Japyx*, *Machilis*) den primitivsten uns bekannten Bautypus repräsentieren. Dazu kommt noch, daß man die polytrophen Eiröhren von *Campodea* als ursprünglich gebaute nicht anzuerkennen geneigt sein wird, wohl aber die panoistischen von *Japyx* und *Machilis*.

C. Spezieller Teil.

1. Collembola. Recht abweichend von dem für die Hexapoden typischen Bau gestalten sich die Genitalorgane der Collembolen. Sommer, Willem, Tullberg, Lécaillon u. a. verdanken wir Mitteilungen über die Gonaden dieser Apterygotengruppe. Nach Tullberg besteht jedes Ovarium von *Macrotoma plumbea* L. (Entomobryidae) aus zwei Schläuchen, welche miteinander durch eine weite Anastomose verbunden sind. Der innere Schlauch liegt ventral vom Darm und ist zylindrisch; der andere (äußere) erscheint mehr abgeplattet und am Innenrande lappig (Fig. 844). Die beiden kurzen Ovidukte münden in eine gemeinsame „Vagina“, zu welcher als accessorisches Organ die Bursa copulatrix kommt. Die Keimzone liegt nicht am blinden Ende des Ovariums.

Bei den Aphoruridae ist jedes Ovarium ein einfacher Schlauch. Die beiden kurzen Ovidukte vereinigen sich am Ende des vierten Abdo

minalsegmentes zu einem kurzen unpaaren Ovidukt mit Vagina, die am 5. Segmente ausmündet. Dem Ende des Ovidukts hängt ein Receptaculum seminis an (Fernald, Willem).

Auch das Ovarium der Poduriden ist einfach sackförmig, und an sein verschmälertes blindes Ende setzt sich ein muskulöser Endfaden als Suspensorium an. Der ausführende Apparat gleicht wesentlich dem der Entomobryiden, und die Vagina trägt ventral ein zweilappiges Anhangsorgan, über dessen Funktion Willem (1900) nichts auszusagen vermag.

Bei den Sminthuriden ist das Ovarium nicht gestreckt, sondern derart zweimal winklig geknickt, daß die so entstehenden drei Abschnitte übereinander liegen. Diese Form dürfte durch die starke Verkürzung

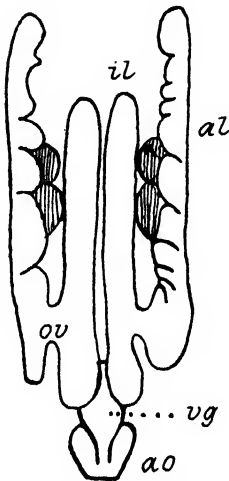


Fig. 344.

Weiblicher Geschlechtsapparat von *Macrotoma plumbea* L. (schematisch, nach Tullberg).

ov Ovarium; al äußerer Lappen; il innerer Lappen; vg Vagina; ao Anhangsorgan.

des Körpers bedingt sein. — Hinsichtlich der Einzelheiten, die hier nicht Platz finden können, sei auf die Arbeit von Lécaillon (1901) verwiesen.

Die durchaus und dauernd ventral gelegenen Hoden von *Anurophorus laricis* Nic. (Fig. 345) ziehen sich vorn je in einen Endfaden aus, der in den Thorax hineinreicht.

Hinten gabelt sich der zylindrische umfangreiche Hoden in zwei Lappen, deren äußerer weit nach hinten (bis fast zur Genitalöffnung) reicht, während sich der innere mit dem der anderen Seite vereinigt und in den un-

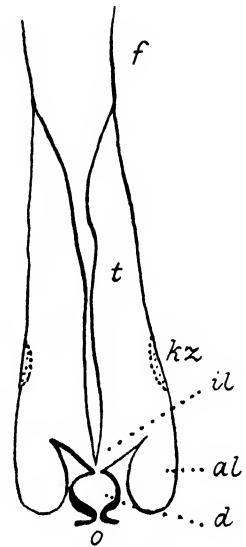


Fig. 345.

Männlicher Genitalapparat von *Anurophorus laricis* Nic. (schematisch, nach Lécaillon).

f Endfaden; t Hodenschlauch; kx Keimzone; al Außenlappen; il Innenlappen; d Ductus ejaculatorius; o Genitalöffnung.

paaren Ductus ejaculatorius mündet, der sich blasenartig erweitert und kurz bleibt. Die Keimzone liegt an der Außenwand jedes Hodens und bleibt längere Zeit in Funktion, so daß eine wiederholte Kopulation möglich ist (Lécaillon 1902).

Bei anderen Collembolen finden sich am inneren Hodenrande ziemlich regelmäßige, von hinten nach vorn gerichtete Lappen. *Podura aquatica* L. besitzt deren fünf, welche durch tiefe Einkerbungen gesondert erscheinen (Willem 1900). — Bei den Entomobryiden besteht nach Tullberg (1872) jeder Hoden aus zwei Schläuchen, welche transversal in weiter Kommunikation miteinander stehen. Eine Peritonealhaut fehlt am Hoden ebenso wie am Ovarium (Lécaillon 1902).

Eine Ausnahmestellung nimmt unter den Entomobryiden *Actaetes* ein. Die Hoden verhalten sich ähnlich wie die der Achorutiden, bestehen

je aus einer länglichen Drüse, welche an der Innenseite in polyedrische Lappen zerfällt und eines mittleren longitudinalen Lappens entbehrt. Von den beiden Ovarien bleibt das rechte rudimentär, nur das linke ist wohl entwickelt. Wie der Hoden gebaut, besteht es aus fünf Lappen, welche in transversaler Richtung so stark auswachsen, daß sie die rechte Körperhöhle fast ganz ausfüllen (Willem 1902).

2. Thysanura. *Protapteron*, eine zu Schepotieff's Prothysanuren gehörige niedere Thysanurenform, besitzt in beiden Geschlechtern ventral vom Darm gelegene, paarige Gonaden, deren jede die Form eines länglichen Schlauches hat, der sich distalwärts verjüngt. Die kurzen Hoden reichen nach vorn nur bis zur Mitte des Abdomens. Die Ovarien sind erheblich länger und erstrecken sich bis zum Thorax (Fig. 346). Die Gonodukte bleiben in ihrer ganzen Ausdehnung paarig und münden gesondert seitlich ventral zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment. Der Ductus ejaculatorius ist von einer dünnen Cuticula ausgekleidet (Schepotieff 1909-10). Die Genitalprodukte werden bei den Prothysanuren in den distalen gewöhnlich nach hinten gebogenen Abschnitten der Gonaden gebildet.

Während bei den Protapteriden der ganze Genitaltraktus in beiden Geschlechtern paarig bleibt, haben die Eosentomiden und Acerentomiden nur im männlichen Geschlechte zwei Genitalöffnungen, während die weiblichen Gonodukte zu einer kurzen Vagina miteinander verschmelzen (Schepotieff 1910-11).

Campodea besitzt an der unpaaren Vagina ein dorsales Divertikel. — Bei *Japyx* und *Machilis* sind jederseits sieben Ovariolen, bei *Nicoletia*, *Lepisma* und *Lepismina* deren fünf entwickelt. Die Vagina ist auch hier mit dorsalem Divertikel ausgestattet, welches bei *Machilis* fehlt. Bei *Nicoletia* findet sich eine unpaare accessorische Drüse, bei *Lepisma* und *Lepismina* sind deren zwei vorhanden.

Die Ovarien von *Lepisma saccharinum* L. sind büschelförmig und bestehen aus je fünf panoistischen Ovariolen, deren jede nur ein reifes Ei enthält. Die Endfäden entbehren der Kerne und sind durch eine quere Membran vom Endfach gesondert (Groß 1903).

Die beiden langgestreckten Hoden sind auf sich selbst zurückgebogen, die langen Vasa deferentia schwellen zu einer Vesicula seminalis an (*Japyx*); oder es sind jederseits zwei, drei (*Machilis*) oder zahlreiche (*Nicoletia*) oder (*Lepisma*, *Lepismina*) jederseits sechs zu je zweien vereinigte Hodenschläuche vorhanden; die Vasa deferentia vereinigen sich bei *Machilis* durch quere Anastomosen und bilden schließlich den unpaaren Duct. ejaculat. (Willem 1900).

3. Dermaptera. Der Hoden von *Forficula* setzt sich aus einer großen Anzahl von „Cysten“ zusammen, deren Wände ein den Hoden durchsetzendes Maschenwerk bilden. Die Kerne der Cystenwand ver-

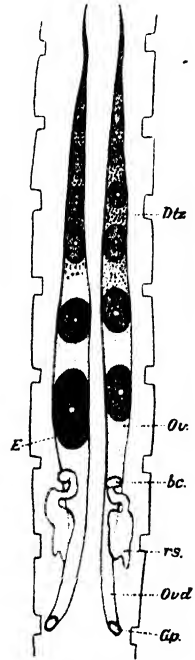


Fig. 346.

Schema der weiblichen Geschlechtsorgane von *Protapteron indicum* Schepotieff, Ventralansicht. Vergr. ca. 100:1. (Schepotieff 1909.)

Dta Dotterzellen. *Ov* Ovarium. *E* Eizelle. *bc* Bursa copulatrix. *rs* Receptaculum seminis. *Ovd* Oviduct. *Gp* Genitalporus.

mehren sich amitotisch, der Inhalt der Cysten (Spermatocyten) mitotisch. Jede Spermatocyste ist von einer Spermatogonie abzuleiten, die von einer Nähr- (= Cysten-)zelle umgeben ist (Zweiger 1906). Die paarigen Vasa deferentia münden gesondert in eine unpaare sphärische Samenblase ein (propulsatorisches Organ für das Sperma nach Fénard 1896), welche andererseits zwei gesonderte (*Labidura advena* Mein.) oder zwei mit gemeinsamem Stamm entspringende (*Labidura gigantea* Fabr.) Ductus ejaculatorii entsendet. Jeder derselben mündet in einen Penis, und diese letzteren sind entweder untereinander gleich, oder der eine ist größer als der andere. Bei *Forficula auricularia* L. spaltet sich der unpaar aus der Samenblase austretende Duct. ejaculat. ebenfalls in zwei Schläuche, deren einer jedoch verkümmert und als kurzer Zweig blind endigt. Der hier nur in der Einzahl vorhandene Penis liegt median (Meinert 1863, 1868).

4. Hemimeroidea. Bei dem viviparen *Hemimerus* ist das Ovarium langgestreckt, paarig; die Ovariolen münden in streng uniserialer

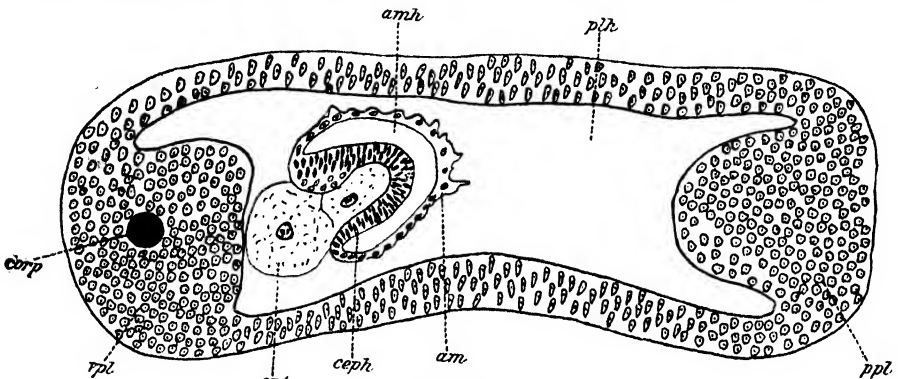


Fig. 347.

Schnitt durch einen Placentarfollikel von *Hemimerus talpoides* Wlk. mit junger Embryonalanlage. Vergr. (Heymons 1909.)

am Amnion. amh Amnionhöhle. ceph Vorderende der Embryonalanlage. corp Corpus luteum. ent Entodermzellen. plh Placentarhöhle. ppl hintere Placentamasse. rpl vordere Placentamasse.

Anordnung in den langgestreckten, ventral verlaufenden Ausführgang ein. Der Eizelle fehlt der sonst bei den Insekten gewöhnlich reichlich entwickelte Nahrungsdotter und die Schale. Das Follikelepithel besteht aus hohen palissadenförmigen Zellen, welche unter Vermehrung ihrer Anzahl eine Follicularplacenta bilden. Diese umschließt wie ein Mantel die reife Eizelle, die zu ernähren ihre Aufgabe ist, und entsendet nach dem Zentrum hin zwei zapfenförmige Wucherungen (die „vordere und hintere Placentarmasse“). Während der Entwicklung des Embryos, dem ja eigener Dotter fehlt, liefert die Placenta das Nährmaterial in der Weise, daß einige ihrer Zellen histiolytisch zerfallen; die Zerfallsprodukte gelangen in die mit Flüssigkeit gefüllte Placentahöhle (Fig. 347) und werden vom Embryo durch Vermittlung der Amnionzellen aufgenommen, welche „pseudopodienartige Fortsätze in die Placentarhöhle und z. T. direkt an die Wand der Placenta entsenden, und in deren Plasma Fetttropfen und andere Einschlüsse sichtbar werden“. Das Amnion hat also hier „eine ganz ähnliche Bedeutung wie bei gewissen Embryonen parasitischer Hymenopteren, die sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit ihres Wirtes entwickeln und welche die Nährstoffe gleich-

falls vermittelt des Amnions aus dem umgebenden Medium aufnehmen (Trophamnion)". Die hintere und vordere Placentarmasse wird durch Resorption von seiten des Embryos allmählich aufgebraucht. Im übrigen sei auf die Embryogenese verwiesen. — Der hier besprochene Fall, dessen Kenntnis wir Heymons (1909) verdanken, bildet eine Ausnahme bei den Insekten und verdient es deshalb, speziell hervorgehoben zu werden.

5. Orthoptera. Nach Holmgren (1903 bis 04) enthalten bei der viviparen *Blabera* (Blattidae) die Ovarien bei dem trächtigen Weibchen in ihren zahlreichen Ovariolen keine reifen Eier mehr. Die paarigen Ovidukte vereinigen sich zu einem kurzen unpaaren Eileiter, dessen Scheidenteil zu einem ungeheuren Brutsack erweitert ist (Fig. 348). Zu beiden Seiten finden sich je ein Paar tubulöser Anhangsdrüsen, und nahe der Basis der Vagina mündet in diese letztere eine stark verästelte, tubulöse Drüse. Die jungen Tiere liegen nicht frei, sondern von einer gemeinsamen Kapsel (Ootheca) umgeben im Brutsack. Die Ootheca dürfte das Produkt der verzweigten Anhangsdrüse sein und entspricht der Kapsel, mit welcher die oviparen Blattiden ihre Eier zu umgeben pflegen.

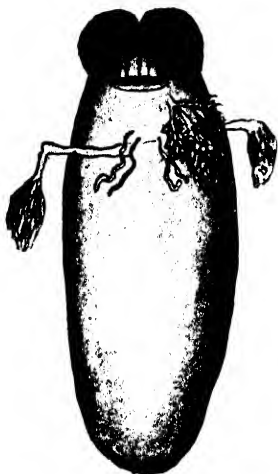


Fig. 348.

Weibliche Geschlechtsorgane von *Blabera*, etwas schematisiert. Vergr. 2:1. (N. Holmgren 1903.)

Bei den Phasmiden sind die einzelnen Ovarialröhren nicht miteinander verbunden und nicht mit einer gemeinsamen Hüll versehen wie bei den meisten anderen Orthopteren; sie setzen sich hintereinander an die Innenseite des Oviduktes an. De Sinéty (1901) führt dieses Verhalten auf die Stabform des Körpers zurück. Die Anzahl der Ovarialröhren wechselt mit den Arten und Gattungen (*Leptynia* jederseits 7—8, *Bacillus* 17—19, *Carcharus* bis 50) und kann sowohl individuell als auch rechts und links verschieden sein. Jede Eiröhre setzt sich durch einen gewöhnlich sehr langen Endfaden (Fig. 349) von fibrillärer

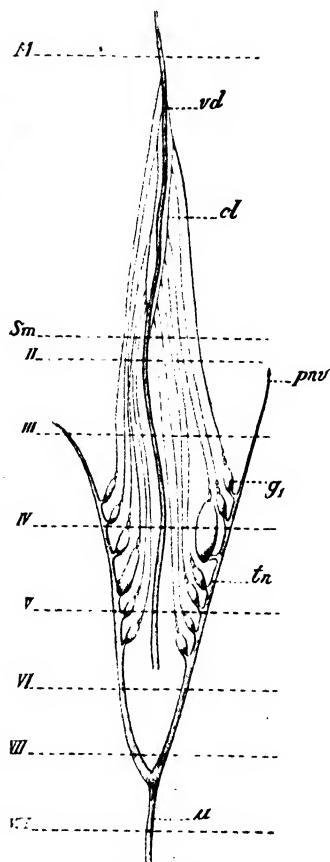


Fig. 349.

Weiblicher Geschlechtsapparat von *Leptynia attenuata* Pant., schwach vergr. (de Sinéty 1901.)

M Hinterrand des Mesonotums, *Sm* des Metanotums, *II—VIII* der Abdominal-segmente, *vd* Rückengefäß, *cd* Längs-strang neben dem Herzen, an welchem die Endfäden befestigt sind, *g* erste (vorderste) Ovarialröhre, *tn* paariger Ovidukt mit vorderer Verlängerung (*pnu*), die sich ventral ansetzt, *u* unpaarer Ovidukt (Uterus).

Struktur an einen jederseits vom Herzen gelegenen, fibrillären Längsstrang an, welcher mit seinen beiden Enden am Pericardialseptum befestigt ist. Jeder der paarigen Ovidukte setzt sich nach vorn über die Insertion der vordersten Ovarialröhre fort, um sich ventral an die Wand des zweiten Abdominalsegmentes anzusetzen. Diese Insertion kann unmittelbar am Epiderm, ja selbst an der Cuticula (*Menexenus*) stattfinden, oder es scheint sich ein Zwischenkörper (Fettlappen mit Trachee)

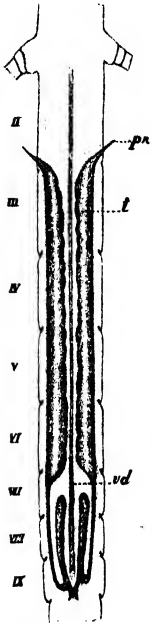


Fig. 350.

Männliche Genitalorgane von *Leptynia attenuata* Pant. von der Ventralseite gesehen; Anhangsdrüsen nicht dargestellt.

Schwach vergr. (de Sinéty 1901.)

t Hoden. pa dessen vordere Verlängerung. vd Rückengefäß. II—IX Abdominalsegmente.

Leptynia attenuata Pant. mündet jederseits der Ausführungsgang einer Gruppe von drei schlauchförmigen Anhangsdrüsen in den Duct. ejaculat. ein (de Sinéty 1901).

Die Ovarien von *Gryllus campestris* L. sind büschelförmig und bestehen aus je ungefähr 30 Ovariolen, die wie bei der Mehrzahl der Orthopteren von einer gemeinsamen Hülle umgeben sind, an deren Innenwand sich die vereinigten Endfäden befestigen. Jede Eiröhre enthält nur ein reifes Ei (Groß 1903).

einzuschieben (*Leptynia attenuata* Pant.). An der Dorsalseite des unpaaren Gonoduktes („Uterus“) liegt eine zartwandige weite Bursa copulatrix, in welche bei *Leptynia* ventral zwei gestielte laterale Blindschläuche einmünden, die als Receptacula seminis funktionieren. Ferner ist ein kleiner, medianer, dorsal in die Bursa einmündender Blindsack vorhanden. Bei *Bacillus* sind die Receptacula seminis sehr reduziert, während der kleine dorsale Blindsack wohl entwickelt erscheint und alle Charaktere eines Rec. sem. besitzt; allerdings wurde er stets leer gefunden. — Übrigens verhalten sich die Anhangsorgane der weiblichen Gonoducte recht verschieden. So ist bei *Menexenus obtusispinosus* Br. u. Redt. das birnenförmige Receptaculum paarig, und die seitlichen Anhangsschläuche, welche hier drüsigen Charakter haben, sind jederseits in der Zweizahl vorhanden, lang, gewunden und münden jederseits mit gemeinsamem Ausführungsgang seitlich in die Bursa ein. Ähnlich verhalten sie sich bei *Clitumnus patellifer* Bates, während hier die Receptacula ziemlich lang werden. Bei *Dixippus morosus* Br. u. Redt. sind die Seitendrüsen mehrfach verzweigt, das Receptaculum ist unpaar. — Die Ovarialröhren sind einfach und enthalten nur Eifächer, keine Nährkammern (Dotterfächer).

Die Hoden der Phasmiden sind paarig und mächtig entwickelt. Sie begleiten das Rückengefäß jederseits in Gestalt eines langgestreckten massigen Organs (Fig. 350) durch das dritte, vierte, fünfte und sechste Segment des Abdomens und setzen sich mit ihrem distalen Ende an die ventrale Wand des zweiten Abdominalsegmentes an (*Leptynia*). Bei *Menexenus* liegt der Fortsatz, mittels dessen sich der Hoden ansetzt, nicht terminal, sondern subterminal und ist sehr kurz; er ist dem distalen Ende der paarigen Ovidukte homolog. Die Vasa deferentia tragen vor ihrer Vereinigung zu dem kurzen Duct. ejaculat. je eine Vesicula seminalis in Form eines Blindschlauches. Bei *Leptynia attenuata* Pant. mündet jederseits der Ausführungsgang einer Gruppe von drei schlauchförmigen Anhangsdrüsen in den Duct. ejaculat. ein (de Sinéty 1901).

Bei *Myrmecophila* (Gryllidae) besteht der weibliche Genitalapparat nur aus dem Ovarium, den Ovidukten und dem Receptaculum. Accessorische Drüsen, wie sie die Orthopteren sonst zu besitzen pflegen, fehlen ganz, doch ist der Gang des Receptaculum stellenweise drüsige. Das paarige Ovarium liegt seitlich oder dorsalwärts vom Darm und bleibt nicht auf das Abdomen beschränkt, sondern kann sich bis zum hinteren Teil des Prothorax erstrecken. Die Anzahl der Ovarialröhren schwankt zwischen 5 und 7, die Ovidukte vereinigen sich zur „Vagina“. Eine Bursa copulatrix ist vorhanden (Fig. 351). Das Recept. seminis hat bei der parthenogenetischen *Myrmecophila acervorum* Panz. keine Rückbildung erfahren. — Die Endfäden der Ovarialröhren jeder Seite vereinigen sich zu einem Strang, der in der Dorsalregion des Prothorax suspendiert ist. Jede Ovarialröhre ist von einer dünnen zartfaserigen Membran mit länglichen Kernen umkleidet, welche sich einerseits auf die Endfäden, andererseits auf die Ovidukte erstreckt. Die Eier sind von sehr beträchtlicher Größe. Die Gonodukte sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit einer Chitinintima versehen, stark gefaltet und im Besitze einer kräftigen Muskulatur (Schimmer 1909).

Die männlichen Gonodukte der Blattiden besitzen keine Anhangsorgane (Fénard 1896). Bei den Acridiiden trägt der Duct. ejaculat. zwischen den Vasa deferentia ein Dutzend Blindschläuche in zwei symmetrischen Gruppen; nur ein paar dieser Anhangschläuche (Vesiculae seminales) enthält Spermatozoen, die anderen sind Drüsen. — Die Grylliden haben zahlreiche drüsige Blindschläuche (ca. 100 jederseits); ferner findet sich eine (bei *Gryllotalpa* deren zwei) große nierenförmige Samenblase, welche unter den erwähnten Drüsenschläuchen liegt und Spermatozoen enthält. Schließlich ist noch jederseits vom Duct. ejaculat. eine paarige „Prostata“ entwickelt. — Auch bei den Locustiden sind drei verschiedene Anhangsorgane zu unterscheiden; am vorderen Ende des Duct. ejaculat. entspringt ein starker Schlauch, der sich gabelt und dessen Gabeläste sich sofort wieder gabeln und deren einer sich nach vorn, der andere sich nach hinten wendet. Der erste dieser Zweige wird zur Achse von Drüsenschläuchen, der zweite erweitert sich zur Bildung von ein oder zwei ovalen Reservoirs, in welche mehrere Hundert Drüsenschläuche einmünden, welche dreimal kleiner, aber viermal zahlreicher sind als die Drüsenschläuche des anderen Zweiges. Schließlich ist noch ein Paar linsenförmiger „Prostataadrüsen“ vorhanden.

Die Gonodukte der männlichen Mantiden sind sogar mit 4 Arten

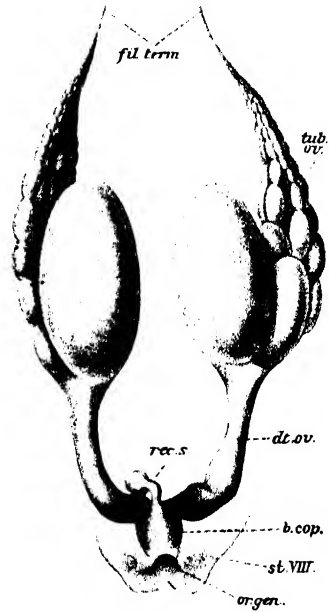


Fig. 351.

Geschlechtsapparat von *Myrmecophila acervorum* Panz. ♀ mit je einem nahezu reifen Ei in jeder Ovarhälfte. Vergr. 54:1. (Schimmer 1909.)

fil. term. Endfäden. tub. ov. Ovarialröhre. dt. ov. Ovidukt. rec. s. Receptaculum seminis. b. cop. Bursa copulatrix. st. VIII. achtes Sternit. or. gen. Genitalöffnung.

von Anhangsorganen ausgestattet, nämlich mit etwa 50 tubulösen Drüsen, etwa 20 kürzeren keulenförmigen Drüsenschläuchen, einem Paar großer Samenblasen und einem Paar „Prostatadrüsen“ (Fénard 1896).

6. Thysanoptera (Physopoda): Die Hoden der Terebrantien sind birnenförmig und gewöhnlich braun gefärbt. Sie stellen zwei kompakte Drüsen dar, deren nicht sehr lange Vasa deferentia sich zu einem kurzen Duct. ejaculat. vereinigen, dessen distales Ende ampullenförmig aufgetrieben ist und die kurzen Ausführungsgänge zweier accessorischer blasenförmiger Drüsen aufnimmt. — Bei den Tubuliferen ist der Hodenkörper langgestreckt, lanzettlich, und es sind zwei Paare schlauchförmiger Anhangsdrüsen am distalen Ende des Duct. ejaculat. entwickelt, von denen die beiden längsten gleiche Länge mit dem paarigen Vas deferens haben; sie erweitern sich vor ihrer Mündung zu einer Ampulle.

Im weiblichen Geschlechte sind regelmäßig 2 Gruppen von je 4 Ovarien ausgebildet, welche dem Ende des Oviduktes aufsitzen. Die Anzahl der Eikammern bleibt gering. Je zwei Ovarialröhren sind bei *Phloeothrips* distal zur Bildung eines einheitlichen Endfadens miteinander verbunden; bei den Terebrantien hat dagegen jede Ovarialröhre ihren eigenen Endfaden. Die paarigen Ovidukte sind sehr weit und kurz und treten zu dem ebenfalls weiten und kurzen, unpaaren Ovidukt zusammen. Das unpaare Receptaculum mündet mit einer Aufweitung (Tubuliferen) nahe der Vulva in die Vagina, in welche ferner eine kleine braune „Schmierdrüse“ ihr Sekret entleert (Jordan 1888).

7. Termiten. Die weiblichen Genitalorgane von *Leucotermes tenuis* Hagen gestalten sich nach Holmgren's (1909) Darstellung wie folgt: Die langgestreckten, aus wenigen Ovariolen zusammengesetzten Ovarien erstrecken sich durch das ganze Abdomen. Die paarigen Ovidukte vereinigen sich nicht miteinander, sondern münden getrennt zwischen der 7. und 8. Abdominalplatte aus. Als Receptaculum seminis tritt ein muskulöses, blind geschlossenes Rohr auf, dessen durch einen kurzen Ausführungsgang („Samenrinne“) vermittelte Mündung zwischen dem 7. und 8. Sternit liegt. Ebenda findet man auch die Mündung der paarigen Anhangsdrüsen; diese bestehen je aus einer größeren Anzahl schlauchförmiger Drüsen, welche in ein muskulöses Reservoir münden; beide Reservoirs münden mit gemeinsamem Ausführungsgang an der bezeichneten Stelle. Eine Bursa copulatrix fehlt.

Die Hoden von *Eutermes rotundiceps* Holmgr. bestehen aus wenigen zu einem Bündel vereinigten Follikeln, die einem blasenförmigen Abschnitt der Vasa deferentia aufsitzen. Sie werden wie die Ovarien durch lange Suspensorien am Rückengefäße befestigt und sind diesen überhaupt in ihrer Form sehr ähnlich. Die Vasa def. münden in eine kleine unpaare kuglige Vesicula seminalis ein. Der Duct. ejaculat. ist kurz und mündet in den zwischen 9. und 10. Abdominalsegment gelegenen Penis ein. Anhangsdrüsen fehlen.

Die Genitalorgane zeigen somit bei den Termiten noch recht primitive Charaktere (Holmgren 1909). — Den Arbeitern und Soldaten von *Eutermes monoceros* König fehlen die Geschlechtsorgane (Bugnion 1910).

8. Mallophagen. Der männliche Genitaltraktus der Mallophagen besteht aus den stets paarigen Hoden, den langen dünnen Vasa def.,

welche in ein Anhangsorgan („birnförmiges Organ“) einmünden, und dem langen gewundenen Ductus ejaculatorius. — Die Hoden der Philopteriden sind nach Grosse (1885) zu zwei Paaren vorhanden und sitzen als zwiebel-, birnen- oder radieschenförmige Körper dem Ende des Vas def. jeder Seite derart an, daß sie ihre Basis einander zukehren wie ein Eichelpaar am Stiel (Kramer 1869). Bei den Liotheiden sind jederseits drei Hoden entwickelt (Fig. 352). Die sie umhüllende struktur-

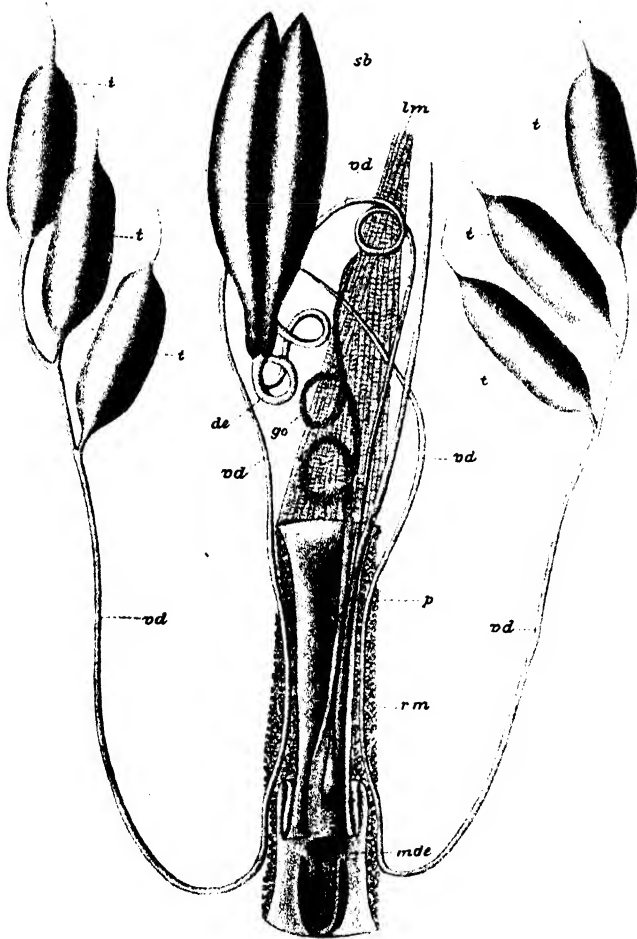


Fig. 352.

Männlicher Geschlechtsapparat von *Tetrophthalmus*. Vergr. ca. 30. (Grosse 1885.)

t Hoden. vd Vasa deferentia. sb Samenblase. de Ductus ejaculatorius. p Penis. mde dessen Öffnung. go geißelförmiges Organ. rm Ringmuskulatur. lm Längsmuskulatur.

lose Membran geht distal in einen (bisweilen zweispaltigen) Faden über, welcher als Suspensorium dient. — Das „birnförmige Organ“ besteht bei *Lipeurus* aus vier langgestreckten Epithelschläuchen, die von einer Längs- und Quermuskelschicht und einer gemeinsamen Bindegewebsmembran umhüllt sind (Nusbaum 1882). Die Anhangsorgane von *Tetrophthalmus* sind langoval und zweizipflig; sie bestehen aus zwei dicht aneinander gelagerten Behältern mit gemeinsamem Aus-

führungsgang und stellen zwei blasenartige Erweiterungen des Duct. ejaculat. dar, welche als Vesiculae seminales dienen.

Im weiblichen Geschlechte besteht jedes der beiden Ovarien bei den Liotheiden aus 3, bei den Philopteriden aus 5 Ovarialröhren, an welche sich bei *Lipeurus* je ein breiter kelchförmiger Ovidukt anschließt; diese vereinigen sich zu dem unpaaren großen länglichen Uterus mit einer hufeisenförmigen Anhangsdrüse, welche an der Grenze zwischen Uterus und Vagina in den unpaaren Gonodukt einmündet. Die Vagina ist lang und nimmt nahe der Vulva den sehr langen Ausführungsgang des kugligen Receptaculum auf. Vom Uterus bis zur Vulva ist der ganze Genialtrakt mit seinen Adnexen ektodermal (Nusbaum 1882). Bei *Tetrophthalmus* ist der unpaare Ovidukt von sehr beträchtlicher Länge und zeigt ungefähr in seiner Mitte eine kolbige Anschwellung. Die beiden in ihn mündenden Receptacula haben kolbige Form.

9. Pediculiden. Die Pediculiden besitzen jederseits 5 Ovarialröhren, deren lange Endfäden zu einem gemeinsamen Strange verschmelzen. Bei *Pediculus capitis* Geer. und *vestimenti* Burm. (Landois 1865, Groß 1905) finden sich an jeder Eiröhre gewöhnlich 7 Eikammern, bei *Haematopinus* deren 2—3 (Groß) und bei *Phthirus* nur eine (Landois 1864, Graber 1872). Wie bei den Mallophagen ist auch bei den Pediculiden nur die hier besonders stark entwickelte Tunica propria vorhanden, während die bindegewebige „peritoneale“ Hülle fehlt.

10. Ephemeriden. Bei den Ephemeriden sind die zahlreichen Follikel der beiden Hoden von einer gemeinsamen dünnen Membran (Peritonealhülle) umgeben. Die Spermatmasse wird schon im Nymphenstadium in den Ausführungsgang entleert, daher erscheinen bei der Imago alle Follikel leer und kollabiert. Die Vasa deferentia sind mesodermalen Ursprungs und bleiben in ihrer ganzen Ausdehnung bis zur Mündung am vorletzten Abdominalsegmente (an dem doppelten Penis) paarig; es existieren hier also zwei Geschlechtsöffnungen. Die Wand der Vasa def. besteht aus der äußeren Peritonealhülle, der Muskulatur, der Tunica propria und dem das Lumen umgebenden Drüsenepithel. Je nach dem Füllungszustande erscheint der Samenleiter stellenweise aufgetrieben oder eng. — Abweichend verhält sich *Polymitaecys virgo* Ol. insofern, als hier kurz vor dem Eintritt jedes Samenleiters in den zugehörigen Penis ein die beiden Vasa deferentia miteinander in Verbindung setzender Kommunikationsschlauch auftritt. — Anhangsdrüsen fehlen den männlichen Gonodukten vollständig. Wir haben also hier eine sehr primäre Form des männlichen Genialtraktes vor uns, einmal mit Rücksicht darauf, daß an dessen Aufbau, vom Penis abgesehen, ektodermale Endpartien nicht beteiligt sind, ferner insofern, als der ganze Genitalapparat einschließlich des Penis paarig geblieben ist, und schließlich darin, daß eine Differenzierung und Arbeitsteilung der hintereinander gelegenen Abschnitte des Vas deferens noch nicht eingetreten ist und somit auch Anhangsorgane fehlen (Palmén 1884).

Im weiblichen Geschlechte sind die telotrophen Ovarialröhren in sehr beträchtlicher Anzahl (nach Bernhard bei *Cloëon dipterum* L. 600 bis 700) entwickelt und entfalten sich anfangs ziemlich allseitig aus der Genitalanlage, nehmen aber weiterhin eine rückenständige Lage ein. Zu dem Zeitpunkte, in welchem die ersten Eier in den Ovariolen ihre definitive Größe erreicht haben, sind die Ovariolen um die engen Ausführungsgänge, in die sie einmünden, dicht gedrängt und nach allen Seiten divergierend gruppiert und füllen die Leibeshöhle größtenteils aus.

Die paarigen Ovidukte bestehen wie die Vasa deferentia aus der äußeren Peritonealhülle, der Muscularis (Ring- und Längsfasern), der Tunica propria und dem Drüsenepithel. Die beiden Gonodukte werden bei der Subimago und Imago infolge ihrer Füllung mit Eiern im Bereiche der einmündenden Ovarialröhren zu zwei mächtigen dünnhäutigen Säcken, deren Dorsalseite die jetzt kleinen Eiröhren mit unreifen Eiern anhängen. Die sich anschließenden Ovidukte bleiben in ihrer ganzen Ausdehnung gesondert, es sind also zwei Geschlechtsöffnungen vorhanden, welche hinter dem 7. Abdominalsegmente liegen. Als einzige Andeutung eines unpaaren ektodermalen Bestandteiles der Ovidukte kann die Intersegmentalfalte angesehen werden, in welche die Eileiter münden. Innere und äußere Anhangsorgane fehlen.

Nach Bernhard (1907) ist *Cloëon dipterum* L. vivipar (richtiger ovovivipar). Die Larven liegen bei der Geburt schon fertig im Ei und sprengen das Chorion, sobald sie ins Wasser gelangen. Jede der zahlreichen Ovariolen liefert nur ein Ei. Eine Ernährung der Embryonen im mütterlichen Gonodukt, wie sie für vivipare Insekten bekannt geworden ist, scheint nicht stattzufinden.

11. Plecoptera. Bei *Nemura variegata* Oliv. sind die beiden schlauchförmigen Eikelche an ihrer Spitze miteinander verwachsen, und daher bilden die beiden Ovarien ein unpaares hufeisenförmiges Organ. Dieser Typus wurde auch bei anderen Plecopteren beobachtet und scheint den Angehörigen dieser Ordnung allgemein eigen zu sein. Die Anzahl der panoistischen Ovariolen ist sehr groß, sie sind von beträchtlicher Länge und enthalten bis 12 Eikammern. Die Endfäden fehlen oder sind nur als Rudimente erhalten; daher liegen die Eiröhren regellos (*N. variegata* Oliv.) in verschiedener Orientierung in der abdominalen Leibeshöhle. Bei anderen Arten scheinen die Endfäden wohl entwickelt zu sein (Fig. 353).

Bei *Dictyopteryx microcephala* Pict. ist der unpaare Ovidukt kurz und halbkuglig, und seine hintere Wand erweitert sich zu einem kugligen Receptaculum seminis, dessen ventrale Wand acht kurze Drüsen trägt. Bei *Chloroperla grammatica* Scop. sind die kurzen Anhangsdrüsen oft gabelig gespalten.

Leuctra nigra Oliv. nimmt insofern eine Ausnahmestellung ein, als bei ihr die Genitalorgane paarig bleiben. „Die Eiröhren sind zahlreich und stehen auf einer kurzen gefäßartigen Röhre, welche bei den reifen Exemplaren sehr erweitert und mit Eiern gefüllt ist.“ Die Ovidukte münden getrennt in die mit einem Recept. sem. ausgestattete Vagina. — Bei *Capnia nigra* Pict. sind die Ovarien ebenfalls getrennt, während bei dieser Art die Hoden unpaar sind. Receptaculum seminis und Anhangsdrüsen fehlen. — Eine Bursa copulatrix ist nur bei Arten der Gattung *Nemura* entwickelt (Klapalek 1896).

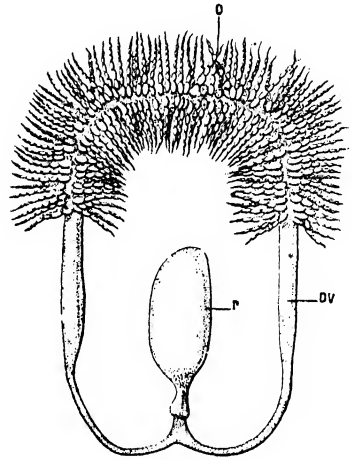


Fig. 353.

Weibliche Genitalorgane von *Perla maxima* Scop., vergr. (nach Sharp aus Henneguy 1904).

o Ovarialröhren. ov paarige Ovidukte. p Receptaculum seminis (die Geschlechtsöffnung und seine Anhangsdrüse vordeckend).

Die Hoden der Plecopteren zeigen einen ganz ähnlichen Bau wie die Ovarien, sind aber nicht bei allen Arten gleich gestaltet. Die Hoden von *Dictyopteryx microcephala* Pict. sitzen als zahlreiche kurz eiförmige Drüsen dem gemeinsamen Ausführungsgang nur an einer Seite auf. Die Vasa deferentia sind namentlich vor ihrem proximalen Ende viel-

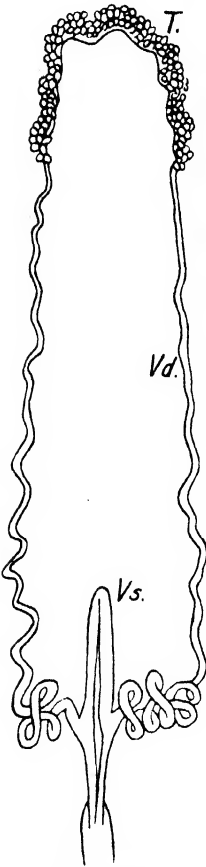


Fig. 354.

Innere Geschlechtsorgane des Männchens von *Dictyopteryx microcephala* Pict. Vergr. 8:1. (Klapalek 1896.)

T Hoden. Vd Vas deferens. Vs Samenblase.

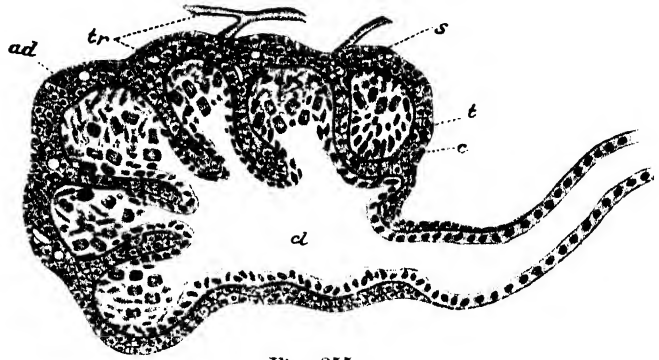


Fig. 355.

Längsschnitt durch Hoden und Vas deferens von *Sialis lutaria* L., vergr. (Stitz 1908)

ad Fettkörperlage. tr Tracheon. t dünnes Häutchen des Follikels. c Zellenbelag. S Spermatozoenbündel. cl Calyx.

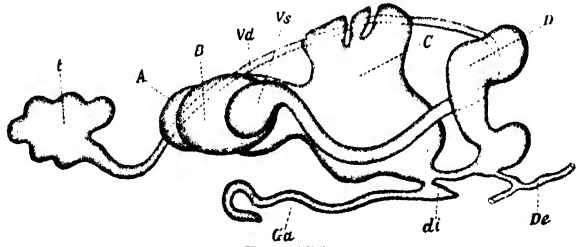


Fig. 356.

Schema des männlichen Genitalapparates von *Sialis lutaria* L. (rechte Hälfte). Vergr. (Stitz 1908.)

t Hoden. Vd Vas deferens. Vs Vesicula seminalis. A, B, C, D Drüsenkammern. Ga Anhangsdrüse. De Ductus ejaculatorius.

fach gewunden und stehen hier durch einen schlingenförmigen Querkanal, der die Vesicula seminalis darstellt, miteinander in offener Verbindung. Der unpaare Samenleiter ist sehr kurz. Anhangsdrüsen fehlen. Die Geschlechtsöffnung liegt zwischen der neunten und zehnten Bauchplatte (Fig. 354). Ähnlich verhält sich *Chloroperla grammatica* Scop., doch münden dorsal in das Ende des Ductus ejaculat. zwei schlauchförmige Anhangsdrüsen ein. Bei *Isopteryx tripunctata* Scop. ist der unpaare Samenleiter sehr lang, und es existieren zwei Paare von Anhangsdrüsen. Bemerkenswert ist das Verhalten von *Leuctra nigra* Oliv. und *L. cylindrica* D. G., deswegen, weil hier die Hoden paarig geblieben sind. Jeder Hoden besteht aus 8—10 langen Schläuchen, welche dem verhältnismäßig kurzen Vas def. aufsitzen. Die Samenleiter vereinigen sich hier „erst an ihrer Ausmündung, wo sich zu ihnen

ein unpaarer büschelartiger, länglich eiförmiger Anhang gesellt; es ist eine einfache Vesicula seminalis" (Klapalek 1896).

12. Odonata. Die langen kammförmigen Ovarien der Odonaten (*Aeschna cyanea* Müll., *Gomphus forcipatus* L.) füllen fast das ganze Abdomen aus und bestehen aus einer sehr großen Anzahl panoistischer Ovariolen (Groß 1903). Der unpaare Ovidukt bleibt kurz und trägt ein kugliges gestieltes Anhangsorgan und jederseits eine keulenförmige Tasche (Receptacula seminis).

Aus den paarigen Hoden entspringen die gewundenen paarigen Vasa def., die sich zu einer Vesicula seminalis erweitern und sich zu dem Duct. ejaculat. vereinigen. Anhangsdrüsen fehlen.

13. Neuroptera. Bei *Sialis lutaria* L. liegt der Hoden im 6. (z. T. im 5.) Abdominalsegment, umhüllt von einer (vom übrigen Fettkörper gesonderten) Fettzellenschicht, welche zwischen die (gewöhnlich 6) einzelnen Follikel eindringt und von zahlreichen Tracheen durchsetzt ist (Fig. 355). Die Hodenfollikel münden in einen geräumigen Calyx, aus welchem das Vas deferens entspringt. Die beiden Samenleiter, deren Verlauf Fig. 356 zeigt, erweitern sich zu je einer retortenförmigen umfangreichen Vesicula seminalis, welche in eine eiförmige Drüse derart eingestülpt ist, daß die Wände beider Organe ohne Zwischenraum aneinanderschließen. Der eiförmigen Drüse (Ectadenie) hängt vorn ein gesonderter Drüsenraum an (A); sie besitzt drei dorsale Divertikel (C'), und ihrem Ausführungsgang sitzt eine weitere sackförmige Drüse auf (D), während sich ein schlauchförmiges Drüsendifvertikel (Ga) da ansetzt, wo der Ausführungsgang aus der Drüse C entspringt. Die Ausführungsgänge vereinigen sich zu dem unpaaren Ductus ejaculatorius.

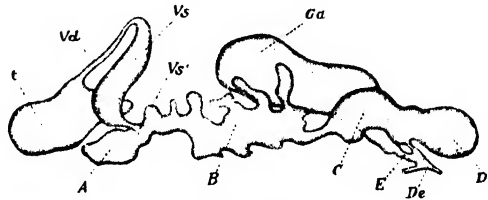


Fig. 357.

Schema des männlichen Genitalapparates (rechte Hälfte) von *Rhaphidia notata* F. Vergr. (Stitz 1908.)

t Hoden. Vd Vas deferens. Vs Vesicula seminalis. A, B, C, D Drüsenkammern. Ga Anhangsdrüse. E ausführender Kanal. De Ductus ejaculatorius.

Die paarigen Hoden von *Rhaphidia notata* F. liegen im 7. und erstrecken sich bis zum 5. Abdominalsegment. Die schlauchförmigen, etwas gewundenen (meist je 12) Hodenfollikel liegen der Länge nach nebeneinander. Die Vasa def. erweitern sich zu je einer Vesicula seminalis und münden hinter dieser in eine umfangreiche lappige Drüse ein (Fig. 357), an welcher sich vier Abschnitte unterscheiden lassen (A, B, C, D). In den kurzen Ausführungsgang dieser Drüse mündet eine sackförmige accessorische Drüse (Ga) ein, bevor er sich mit dem der anderen Seite zum unpaaren Duct. ejaculat. vereinigt.

Bei *Chrysopa perla* L. liegen die beiden langgestreckten Hoden im 8. Segment, sind je von einer starken, goldgelb pigmentierten Außenhülle umgeben und haben eine schraubig gedrehte Form mit $2\frac{1}{2}$ Windungen. Die Vasa def. münden in einen komplizierten Drüsenapparat ein, den Fig. 358 wiedergibt. Der unpaare Duct. ejaculat. ist breit und kurz. — Die langgestreckten, aus je fünf Follikeln bestehenden Hoden von *Hemerobius nervosus* F. erstrecken sich vom 5.—7. Abdominalsegmente. Fig. 359 zeigt den Verlauf des Vas. def., die Vesicula semi-

nalis und den Drüsenapparat. — Auch *Myrmeleon* besitzt einen komplizierten Drüsenapparat, der von Stitz (1909) näher beschrieben worden ist.

Die beiden Ovarien von *Sialis fuliginosa* P. sind zu einem unpaaren hufeisenförmigen Organ verwachsen (vgl. Plecoptera). Die zahlreichen meroistisch telotrophen Eiröhren sind von einer gemeinsamen peritonealen Hülle umschlossen, an die sich auch die langen Endfäden ansetzen (Groß 1903). Die paarigen Oviducte vereinigen sich zu einem sehr kurzen unpaaren Ausführungsgang. Die Bursa copulatrix ist hier geteilt. — Bei den übrigen Neuropteren (*Myrmeleon formicarius* L., *Hemerobius nervosus* F., *Chrysopa perla* L., *Rhaphidia notata* F.)

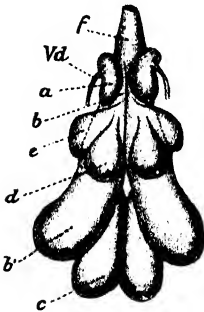


Fig. 358.

Schema des männlichen Genitalapparates von *Chrysopa perla* L. von der Dorsalseite. Vergr. (Stitz 1908.)

b, *b*₁ sackförmige Anhangsorgane. *a* Einmündungskammer der Vasa deferentia (*Vd*). *d*, *e* Nebenträume des Hauptdrüsenackes (*b* *b*₁). *f* gemeinsamer Gang. *c* kleinere Anhangsdrüse.

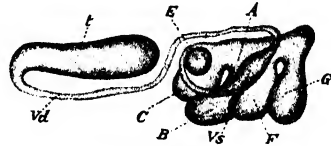


Fig. 359.

Schema des männlichen Genitalapparates (rechte Hälfte) von *Hemerobius nervosus* F. Vergr. (Stitz 1908)

t Hoden. *Vd* Vas deferens. *Vs* Vesicula seminalis. *A—G* Drüsenkammern.

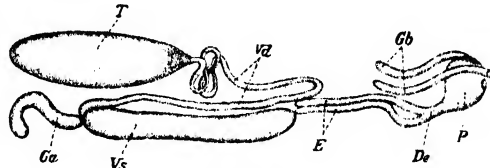


Fig. 360

Schema des männlichen Genitalapparates von *Panorpa communis* L. Vergr. (Stitz 1908.)

T Hoden. *Vd* Vas deferens. *Vs* Vesicula seminalis. *Ga* Anhangsdrüsen der Vesicula. *E* ausführende Kanäle. *De* Ductus ejaculatorius. *P* Peniskapsel. *Gb* Anhangsdrüse über der Peniskapsel.

finden sich Bursa copulatrix, Recept. sem. und eine dorsal gelegene Anhangsdrüse, die mit dem ventral gelegenen Ovidukten in ein gemeinsames Vestibulum einmünden. Bei *Chrysopa* und *Hemerobius* steht die Bursa durch einen engen Gang mit dem Recept. sem. in Verbindung, der bei *Rhaphidia* und *Myrmeleon* fehlt. „Das Receptaculum seminis ist bei allen (*Sialis* ausgenommen) ein dickwandiger, starker, nach seiner Mündung hin aber dünner werdender Schlauch, dessen enges Lumen von einer starken Lage gelben Chitins ausgekleidet ist. Bei den Chrysopen und auch bei *Hemerobius* ist dieses Organ am stärksten ausgebildet. Für *Raphidia* ist die infolge des Vorhandenseins der Lege- röhre auftretende, doppelte Genitalöffnung eigentümlich“ (Stitz 1909). Bei *Chrysopa* bestehen die Ovarien aus je acht langen polytrophen Eiröhren (Groß 1903).

14. Panorpata. Der paarige Hoden von *Panorpa communis* L. liegt etwas dorsal im 6. Abdominalsegment (Fig. 360), ist ziemlich lang gestreckt und besteht aus drei Follikeln, die der Länge nach neben-

einander liegen. Jeder Follikel wird durch dünne plattkernige Septen in zahlreiche Räume zerlegt und läßt drei ineinander übergehende Abteilungen unterscheiden (Fig. 361). „Im Anfangsteil liegen große Zellen mit ebensolchen Kernen in verschiedenen Entwicklungsstadien. Im mittleren Abschnitt sind die dünnwandigen Räume dicht mit Spermatozoenbündeln gefüllt. Eigenartig gebaut ist der dritte Teil. Die Ausführungsgänge sind hier von einer dicken Hülle mit großen eiförmigen Kernen eingeschlossen und enthalten die spiralig angeordneten Spermatozoen, allmählich in die Vasa deferentia übergehend. Diese sind gewundene Kanäle mit kubischen Kernen in der Wandung, welche knäuelartig vor den distalen Enden der Follikel liegen.“ Die Follikel und Vasa efferentia werden von einer pigmentierten Kapsel umschlossen. Den Verlauf der Vasa def. (nur einseitig dargestellt) zeigt das Schema. Sie münden in einen ventral vom Hoden gelegenen, umfangreichen Drüsenschlauch („Vesicula seminalis“) mit dicker Wand und engem Lumen, der bei der Einmündung der Vasa def. eine gewundene Anhangsdrüse trägt. An die Vesicula seminalis schließt sich proximalwärts je ein enger Kanal an; beide laufen nebeneinander nach hinten bis zu dem Stiel des birnenförmig aufgetriebenen Abdominalsegmentes des Männchens, um dann miteinander vereinigt den sehr kurzen Ductus ejaculatorius zu bilden, der in das Vestibulum (Peniskapsel) einmündet. Dem Vestibulum gehören zwei Ektadenien an. — Bemerkenswert ist die sehr geringe Länge des unpaaren Gonoduktabschnittes (Duct. ejaculat.), so daß hier der Genitaltrakt seiner überwiegenden Ausdehnung nach paarig bleibt (Stitz 1908).

Das kammförmige Ovarium jeder Seite von *Panorpa* hat nach Groß zehn polytrophe Eiröhren. Endfaden und Endkammer gehen ohne Abgrenzung ineinander über. Zu jedem Ei gehören drei Nährzellen. Die beiden Ovidukte vereinigen sich zu einem langen unpaaren Schlauch, der seine ektodermale Herkunft durch seine Chitintima beweist und eine innere Ring- und äußere Längsmuskellage besitzt. Nach vorn bis zum 5. Segmente erstreckt sich die sackförmige umfangreiche Bursa copulatrix, an welche sich ein dickwandiger Drüsenschlauch anschließt, der nach hinten immer dünner werdend schließlich eine wenig geräumige Erweiterung erfährt, die dem Recept. sem. entsprechen dürfte. Sie mündet durch zwei Ausführwege nach außen (in das Vestibulum). Am weitesten dorsal mündet schließlich noch ein großes Drüsenpaar mit gemeinsamem Gange in das Vestibulum ein (Stitz 1908).

15. Trichoptera. Bei *Limmophilus bipunctatus* Ct. liegen die beiden Hoden im 6. oder an der hinteren Grenze des vorhergehenden Abdominalsegmentes. Sie bestehen aus je fünf Follikeln, die von einer gemeinsamen Fettkörperschicht eingeschlossen werden (Fig. 362). Die



Fig. 361.
Längsschnitt durch den
Hoden von *Panorpa*.
Vergr. (Stitz 1908.)
Ve Vasa efferentia.

Vasa efferentia vereinigen sich in Gestalt eines kleinen gefalteten Trichters zu einem dünnen Vas def., dessen histologischer Bau ebenso wie der der folgenden Abschnitte aus der Figur ersichtlich ist. Die gewunden

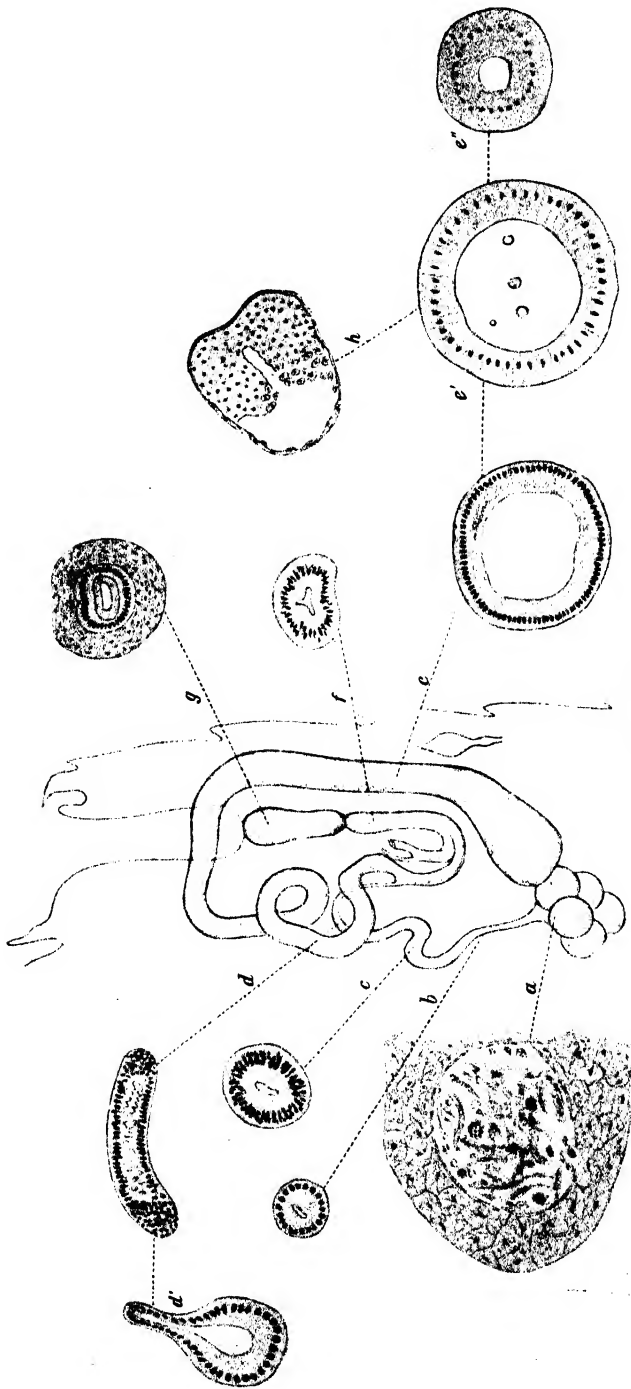


Fig. 362.

Schema des männlichen Genitalapparates von *Linnophilus bipunctatus* Ct. *d*, *e*₁, *e*₂ die entsprechenden Teile von *L. vittatus* F.
h Ende einer der paarigen Anhangsdrüsen von *L. vittatus*. Vergr. (Stitz 1904.)
a Hoden. *b* Vas deferens. *c* dessen verdickter Abschnitt. *d* dritter Abschnitt des Vas deferens. *e* Ductus ejaculatorius. *g* Ductus ejaculatorius. unpaarer Drüsen Schlauch. *f* paarige Drüsen.

verlaufenden Vasa def. münden in je einen Drüsenschlauch von überaus mächtiger Entwicklung. Beide Drüsen vereinigen sich zu einer unpaaren Drüse, welche durch eine Ringfurche äußerlich deutlich abgegrenzt in den Ductus ejaculatorius übergeht. — Ganz ähnlich sind die Genitalorgane bei *Limnophilus vittatus* F. gebaut. Bei *Phryganea striata* L. liegen die Hoden dorsal im 5. Abdominalsegment lateral weit voneinander getrennt und bestehen wie bei *Molanna angustata* Ct. je nur aus vier länglichen Follikeln. Auch hier lassen die Vasa def. mehrere geweblich verschiedene Abschnitte erkennen, die äußerlich nicht gesondert erscheinen. Sie münden in die Anhangsdrüsen ein, an welchen drei Abschnitte zu unterscheiden sind: ein Drüsensack mit plattzelliger Wand, ein knieförmiges Anschlußstück mit pyramidenförmigen Zellen und ein Ausgangsstück. Diese Drüsen (Ektadenien) setzen sich in je einen stark entwickelten Schlauch fort; diese paarigen Gonodukte vereinigen sich miteinander und münden in den Ductus ejaculat. ein. — Wesentlich demselben Bautypus folgen die Genitalorgane von *Molanna angustata* Ct. Bei *Leptocerus aterrimus* St. lassen die Hoden keine Zusammensetzung aus Follikeln erkennen, und das Vas def. zeigt keine strukturell differenten Abschnitte. Im übrigen finden sich keine wesentlichen Abweichungen (Stitz 1904).

Der weibliche Geschlechtsapparat der Trichopteren gestaltet sich nach Stitz (1904) wie folgt: Bei *Limnophilus bipunctatus* Ct. besteht jedes Ovarium aus einer größeren Anzahl von Eiröhren, die mit langausgezogenen Endfäden beginnen. Die paarigen Ovidukte vereinigen sich zum unpaaren Ausführungsgang (Fig. 363), in dessen Endabschnitt (Vestibulum) folgende Hilfsorgane einmünden: Das Receptaculum seminis, die Bursa copulatrix mit Anhangsdrüse und die Kittdrüse.

Besonders stark ist die divertikelreiche Bursa entwickelt, wohl ausgebildet auch die Kittdrüse, während das Receptaculum gegen beide sehr zurücktritt (vgl. die Fig. 363).

16. Lepidoptera. Bei den Lepidopteren erscheint der kuglige Hoden in der Regel unpaar, geht aber aus einer paarigen Anlage hervor. Die Verschmelzung erfolgt während der Puppenperiode und betrifft nur die Hoden, nicht die Vasa def., welche gesondert je aus einer Hodenhemisphäre entspringen. Getrennt bleiben die Hoden z. B. bei *Hyponeumeuta*, *Bombyx mori* L., *Attacus pavonia major* L., *Pygaera anachoreta* F., *Aglia tau* L.

Jede der beiden Hodenhälften besteht wohl bei der Mehrzahl der Makrolepidopteren aus vier Follikeln (Fig. 364), welche sich im Verlaufe

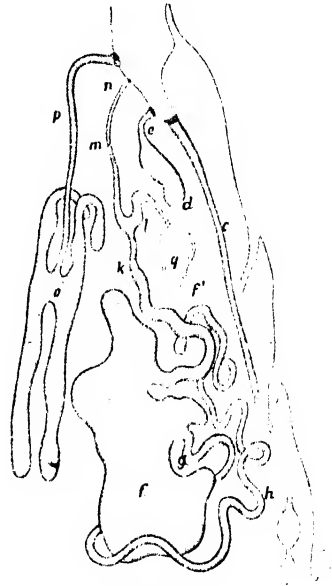


Fig. 363.

Schema des weiblichen Genitalapparates von *Limnophilus bipunctatus* Ct. Vergr. (Stitz 1904.)

c unpaarer Ovidukt. d Receptaculum seminis. e dessen Ausführungsgang. f Bursa copulatrix. g Mündung der Anhangsdrüse (h) der Bursa. k kegelförmiges Ende der Bursa. l, m Ausführungsgang der Bursa. o Kittdrüse. p deren Ausführungsgang. q Flacellum am Ausführungsgang der Bursa.

der Entwicklung derart aneinander lagern, daß die Septen, welche die Follikel voneinander trennen, sich sämtlich in einer zentralen Achse treffen und so die in der Fig. 364 dargestellte Orangenform zustande kommt. Die Hodenfollikel erfahren dann eine Torsion um ihre gemeinsame Achse und haben damit eine für alle Sphingiden charakteristische Entwicklungsstufe erreicht (Fig. 365). Bei den *Smerinthus*-Arten geht die Entwicklung insofern noch einen Schritt weiter, als die Septen der Hoden-

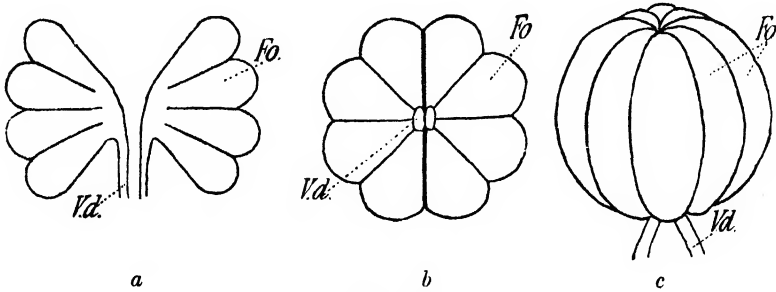


Fig. 364.

Schemata zur Erläuterung der Entstehung des Hodenbaues von Lepidopteren. (Röpke 1909.)

a frühes Stadium, jederseits 4 Follikel (Fo). b Zusammenschluß der beiden Hälften zu einem einheitlichen kugligen Gebilde, noch mit einer Haupttrennungsebene. c Gesamtansicht der Hodenkugel mit ihren 8 regelmäßig neben einander gelagerten Follikeln. Vd Vasa deferentia.

kapsel und deren Wandung vollständig degenerieren und verschwinden und so der Hoden vollkommen einkammerig wird. Am Ende jedes Hodenfollikels liegt eine unteilbare große Zelle, die Apikalzelle (oder Versonsche Zelle). Ihr Plasmakörper, welcher bei der Imago völlig degeneriert ist, erscheint als großer, heller, mit strahligen Ausläufern

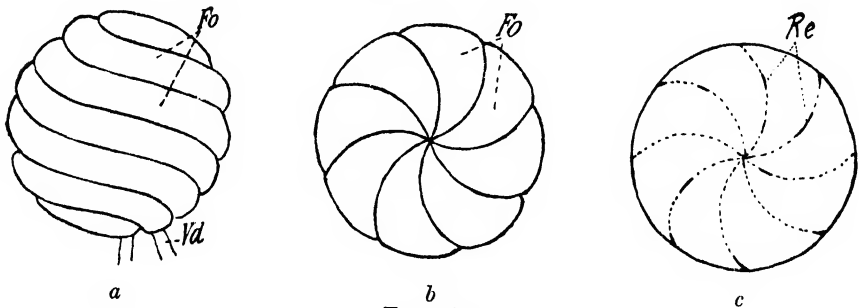


Fig. 365.

a Spiralige Torsion der Hodenfollikel (Gesamtansicht) von Lepidopteren. b schematischer Querschnitt durch a. c Schematischer Querschnitt durch den imaginalen *Smerinthus*-Hoden. Septen völlig geschwunden (durch punktierte Linien angedeutet). Verstreute Reste der Septen noch vorhanden. (Röpke 1909.)

Fo Follikel. Vd Vasa deferentia. Re Septenreste.

versehener Hof. In dem schließlich einkammerigen *Smerinthus*-Hoden lassen sich der ursprünglichen Anzahl der Follikel entsprechend immer noch acht Apikalzellen nachweisen (Röpke 1909).

Bei *Hepialis humuli* L. besteht jeder der beiden gesonderten Hoden aus vier deutlich getrennten, äußerlich erkennbaren Follikeln, welche rosettenartig miteinander verbunden sind, und zeigt somit ein primitives Verhalten. Die gemeinsame äußere Hodenkapsel fehlt hier vollständig,

jeder Follikel besitzt seine eigene Hülle (Brandt nach Cholodkowsky 1880).

Cholodkowsky (1880) unterscheidet bei den Lepidopteren folgende Typen des Hodenbaus: in einer ersten Gruppe mit paarigen Hoden als Grundtypus (embryonaler Typus) den oben beschriebenen Bau des *Hepialus*-Hodens (zwei gesonderte zusammengesetzte Hoden); ferner zwei gesonderte Hoden, deren jeder vier von einer gemeinsamen Hülle umgebene Follikel besitzt (larvaler oder Raupentypus), z. B. *Bombyx mori* L., *Gastropacha quercifolia* L., *Clostera anachoreta* F. und *Anastomosis* L., *Saturnia pyri* Schiff., *Agria tau* L.; — in einer zweiten Gruppe mit unpaarem Hoden: erstens einen Hoden mit median eingeschnürter Kapsel (*Lycaena*, *Adela*), den Chrysaliden- oder Puppentypus, da er erst im Puppenstadium zu beobachten ist, und zweitens einen einfachen Hoden ohne eingeschnürte Kapsel (*Pieris*, *Vanessa*, *Argynnis* usw., überhaupt die Mehrzahl der Lepidopteren). Diese Form bezeichnet Cholodkowsky (1884) als den definitiven oder Imaginaltypus.

Daß übrigens nicht jede Hodenhälfte aus vier Follikeln bestehen muß, lehrt unter den Mikrolepidopteren *Nemathois metallicus* Pod., bei welchem eine weit größere (nicht genau festgestellte) Anzahl konstatiert werden konnte (Cholodkowsky 1885).

Aus den unpaaren Hoden der *Smerinthus*-Arten entspringen die paarigen Vasa def., welche mit unregelmäßig gefalteter, weiter Öffnung bis in das Zentrum der Hodenkugel hineinragen; sie besitzen in ihrer Mitte eine stets deutlich sichtbare, mehr oder weniger schlank birnenförmige Anschwellung („Ampulle“), welche mit Röpke (1909) nicht, wie vielfach üblich, als Vesicula seminalis bezeichnet werden kann (Fig. 366). Die feinen Enden der Vasa def. münden in den Mittelpunkt je eines kurzen Schlauchstückes, des Duct. ejaculat. duplex (Cholodkowsky 1886, Röpke 1909), in welchen je eine accessorische schlauchförmige Drüse einmündet. Der Duct. ejaculat. simplex verdickt sich in seinem hinteren Abschnitt allmählich und bildet kurz vor seinem Ende unter plötzlicher Verjüngung eine tiefe Einschnürung, der eine ziemlich große blasige Anschwellung folgt, die Vesicula seminalis. Das

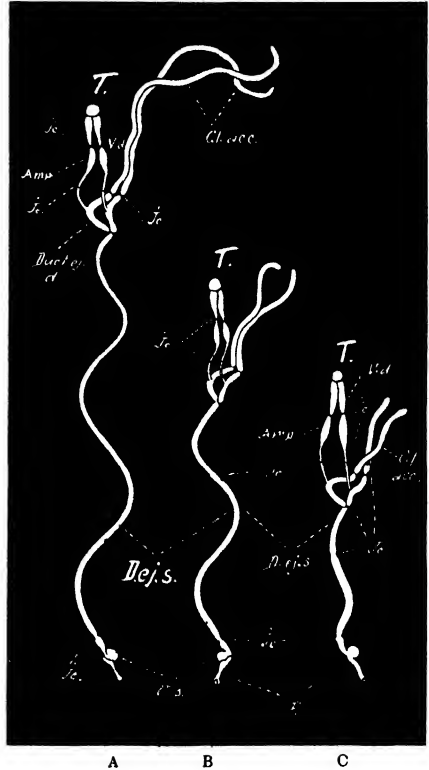


Fig. 366.

Innere Genitalorgane der *Smerinthus*-Männchen, $\frac{1}{1}$ Durchschnittsgrößen. A. *Smerinthus ocellata* L. B. *Sm. populi* L. C. *Sm. populi* var. *austrii*. (Röpke 1909.)
T Hoden. Vd Vasa deferentia. Amp Ampullen.
Ic Incisuren. Gl. acc accessorische Drüsen. D ef. d Ductus ejaculatorius duplex D ef. s Ductus ejaculatorius simplex. V's Vesicula seminalis. P Penis.
(Die einzelnen Schläuche sind in der Figur zu dick wiedergegeben.)

Endstück des Duct. ejaculat. simplex repräsentiert die „Penishülse“, in welcher als Kopulationsorgan der Penis liegt. — Charakteristisch für die *Smerinthus*-Männchen ist eine Anzahl im Verlaufe der Gonodukte befindlicher Einschnürungen. Alle Teile des männlichen Genitaltrakts sind zu einem dichten Knäuel zusammengelegt, dessen Windungen bestimmten Regeln folgen (Röpke 1909). Dabei variiert jedoch die Länge der Gonodukte und ihrer Adnexa innerhalb recht weiter Grenzen.

Bei den Mikrolepidopteren fand Stitz (1900) in gewissen Fällen ein recht kompliziertes Verhalten der Gonodukte. Die Hoden sind auch

hier in der Regel unpaar; von ihnen entspringen mit breiter Basis (Calyx) die paarigen Vasa def. (mit im Querschnitt sternförmigem Lumen), an welche sich ein Schaltstück von etwas abweichendem Bau (mit kreisförmigem Lumen) anschließt. Der dritte Abschnitt des Samenleiters mündet jederseits in eine Drüse, nachdem er sich zuvor erweitert hat („Vesicula seminalis“); in dieser Erweiterung gleicht er seinem histologischen Bau nach mehr der Drüse. Die Drüsenschläuche sind die eigentlichen Behälter der Spermatozoen. Dem distalen Ende jeder dieser beiden Drüsenschläuche sitzt eine accessorische schlauchförmige

Drüse an. Die paarigen Drüsenschläuche vereinigen sich zu dem unpaaren Gonodukt, der zunächst drüsigen Charakter hat und an dem sich histologisch und physiologisch drei aufeinanderfolgende Abschnitte unterscheiden lassen, zwischen welchen sich trennende Einschnürungen vorfinden und zwischen welche oft besondere Schaltstücke eingefügt sind.

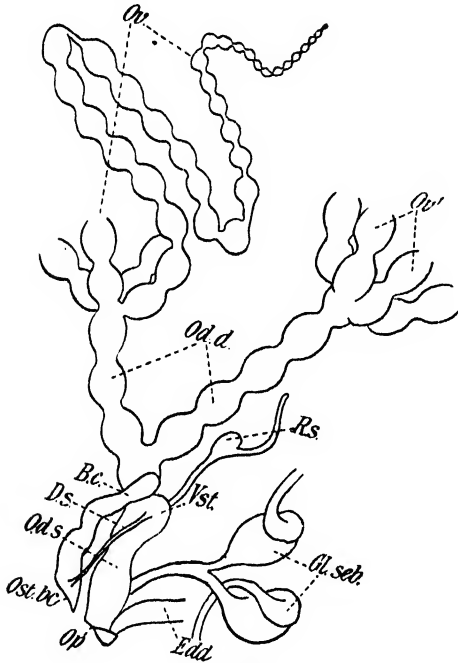


Fig. 367.

Weibliche Genitalorgane von *Smerinthus populi* L., rechts alle, links 3 Ovariolen abgeschnitten, ebenso die Anhangsschläuche der Glandulae sebaceae.

Ov, Ov* Ovarien. Od.d paariger Ovidukt. R.s Receptaculum seminis. V.st Vestibulum. B.c Bursa copulatrix. D.s Ductus seminalis. Od.s unpaarer Ovidukt. Ost.b.c äußere Öffnung der Bursa copulatrix. Op Genitalöffnung (Oviporus). Edd Enddarm. Gl.seb Kittdrüsen (Glandulae sebaceae).

Muskeln fehlen an dem ganzen Drüsenapparat. Es folgt nun der Ductus ejaculat., in welchen sich der unpaare drüsige Abschnitt des Gonoduktes fortsetzt; er ist muskulös, mit Chitin ausgekleidet und läßt in manchen Fällen selbst wieder zwei bis drei scharf gesonderte Abschnitte erkennen.

Der Bau der weiblichen Genitalorgane gestaltet sich folgendermaßen. Der kurze unpaare Ovidukt (Uterus) mündet nahe dem After nach außen (Fig. 367) und gabelt sich an seinem anderen Ende in zwei Äste (paariger Ovidukt oder paariger Uterus), deren jeder der Ausführungsgang von vier Ovarialröhren ist. Diese verlaufen voneinander gesondert, jedoch in jedem Ovarium eng aneinander gelagert, un-

regelmäßig schraubig-spiralig aufgerollt und in ihrer Gesamtheit scharf umgebogen. Durch Tracheen, Nerven und Fettkörper wird das Ganze zu einem kompakten Konvolut zusammengehalten. Die Enden der Ovarien sind zwar miteinander verbunden, aber nicht am Rückengefäß suspendiert (Röpke 1909). Wenn auch die Vierzahl der Ovarialröhren jederseits bei den Lepidopteren die Regel bildet, so kommen doch Ausnahmen vor. *Nematois metallicus* Pod. (Mikrolepidopt.) besitzt z. B. jederseits 20, 18, 16 oder 12, *Psyche helix* Sieb. jederseits 6, *Sesia scoliformis* Bkh. jederseits 14 Ovarialröhren (Cholodkowsky, A. und E. Brandt). — Die Eiröhren sind polytroph. Endfäden scheinen den Lepidopteren zu fehlen.

Der unpaare Ovidukt, hier mit Unrecht Vagina genannt, da er den Penis nicht aufnimmt, dient nicht zur Kopulation, sondern ausschließlich zur Eiablage. Das weibliche Kopulationsorgan mündet mit besonderer Öffnung an der Grenze zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegmente aus, es existieren also bei den Lepidopterenweibchen zwei Geschlechtsöffnungen. Bemerkt sei hier übrigens, daß Stitz (1901, 1902) bei *Tineola*

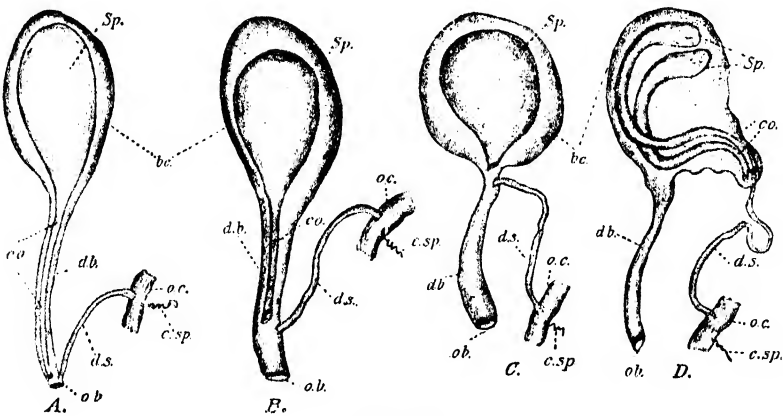


Fig. 368.

Vier Schemata zur Erläuterung des Verhaltens der Bursa copulatrix, der Spermatophoren und des Ductus seminalis bei den Lepidopteren. (Petersen 1907.)

Sp Spermatophoren. bc Bursa copulatrix. co Collum der Spermatophore. db Ductus bursae. oc unpaarer Ovidukt. csp Glandulae sebaceae. ds Ductus seminalis. ob Ostium bursae.

insofern ein eigenartiges Verhalten feststellen konnte, als Gonodukt und Enddarm gemeinsam ausmünden¹⁾).

Die stark chitinisierte Kopulationsöffnung führt in die Bursa copulatrix, welche sackförmig und stark muskulös erscheint und bei der Kopulation zunächst das Sperma aufnimmt. Nicht weit von der Mündung der Bursa tritt aus dieser ein feiner gewundener Kanal aus, der „Ductus seminalis“, welcher andererseits in den unpaaren Ovidukt mündet, beide Abschnitte des Genitaltraktes also miteinander in offene Verbindung setzt. Dieser Verbindungsschlauch ist bisweilen von enormer Länge (bei *Acidalia aversata* L. z. B. 38 Mal länger als der Durchmesser der Bursa. — Petersen 1907.) In der Bursa liegen in Spermatophoren eingeschlossen die Spermatozoen. Die Form der Spermatophoren ist

¹⁾ Bei *Nematois metallicus* Pod. fand Cholodkowsky (1885) die Bursa copulatrix nur schwach entwickelt, die hier auch weder gesondert ausmündet, noch durch einen Kanal mit der Vagina verbunden ist.

nach Petersen (1907) für jede Schmetterlingsart charakteristisch (Fig. 368). Stets wenden die Spermatophoren ihre Mündung der Öffnung des Ductus seminalis zu. Die Wand der Spermatophore besteht aus chitinöser (in Kalilauge nicht löslicher) Substanz und wird im Ductus ejaculatorius des Männchens gebildet.

Dem Einmündungsporus des Ductus seminalis gegenüber hat der unpaare Ovidukt eine halbkuglige Auftreibung („Vestibulum“), in welcher gewöhnlich ein Ei liegt. In dies Vestibulum mündet der Ausführungsgang des Receptaculum seminis („Canalis spiralis“). Dieses selbst wird durch eine einseitige Auftreibung des Anhangsschlauches repräsentiert, dessen proximaler Teil als Ductus receptaculi seminis, dessen distaler als Anhangsschlauch im engeren Sinne bezeichnet zu werden pflegt. In dieses Anhangsorgan dringt wenigstens bei den befruchteten *Smerinthus*-Weibchen immer nur ein geringer Teil der Spermatozoen ein, deren Hauptmasse in der Bursa zurückbleibt.

Schließlich münden in den unpaaren Ovidukt noch die paarigen Kittdrüsen („Glandulae sebaceae“) mit unpaarem Ausführungsgang („Ductus sebaceus“) ein. Das Sekret jeder der langen schlauchförmigen Drüsen sammelt sich in einem blasenförmigen Reservoir; es erhärtet an der Luft schnell und verkittet so die abgelegten Eier mit ihrer Unterlage (Röpke 1909). Petersen (1907) vermisse diese Drüsen bei denjenigen Lepidopteren, welche ihre Eier nicht ankleben. — Am Anfang des Eileiters in unmittelbarer Nähe der Geschlechtsöffnung liegt eine paarige Drüse, die vielleicht als Duftdrüse („Glandula odorifera“) gedeutet werden kann.

Bemerkenswert sind die Anomalien, welche von Röpke (1909) an *Smerinthus*-Bastarden konstatiert wurden: „Die am inneren Genitalapparat auftretenden Anomalien können entweder ein Plus oder ein Minus in der Ausgestaltung desselben bedeuten. Ersteres äußert sich z. B. darin, daß überzählige Anhangsdrüsen auftreten.“ So können bei den ♂ statt der zwei normalen drei accessorische Drüsen entwickelt sein, oder eine oder beide Drüsen gabeln sich. Der Ductus ejaculat. simplex kann auf eine weite Strecke gespalten sein oder gabelt sich nur auf kurze Strecken. Namentlich an den Ampullen treten hypertrophische Vergrößerungen (Anschwellungen, Ausbuchtungen, Nodositäten usw.) auf. Ferner kann eins der Vasa def. ohne Anschluß an die übrigen Gonoduktteile frei in der Leibeshöhle endigen, und in diesem Falle kann der Duct. ejaculat. dieser Seite fehlen. Das andere Vas def. bleibt entweder normal oder mündet abnorm direkt in den unpaaren Duct. ejaculat; es fehlen dann auf beiden Seiten die paarigen Duct. ejaculat. dupl. — In anderen Fällen geht die Rückbildung so weit, daß nur der Hoden und zwei rudimentäre Vasa def. erhalten bleiben, welche entweder gesondert blind in der Leibeshöhle endigen oder mit ihren distalen Enden zusammen treten. Der übrige Genitaltrakt fehlt dann entweder ganz oder erhält sich nur in Resten. Übrigens treten diese Mißbildungen nicht bei allen Bastarden auf, sondern deren Genitaltraktus kann auch normal entwickelt sein; doch überwiegt der Prozentsatz an anormalen Stücken bedeutend den der normalen. Auch die Genitalorgane weiblicher Bastarde weisen weitgehende Abnormitäten auf, die von Röpke beschrieben worden sind, auf dessen Mitteilungen hier verwiesen sei.

17. Diptera. Die Ovarien von *Culex pipiens* L. und *Anopheles bifurcatus* L. haben die Form zweier ovaler Säckchen, welche distal in den Endfaden, proximal in den ziemlich weiten (paarigen) Ovidukt

in seinem weiteren Verlaufe wieder verengten, unpaaren Ovidukt. Unweit der Genitalöffnung münden bei *Culex* vier Anhangsorgane ein, drei kuglige Blasen mit ziemlich langem Ausführungsgang (Receptacula seminis) und eine unpaare keulenförmige Drüse (Ektadenie). Die Ausführungsgänge zweier Receptacula verschmelzen miteinander, und der Ausführungsgang des dritten mündet mit diesem Gange zusammen nahe bei dem Drüsengange (Adenoduct) in die Vagina ein (Kulagin 1901). — Bei der Gattung *Anopheles* ist nur ein Receptaculum vorhanden, während *Mansonia* (Culicinae) deren zwei besitzt. Am größten ist das Receptaculum bei *Anopheles*, am kleinsten erscheinen die drei Samenbehälter der Gattung *Culex*. Sie sind nach der Kopulation mit Sperma gefüllt, welches in ihnen bei den überwinternden Weibchen den Winter überdauert (Neveu-Lemaire 1902).

Die Ovarien der pädogenetischen Cecidomyiden-Larven liegen als helle rundliche Ballen, in denen man die Eifollikel erkennt, am Hinterende zweier symmetrischer Fettkörperlappen (Fig. 369). Embryonal im 11. Segmente angelegt, werden sie später in das 10. Segment verschoben. Von den Ovarien lösen sich nach und nach die Eifollikel los und beginnen sich im mütterlichen Körper zwischen dessen Geweben in der Leibeshöhle zerstreut zu entwickeln (Fig. 370). Zur Ernährung der Larven wird zunächst der Fettkörper der Mutterlarve verbraucht, dann zerfallen deren übrige Organe, und schließlich bleibt nur das Chitin der Mutter übrig. Ein aktives Auffressen der Mutter von seiten der Töchter findet nicht statt, vielmehr erfolgt deren Ernährung auf osmotischem Wege durch die den Embryo bis kurz vor der „Geburt“ umschließenden Hüllen (Kahle 1908).

Bei *Calliphora erythrocephala* Meig. fand Dufour zwei rote je nur aus einem Follikel bestehende Hoden (vgl. Histiologie des Hodens), paarige Vasa deferentia, an deren Vereinigungsstelle ein Paar von accessorischen Drüsen mündet, und den unpaaren Samengang, dessen Anfangsteil etwas erweitert erscheint. Die sonst bei den Dipteren verbreiteten Vesiculae seminales sollen bei *Musca*, *Calliphora*, *Pollenia* u. a. fehlen. Die gestreckt birnenförmigen, in der Nähe ihrer Spitze ringförmig eingeschnürten Hoden liegen nicht in derselben Transversalebene, sondern der rechte ist etwas nach hinten gerückt. Die Anhangsdrüsen will Brüel (1897) als Prostata bezeichnen. Sie liefern während der Puppenperiode (später nicht mehr) ein Sekret von milchiger Beschaffenheit, welches das Sperma umhüllt und verdünnt und nicht in die Receptacula des Weibchens übertritt, sondern im Uterus zurückbleibt. Der unpaare Samenleiter ist anfangs drüsigen und geht kaudalwärts in den muskulösen (unpaaren) Ductus ejaculatorius über. Dieser besitzt an seinem distalen Ende ein unpaares sackförmiges muskulöses Anhangsorgan mit einem Chitinkörperchen. Das fragliche Organ wird von Brüel (1897), der es zuerst fand, eingehend beschrieben und als Samenpumpe aufgefaßt.

Die Musciden besitzen zwei Ovarien, kurze paarige Ovidukte, einen mehr oder minder langen, unpaaren Ovidukt, in welchen drei blasenförmige gestielte Receptacula seminis einmünden, sowie zwei accessorische Drüsen. Die Anzahl der wie bei allen Dipteren polytrophen Ovariolen ist eine ziemlich beträchtliche (zehn jederseits bei *Sarcophaga*); sie werden durch Endfäden miteinander verbunden (welche bei *Tipula* und *Bibio* fehlen) und enthalten (unilokuläre Ovariolen) je nur ein reifes Ei (*Sarcophaga*, *Bibio*) oder drei bis vier Fächer (*Tipula oleacea* L.). Bei *Bibio marci* Latr. und *hortulana* L. ist das sehr große

traubenförmige Ovarium von einer gemeinsamen peritonealen Hülle umgeben, der ein reiches Tracheennetz aufliegt. Bei *Tabanus tropicus* L. setzen sich die Endfäden an die gemeinsame Hülle an (Groß 1903). Die paarigen Eileiter sind nach Holmgren (1903-04) drüsig und enthalten der chitinösen Intima. Ihre Pleura ist muskulös. Der unpaare Ovidukt und seine Anhangsorgane besitzen eine Chitinintima.

Bei denjenigen Dipteren, deren Larven als Parasiten leben, kann die Embryonalentwicklung im mütterlichen Genitaltraktus weit vorschreiten,

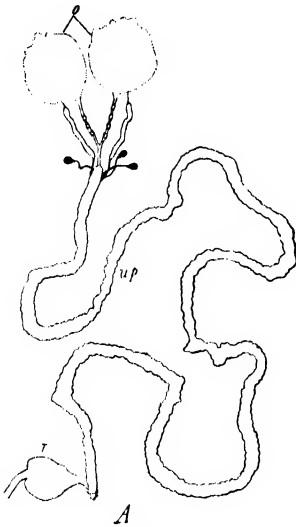


Fig. 371.

Weibliche Geschlechtsorgane von *Gonia atra* Meig. (von der Ventralseite gesehen). Vergr. (Pantel 1910.)

o Contour der Ovarien. up Uterus (erweiterte hintere Partie). r Rectum. A Genitalöffnung.

so daß die jungen Tiere im Larvenzustande in den Körper des Wirtes gelangen. Dementsprechend ist der mütterliche Uterus stark modifiziert und erreicht eine beträchtliche Ausdehnung. Bei *Gonia* schließen sich an die Ovarien zwei enge Ovidukte an, welche an ihrem Ende zu einem engen distalen Uterusabschnitt verschmelzen (Fig. 371). An diesen schließt sich der ungeheuer verlängerte, erweiterte, hintere Uterusabschnitt an, in welchem die Embryonalentwicklung stattfindet; dieser Uterusabschnitt ist im Interesse des Gasaustausches der Embryonen reich mit Tra-

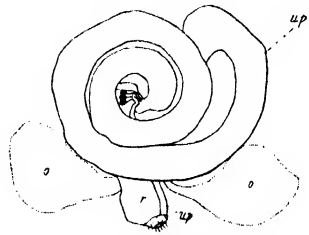


Fig. 372.

Weibliche Geschlechtsorgane von *Echinomyia fera* L. im Zustande der Gravidität. Vergr. (Pantel 1910.)

o Contour der Ovarien. up erweiterter Uterus. r Rectum.

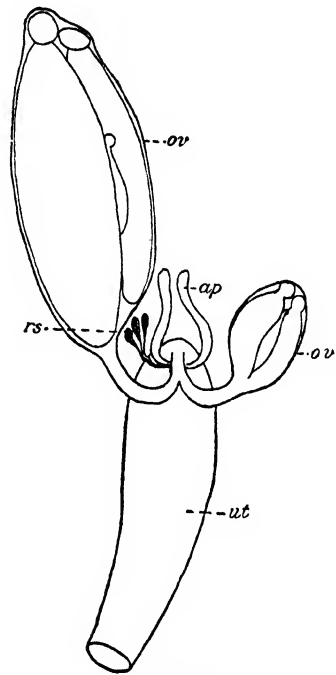


Fig. 373.

Weiblicher Geschlechtsapparat von *Mesembrina meridiana* L., halbschematisch. Vergr. (Cholodkowsky 1908.)

ov Ovarien. rs Receptacula seminis. ap Anhangsdrüsen. ut Uterus.

cheen ausgestattet. Die drei langgestielten Receptacula münden nahe seinem distalen Ende in den erweiterten Uterusabschnitt ein, welcher auch die Ausführungsgänge zweier accessorischer Drüsen aufnimmt. — Bei den Sarcophaginen und Miltogramminen, bei welchen die Larven schon im Uterus der Mutter die Eischale sprengen und in geringerer Anzahl, aber stattlicherer Körpergröße produziert werden, bleibt der Endabschnitt des Uterus zwar kurz, erweitert sich aber zu einer weiten Tasche. — Der Uterus der Echinomyien (Fig. 372) erfährt eine enorme Erweiterung und Verlängerung. Eingehendere Daten über diese mit der Vivi- oder Ovoviviparität zusammenhängenden Verhältnisse findet man bei Pantel (1910). — Die Eier erhalten ihr Nährmaterial schon in den Eiröhren (von den stark entwickelten Nährzellen) und wachsen im Uterus nur noch wenig. Bevor sie in den Uterus gelangen, bildet dessen Epithel zahlreiche zottige Falten, deren Zellen sich rasch vermehren; die Falten bilden infolgedessen Verzweigungen und zerfallen teilweise. So entsteht ein System unvollständig geschlossener, mit seröser Flüssigkeit gefüllter Räume, welche die reifen Eierstockseier aufnehmen und allseitig umwachsen. Die sich entwickelnden Larven wachsen — vielleicht unter Verbrauch der serösen Flüssigkeit — heran, die Wände der sie umschließenden Räume dehnen sich stark aus und werden unter Verlust ihrer Kerne schließlich zu dünnen chitinösen Hüllen (*Sarcophaga*); Cholodkowsky 1908.

Bei *Mesembrina meridiana* L. (Fig. 373) ist das eine Ovarium bedeutend größer als das andere, und jedes besteht aus nur drei Ovariolen, die von einer gemeinsamen Hülle umschlossen sind. Nur eine dieser Ovarialröhren ist schließlich vollständig entwickelt und enthält ein sehr großes Ei; die zweite erscheint kleiner, die dritte rudimentär. Die Abbildung zeigt ferner die für die Dipteren charakteristischen drei Receptacula und zwei kleine tubulöse Anhangsdrüsen. Die Eier nehmen hier im Uterus keine Nahrung auf und vergrößern sich nicht merklich; dagegen kommt es schon in der Ovarialhöhle zur Ausbildung einer Ovarialplacenta. Nachdem das Ei durch die Nährzellen reichlich mit Dotter versehen worden ist, werden die Zellen des Eiröhrenepithels, welche ihrer Lage nach der künftigen Dorsalseite des Eis entsprechen, höher, und in ihrem Bereiche wölbt sich die Wand gegen das Ei hin vor, während sich die übrigen Epithelzellen mehr und mehr abplatteten. Das verdickte Epithel legt sich der Eioberfläche dicht an und sorgt wahrscheinlich für dessen Ernährung. Zugleich mit der Ausbildung des Chorions wird die wachsende Placenta scharfer begrenzt und nimmt die Form einer gegen das Ei hin vorspringenden Epithelfalte an. Da das Chorion die Oberfläche des Epithels überzieht, macht es die Faltenbildung mit, und so entsteht eine Längsrinne auf der Rückenseite des Eies. Die Placenta wird weiterhin zu einer Rinne, in welche von außen her Tracheen eindringen, und schließlich zu einem geschlossenen Kanal. Dabei werden ihre Zellen niedriger, erhalten vakuolisiertes Plasma, und der von ihnen umschlossene Kanal füllt sich mit einer körnigen Masse (Sekret oder Zerfallsprodukte?), welche vielleicht durch die Chorionporen vom Ei aufgenommen wird (Fig. 374, 375 a, b, c); Cholodkowsky 1908.

Bei *Musca larvipara* Portschinsky liegen sonst die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Mesembrina meridiana* L., doch fehlt die Ovarialplacenta vollständig. Die Ovarien der lebendig gebärenden *Theria muscaria* L. sind asymmetrisch, klein und bestehen je aus nur einer Eiröhre. Die Eier dieser Art und von *Sarcophaga* haben kein Chorion.

Bei der nicht viviparen *Mesembrina mystacea* L. setzen sich die Ovarien aus einer größeren Anzahl (je acht) von Ovariolen zusammen und sind symmetrisch entwickelt. Eine Ovarialplacenta konnte von Cholodkowsky auch hier konstatiert werden.

Die Vagina der Tachinen ist enorm verlängert, gewöhnlich spiralig aufgerollt und nimmt die sich entwickelnden Eier auf, wobei diese mit einer dünnen Hülle umgeben werden, welche mit dem Epithel der Vagina in Verbindung steht (Cholodkowsky).

Nach Massonat (1909) besteht der männliche Genitalapparat der Pupiparen aus folgenden Abschnitten: Die Hoden sind paarig und stellen je einen vielfach gewundenen, eine ziemlich kompakte Masse bildenden einfachen Schlauch dar, dessen distales Ende birnenförmig aufgetrieben erscheint, während das proximale unter merklicher Erweiterung in das jederseitige Vas def. übergeht. Die gewundenen Vasa def. vereinigen sich zu dem unpaaren, ziemlich langen Ductus ejaculat., in dessen distales Ende vier accessorische Drüsen einmünden, deren je zwei einen gemeinsamen Ausführungsgang besitzen.

Die weiblichen Keimdrüsen von *Hippobosca camelina* Leach. bestehen aus zwei kompakten ovoiden Ovarien, deren jedes vier Eier in verschiedenen Entwicklungszuständen enthält. Diese sind von einer gemeinsamen mehr oder minder muskulösen Hülle umgeben, welche die Wand des Ovars darstellt. Die Ovarien treten abwechselnd in Funktion: während aus dem einen ein Ei in den Uterus gelangt, beginnen an einer Eizelle des anderen die Reifungsvorgänge. — An jedes Ovarium schließt sich ein kurzer Ovidukt an, in dessen Endpartie nahe der Mündung in das „Atrium“ Sperma Massen liegen. Die paarigen Ovidukte münden in ein kurzes unpaares Schlauchstück (Berlese's „Atrium“) ein, an welches sich der weite Uterus anschließt. Der Uterus nimmt die ganze Ventralseite des Abdomens ein und ist sehr erweiterungsfähig. Man kann seine vordere Partie als Uterus im engeren Sinne von der durch eine Falte gesonderten Vagina, seinem hinteren Abschnitte, unterscheiden. Der Uterus kann durch besondere Pro- und

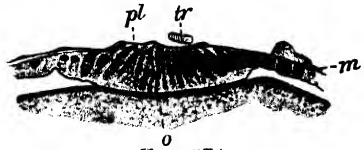


Fig. 374.

Querschnitt durch die soeben entstehende Placenta ovarica von *Mesembrina meridiana* L. Vergr. (Cholodkowsky 1908.)

pl Placenta. tr Trachee. m Muskelwand der Eiröhre. o Ei.

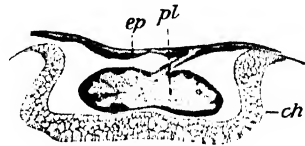


Fig. 375 a.

Querschnitt durch die zu einem Kanal gewordene Placenta ovarica von *Mesembrina meridiana* L. Vergr. (Cholodkowsky 1908.)

ep Follikelepithel. pl Placenta. ch Chorion.

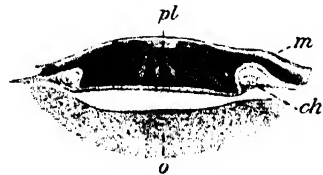


Fig. 375 b.

Querschnitt durch die weiter entwickelte Placenta von *Mesembrina* Vergr. (Cholodkowsky 1908.)

ch das sich bildende Chorion. Sonst Bez. wie in der vorherg. Fig.

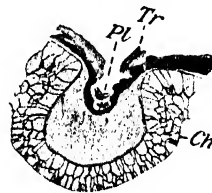


Fig. 375 c.

Querschnitt durch die zu einer tiefen Rinne gewordene Placenta von *Mesembrina*. (Cholodkowsky 1908.)

Bez. wie früher.

Retraktoren bewegt werden und ist reich mit Tracheen ausgestattet. Von Anhangsdrüsen findet sich eine vordere sehr kurze (fälschlich von Dufour als Receptaculum seminis gedeutete) und eine hintere, welche aus zahlreichen verschlungenen Schläuchen mit gemeinsamem Ausführungsgänge besteht. Sie produzieren eine milchige Flüssigkeit, welche zur Ernährung der Larven im Uterus dient, die bekanntlich erst unmittelbar vor der Verpuppung den mütterlichen Körper verlassen. Bei *Hippobosca* münden die Ausführungsgänge der paarigen Drüsen gemeinsam (Massonat), bei *Melophagus* gesondert in das „Atrium“ (Dufour).

18. Siphonaptera. Die Ovarien von *Ceratopsyllus canis* Curtis sind büschelförmig, und jedes besteht aus einer Reihe deutlich voneinander abgegrenzter Zellen, ein bei den Insekten nicht gewöhnliches Verhalten. Eine Scheidewand fehlt zwischen Endkammer und Endfaden. Die kurzen paarigen Ovidukte münden in den „jederseits hornartig ausgebauchten Uterus“ ein. Nicht weit von der Genitalöffnung mündet in die Vagina mit einem in seiner Mitte ampullenförmig erweiterten Gange

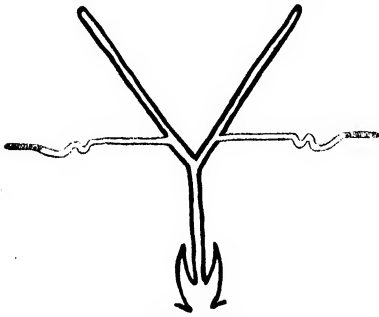


Fig. 376.

Schema des männlichen Genitalsystems von *Carabus*. (Escherich 1894.)

das Receptaculum ein. Kurz vor dem blinden Ende dieses Ganges mündet ein distal dichotomisch gegabelter Schlauch, dessen beide Endäste basal etwas erweitert sind; der eine dieser Äste endet blind, der andere trägt an seinem Ende die aus zwei differenten Abschnitten bestehende Samentasche, deren Ausführungsgang und Zuleitungskanal er darstellt. Der blinde sowie der die Samentasche tragende Kanal sind im größten Teil ihrer Ausdehnung mit einzelligen Drüsen umgeben, deren Sekret eine Kittsubstanz sein dürfte (Landois 1866).

Die paarigen Hoden sind eichelförmig. Der aus der Vereinigung der Vasa def. entstandene unpaare Samenleiter trägt zwei Paare von Anhangsdrüsen und mündet in den Penis ein.

19. Coleoptera. Es kann hier nicht unsere Aufgabe sein, alle verschiedenen Typen der Genitalorgane der Käfer im Einzelnen zu beschreiben; wir beschränken uns auf eine Auswahl, um zunächst mit Escherich (1894) zu zeigen, daß und wie sie aufeinander zurückgeführt werden können.

Sehr einfach gestalten sich die Verhältnisse bei *Carabus morbillosus* Panz. (Fig. 376). Der Hoden ist ein einfacher Blindschlauch jederseits, welcher, sich aufwindend, ein Knäuel bildet, aus dem das Ende des Schlauches frei hervortritt. Eine feine Tunica propria umhüllt das ganze Konvolut. Indem sich das ca. 5 cm lange Vas def. aufknäuelte, entsteht ein Nebenhoden (Epididymis). Am Vas def. sind histiologisch zwei Abschnitte zu unterscheiden, der drüsige Teil, welcher funktionell der hier nicht entwickelten Anhangsdrüse („Mesadenie“, wie Escherich die mesodermalen Anhangsdrüsen des Genitalapparates nennt) entspricht, und die Samenblase mit gonopleuralem Ringmuskelgeflecht. Die Vasa def. münden rechts und links in je eine „Ektadenie“ (d. h. nach Escherich's Bezeichnung in eine ektodermale Anhangsdrüse) ein, die ziemlich umfangreich

und mehrfach unregelmäßig gewunden erscheint. Sie besteht aus einer äußeren Längsmuskellage, einer dünnen bindegewebigen Schicht mit feinen Tracheen, einer inneren Ringmuskelschicht, einer Lage von Ersatz- oder Regenerationszellen des Drüsenepithels und dem Drüsenepithel selbst, welches das Lumen begrenzt und einen Stäbchensaum trägt. — Der unpaare Ductus ejaculat. ist verhältnismäßig kurz (5 mm) und zeigt einen etwas anderen Bau als die Ektadenien.

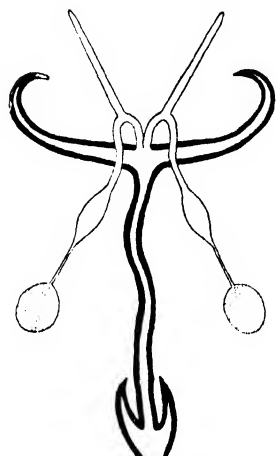


Fig. 377.

Schema des männlichen Genitalsystems von *Blaps*. (Escherich 1894.)

Einen zweiten Typ stellt der Genitalapparat von *Blaps gigas* L. (Fig. 377) dar. Die Hoden sind annähernd nierenförmigen und bauen sich je aus zwei von kurzen radiären Blindschläuchen gebildeten Büscheln auf. Die beiden je einem Büschel angehörigen Vasa efferentia vereinigen sich zum Vas def., an welchem drei Abschnitte zu unterscheiden sind: die Vesicula seminalis und der zwischen ihr und dem Hoden sowie zwischen ihr und dem Duct. ejaculat. gelegene Abschnitt. Der distale Abschnitt ist zart und dünn, seine Wand baut sich aus einem zylindrischen Epithel und einer dünnen Muscularis auf; seine Funktion ist die Ausleitung des Spermas. Die Vesicula seminalis ist hufeisenförmig, hat plattes Epithel und ein weiteres Lumen. Der dritte Abschnitt ist drüsig. und ihm hängen die Mesadenien an (an jedem Vas def. eine). Am Ende des unpaaren Ductus ejaculat., da wo die Vasa def. einmünden, finden sich zwei mächtige Ektadenien.

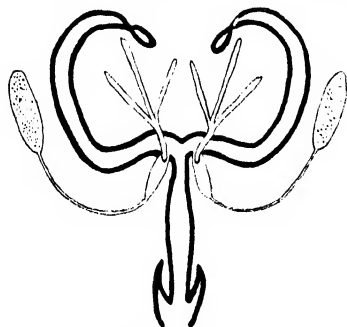


Fig. 378.

Schema des männlichen Genitalsystems von *Hydrophilus*. (Escherich 1894.)

Der (10 cm) lange Duct. ejaculat. ist vielfach gewunden und besteht aus einer sehr starken Ringmuskelschicht, Bindegewebe, dem Gonoderm und der Chitinintima.

Einen dritten noch komplizierteren Bautypus des männlichen Geschlechtsapparates repräsentiert *Hydrophilus* (Fig. 378). Die großen länglichen

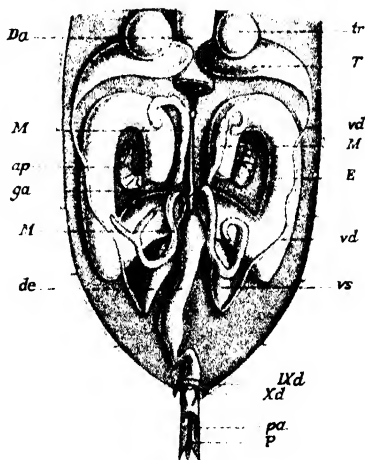


Fig. 379.

Männliche Genitalorgane von *Hydrophilus piceus* L., schwach vergr. (Escherich 1894.)

Da Darm. tr Tracheensack. ap Anhangsdrüse der Ektadenie. ga letztes Abdominalganglion. IXd, Xd Dorsalplatte des 9. und 10. Abdominalsegmentes. pa Parameren. P Penis. T Hoden. vd Vas deferens. vs Vesicula seminalis. M Mesadenie. E Ektadenie. de Ductus ejaculatorius.

Hoden liegen quergestellt an der Dorsalseite nahe dem Metathorax und berühren einander dorsal vom Darm mit ihren Enden (Fig. 379). Jeder Hoden besteht aus einer großen Anzahl feiner, ca. 1 mm langer Blindschläuche in radiärer Anordnung um einen in der Längsachse verlaufenden Ausführungsgang, der sich in das Vas def. fortsetzt. Dieses ist zartwandig (Epithel und zarte Muscularis) und dient nur als Ausführungsgang ohne Nebenfunktionen. Sein Ende schwillt zur Vesicula seminalis an, die mit schmalen Hals in die mächtige Ektadenie einmündet, nachdem sie zuvor eine Glandula mucosa (Mesadenie) aufgenommen hat.

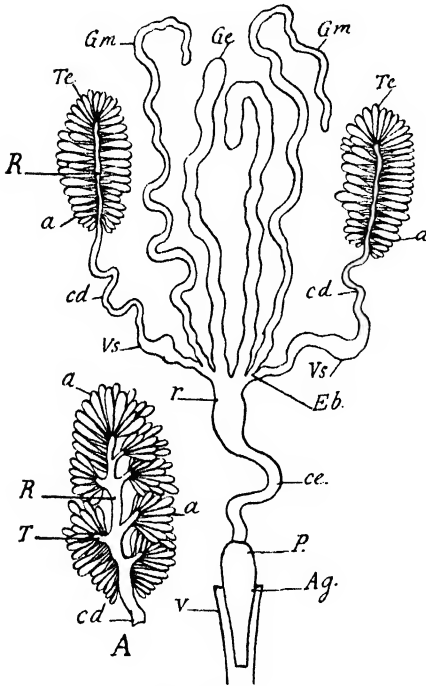


Fig. 380.

Genitalapparat eines Käfers mit traubenförmigen Hoden. (Bordas 1900.)

Te traubenförmige Hoden. *a* Hodenfollikel. *R* Samenkanal. *cd* Vas deferens. *Vs* Vesicula seminalis. *Ge* Ektadenie. *r* distale Partie des Ductus ejaculatorius. *ce* Anhangsdrüsen (Mesadenien). *Eb* Mündungsstelle. *Ag* äußere Genitalien. *A* vergrößerte Hodentraube. *T* Seitenkanäle des Sammelganges.

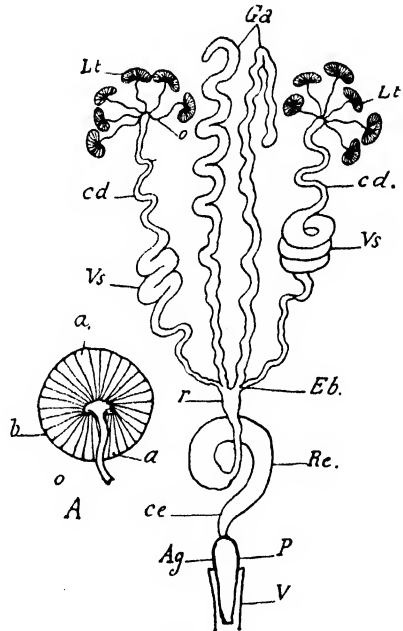


Fig. 381.

Geschlechtsorgane eines Käfers mit zusammengesetzten büschelförmigen Hoden, halbschematisch. (Bordas 1900.)

Lt Hodenläppchen. *A* ein solches stärker vergr. *b* Hülle. *a* Ampullen. *o* Vas efferens. *cd* Vas deferens. *Vs* Vesicula seminalis. *Ga* Ektadenie. *Eb* Mündungsstelle in den Ductus ejaculatorius (*ce*), *r* dessen Anfangserweiterung. *Re* seine Erweiterung. *Ag* äußere Genitalien. *P* Penis. *V* Valvae.

Diese Mesadenien sind jederseits in Dreizahl vorhanden, lang und schlauchförmig und besitzen einen gemeinsamen Stamm; sie können sich an ihren Enden nochmals gabeln. — Die Ektadenien sind so mächtig entwickelt, daß sie fast zwei Drittel des ganzen Abdomens einnehmen, und tragen an ihrem blinden Ende noch je eine kleine Anhangsdrüse. Sie vereinigen sich zur Bildung des unpaaren Ductus ejaculatorius.

Vergleicht man diese drei von Escherich beschriebenen und nebeneinandergestellten männlichen Genitalsysteme miteinander, so ergibt sich folgendes: Bei den Carabiden ist die Arbeitsteilung nur schwach angedeutet; „ein einfacher Blindschlauch auf jeder Seite hat die Funktion der Samenproduktion, der Samenaufbewahrung und der Schleim-

sekretion zu erfüllen. Dieser Blindschlauch mündet in je einen etwas stärkeren Schlauch (Ektadenien), durch deren Vereinigung ein unpaarer Ausführungsgang entsteht (Ductus ejaculatorius). Diese letzteren sind sekundäre Gonodukte, welche durch Hauteinstülpung entstanden sind. Bei *Hydrophilus* liegt derselbe Grundplan vor wie bei *Carabus*, nur besteht insofern ein Unterschied, als bei *Hydrophilus* eine Differenzierung des einfachen Blindschlauches in Hoden, Vas. deferens, Vesicula seminalis und Anhangsdrüsen stattgefunden hat. Das Prinzip der Arbeitsteilung ist bei *Hydrophilus* in der weitgehendsten Weise durchgeführt, während es bei *Carabus* nur schwach angedeutet ist." Der Genitalapparat von *Blaps* repräsentiert eine Zwischenform zwischen diesen beiden, wie ein vergleichender Blick auf die Figuren leicht erkennen läßt. Ob eine Zurückführung der verschiedenen männlichen Geschlechtsorgane aller Coleopteren auf einen Grundtypus möglich sei, läßt Escherich unentschieden.

Bordas (1900) unterscheidet nach dem Bau der Hoden zunächst zwei Gruppen:

1. Käfer mit einfachen tubulösen Hoden (Fig. 382);

2. Käfer mit zusammengesetzten Hoden. Diese zerfallen wieder in zwei Abteilungen:

a) mit büschelförmigen (Fig. 381),

b) mit traubenförmigen Hoden (Fig. 380).

Zu den Coleopteren mit einfachen tubulösen Hoden gehören die Carabiden, Cicindeliden und Dytisciden, deren männlicher Genitaltractus einen primitiven Bautypus zeigt. Die Hoden sind fast regelmäßig zylindrisch und aufgewunden und liegen jederseits vom Enddarm. An ihrem vorderen, bisweilen ovoiden und schwach erweiterten Ende entstehen die Geschlechtszellen, während ihr mehr oder minder erweitertes Hinterende als Vesicula seminalis dient. Sie übertreffen $1\frac{1}{2}$ bis zweimal die Länge des ganzen Körpers. Der übrige Teil des Geschlechtsapparates besteht aus zwei accessorischen Drüsen (Ektadenien), welche bei den Carabiden und Dytisciden gewunden, bei den Brachininen, Feroniinen und Cicindeliden weit, voluminös, blasenförmig und hakenartig gekrümmt sind; ferner aus dem gewöhnlich kurzen schlauchförmigen Ductus ejaculat. und den äußeren Kopulationsorganen. Histiologisch besteht der Hoden aus einer sehr zarten äußeren Hülle und den Genitalzellen. Die Anhangsdrüsen besitzen eine Pleura aus zirkulären und longitudinalen Fasern und eine zarte Basalmembran, welcher innen das zylindrische Drüsenepithel auf-

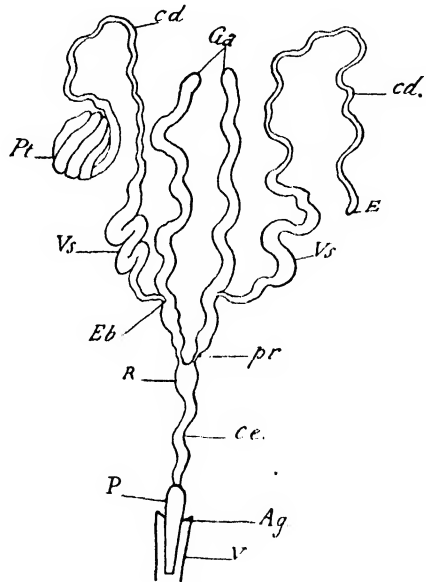


Fig. 382.

Allgemeines Schema der männlichen Geschlechtsorgane der Käfer mit einfachen tubulösen Hoden. (Bordas 1900.)

Pr Hodenknäuel. *E* blindes Ende des Hodens. *cd* Vas deferens. *Vs* Vesicula seminalis. *Ga* Ektadenien. *Eb* Mündung der Vasa deferentia in die Ektadenien. *pr* verschmälerte Partie der Anhangsdrüsen (*Ga*). *ce* Ductus ejaculatorius *R* dessen erweitertes distales Ende. *Ag* äußere Genitalien. *P* Penis. *V* Valvula

liegt. Den Duct. ejaculat. umgeben Ring- und Längsmuskeln; seine aus kubischen oder platten Zellen aufgebaute Epithelwand hat an der Basis eine zarte Basalmembran, an der Oberfläche eine chitinöse Intima.

Zusammengesetzte büschelförmige Hoden finden sich bei den Cetoninen, Copriinen, Geotrupinen, Aphodiinen, Melolonthinen (mit Ausnahme einiger Gattungen), Cerambyceiden und Curculioniden. Die paarigen Hoden bestehen je aus 2—12 Lappen, welche ei-, kugel- oder linsenförmig erscheinen und aus 50—100 und mehr Follikeln bestehen, welche direkt in ein zentrales Reservoir einmünden, aus welchem das Vas efferens entspringt, das sich in das Ende des Vas def. öffnet. Bisweilen (z. B. Cerambycidae) münden die Vasa efferentia in verschiedener Höhe längs des Anfangsteiles des Vas def. in dieses ein. Die Vasa def. sind immer paarig, zylindrisch und zuweilen aufgewunden; ihr hinteres Ende erweitert sich gewöhnlich zur Bildung der Vesicula seminalis. — Die Anhangsdrüsen (Ektadenien) sind paarig (exklus. *Cetonia*), oft gewunden, einfach, schlauchförmig, bei manchen Cerambyceiden verzweigt oder blasenförmig und atrophiert (die meisten Lepturinen). Sie münden

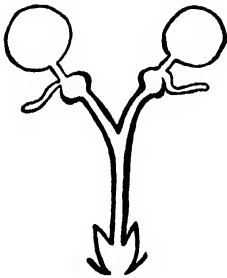


Fig. 383.

Schema des männlichen Genitalapparates von *Tomicus typographus* L. (L. Schröder 1902.) cf. Text.

in das vordere Ende des unpaaren Duct. ejaculat. ein. Bei der Mehrzahl der Lamiinae erhält sich die ursprüngliche Paarigkeit dieses Schlauches fast in seiner ganzen Ausdehnung.

Den zusammengesetzten traubenförmigen Hoden begegnen wir bei den Tenebrioniden, Silphiden, Staphyliniden, Hydrophiliden, Cleriden, Elateriden, Coccinelliden, Canthariden, Telephoriden. Die Hoden gleichen einer einfachen (Staphylinidae, Hydrophilidae) oder einer zusammengesetzten Traube. Sie sind stets paarig. Jeder Hoden besteht aus zahlreichen, zylindrisch-konischen, am Ende erweiterten und abgerundeten, sitzenden oder gestielten Ampullen, die sich entweder direkt in ein zentrales zylindrisches Reservoir (Hydrophilidae, Staphylinidae) oder in das Ende von Seitenzweigen dieses Reservoirs öffnen.

Die paarigen Vasa def. schwellen gewöhnlich an ihrem Ende zu einer Vesicula seminalis an. Die Anhangsdrüsen sind in zwei oder drei Paaren (Coccinelliden, Cleriden) vorhanden und untereinander recht verschieden gestaltet. Die langen tubulösen Mesadenien münden fast immer in das Vas def., die gewöhnlich kurzen, weiten Ektadenien in das vordere Ende des zumeist ziemlich kurzen Duct. ejaculat. ein. — Im übrigen muß auf die durch zahlreiche Figuren erläuterte Darstellung von Bordas (1900) verwiesen werden, welche 200 Käferarten berücksichtigt.

Die von L. Schröder (1902) untersuchten Scolytiden besitzen ursprünglich gesonderte, kuglige Hoden mit kurzem mesodermalen Ausführungsgang (Vas def.), welcher auf gleicher Höhe mit einer ebenfalls mesodermalen Anhangsdrüse (Mesadenie) in den erweiterten Abschnitt des mit Chitin ausgekleideten, ektodermalen Vas def. einmündet. Die beiden Vasa def. vereinigen sich nach kurzem Verlaufe zu einem ziemlich langen Ductus ejaculat. (Fig. 383). Später verschmelzen die beiden Hoden miteinander und ebenso die primären (mesodermalen) Vasa def.

Die Ovarien der Carabiden sind büschelförmig. Bei *Feronia vulgaris* L., *Harpalus confusus* Dej., *H. aeneus* F. finden sich jederseits fünf polytrophe Ovariolen, deren gemeinsame peritoneale Hülle sich

auf die dicken Endfäden erstreckt. Eine Scheidewand zwischen Endfäden und Endkammer fehlt. — Bei manchen Carabiden (*Feronia*, *Harpalus*) ist die peritoneale Hülle reich mit Fetttropfen angefüllt und enthält zahlreiche helle Vakuolen; Zellgrenzen fehlen, die Anzahl der Kerne ist gering (Leydig 1867, Groß 1903).

Die Non Adephaga unter den Coleopteren haben endständige Nährkammern. Das kammförmige Ovarium von *Silpha obscura* L. trägt 12 ziemlich langgestreckte Ovariolen mit wohlentwickelten Endfäden. — *Lampyrus noctiluca* L. hat traubenförmige Ovarien mit zahlreichen Ovariolen, deren jede höchstens ein reifes Ei enthält; dagegen liegen im Eierkelch stets mehrere reife Eier; Endfäden fehlen.

Die sechs zu einem (wie bei allen Lamellicornien) büschelförmigen Ovarium vereinigten Ovariolen von *Geotrupes stercorarius* L. und *G. sylvaticus* Panz. sind von einer gemeinsamen Peritonealhülle umgeben und entbehren der Endfäden, von denen sich nur Reste erhalten, die auch bei *Cetonia aurata* L. und *Trichius fasciatus* L. nachgewiesen werden konnten. Bei *Phyllopertha horticola* L. sind dagegen die Endfäden vorhanden und durch die Tunica propria gegen die Eiröhre abgegrenzt. Die Achse des hinteren Teiles des Endfadens bildet ein strang- oder stabförmiger Körper, der, die Tunica propria durchsetzend, etwas in die Endkammer hineinragt. Giardina (1901) fand eine ähnliche Bildung bei *Dytiscus* und hält sie für einen Stützapparat. Die Curculioniden und Bostrychiden besitzen aus nur zwei Ovariolen aufgebaute Ovarien. Bei *Hylobius abietis* L. können bis 16 Eikammern in einer Eiröhre enthalten sein. Endfäden sind vorhanden. — *Timarcha coriaria* Laich. hat büschelförmige Ovarien mit je fünf Eiröhren, deren jede gewöhnlich drei Eifächer enthält und einen deutlich abgegrenzten Endfaden trägt. — Bei *Lina populi* L. steigt die Anzahl der Ovariolen in jedem der büschelförmigen Ovarien auf ungefähr 20, bei *Coccinella ocellata* L. auf etwa 300 (Groß 1903).

Interessant verhält sich die vivipare *Chrysomela hyperici* Forst. mit Rücksicht auf ihre Gonodukte. Die Ovarien bestehen je aus 10 Ovariolen. Die paarigen, auffallend kurzen Ovidukte sind ebenso wie der gleichfalls kurze, unpaare Ovidukt mit Chitin ausgekleidet. Der ganze ausleitende Apparat ist hier, weil ektodermalen Ursprungs, als sekundärer Gonodukt entwickelt. Bemerkenswert ist das Fehlen von Anhangsdrüsen und Receptaculum, während bei nahe verwandten oviparen Arten derselben Gattung (*Chrys. fastuosa* Scop.) ein Rec. sem. vorhanden ist. Da die Eier der oviparen Art im Ovarium befruchtet werden, ist das Receptaculum hier überflüssig (Holmgren 1903-04).

20. Strepsiptera. Über die Strepsipteren verdanken wir v. Siebold (1839, 1843), Meinert (1896) und Nessonow (1897) Angaben, welche die Genitalorgane betreffen. Die Weibchen sind vivipar. Hinter dem Munde liegt die Öffnung eines Kanals, der sich bis in das vorletzte Körpersegment erstreckt; er kommuniziert mit der Leibeshöhle durch 3—5 kurze, nach vorn umgebogene Röhren, die den ersten Abdominalsegmenten angehören. Da er später die Brut aufnimmt, wurde er von v. Siebold als Brutkanal bezeichnet. — Die Anlagen der weiblichen Gonaden zerfallen in mehrere Teile, aus welchen die Eier hervorgehen. Diese liegen frei in der Leibeshöhle der Mutter im Abdomen zwischen dem Fettkörper, werden hier befruchtet und entwickeln sich. Die Larven bleiben, auch nachdem sie die Eihüllen verlassen haben, noch im Körper der Mutter, um schließlich durch den Brutkanal nach außen

zu gelangen. Nach Nassonow existieren am 2.—5. Abdominalsegment trichterförmige Hauteinstülpungen (Nephridien?), durch welche die Brut die Leibeshöhle der Mutter verläßt.

Die paarigen Hoden sind birnenförmig, die Vasa def. vereinigen sich zu einem unpaaren, anfangs stark erweiterten Duct. ejaculat., dessen Erweiterung als Vesicula seminalis zu dienen scheint (v. Siebold 1843).

21. Hymenoptera. Bordas (1893-94) studierte an 14 *Bombus*-Arten den männlichen Geschlechtsapparat. Als typisch sieht er dessen Bau bei *Bombus muscorum* Fabr. an (Fig. 384). Die Hoden sind im Vergleich zur Körpergröße klein und viel weniger voluminös als bei *Apis mellifica* L. Sie liegen im 3. und im Anfang des 4. Abdominalsegmentes und sind

von einer zarten Membran umhüllt, an welche Tracheen heran- und z. T. hindurchtreten,

um an den Hodenschläuchen zu endigen und diese in ihrer Lage zu erhalten. Die Anzahl der von der Hüllmembran umschlossenen Hodenschläuche ist verschieden (selten 3, gewöhnlich 4, bisweilen 5), ihre Form zylindrisch; ihre Länge beträgt 6—8 mm. An ihrer Basis sind sie gerade gestreckt; ihre blinde Partie dagegen ist zurückgebogen und in verschiedener Weise gewunden, woraus die im ganzen annähernd konische Form jedes Hodens

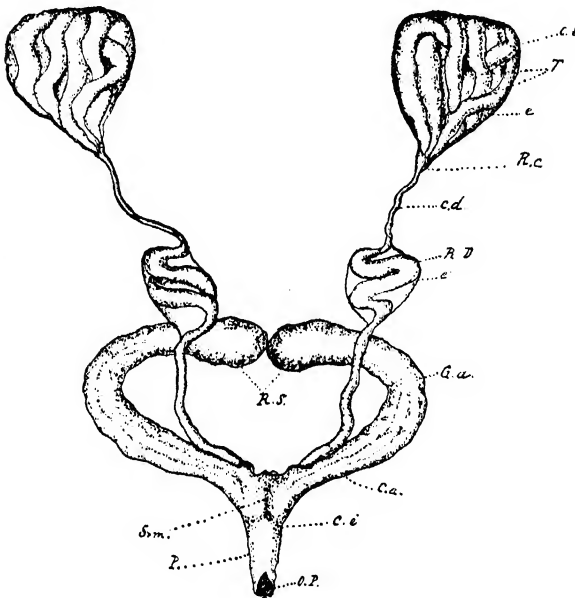


Fig. 384.

Männlicher Geschlechtsapparat von *Bombus muscorum* Fabr. Vergr. (Bordas 1893.)

T Hoden. *cs* Hodenfollikel. *e* Hülle. *Re* Reservoir. *cd* Vas deferens. *RD* gewundener und erweiterter Abschnitt des Vas deferens. *e'* dessen Hülle. *Ga* Anhangsdrüse. *RS* deren erweitertes blindes Ende. *Ca* ihr Ausführungsgang. *Sm* mittlere Furche. *ce* Ductus ejaculatorius. *P* Penis. *OP* Genitalöffnung.

resultiert. Der Anfang des Vas def. ist trichterförmig erweitert, und seine Wand setzt sich in die Hüllmembran der Hoden fort; es ist ein zylindrischer 10—12 mm langer Schlauch, der ungefähr in seiner Mitte sich erweitert und zwei Spiralwindungen beschreibt, die von einer muskulösen Hülle umschlossen sind. Die nun folgende Endhälfte der Vasa def. hat etwa das doppelte Kaliber der Anfangshälfte und mündet mit den umfangreichen accessorischen Drüsen in den Ductus ejaculat. aus. Bei anderen *Bombus*-Arten finden sich geringe Abweichungen. — Der Genitalapparat wird von den 3 letzten Abdominalganglien innerviert. Die Ovarien der Hymenopteren sind nach dem büschelförmigen Typus gebaut. Jedes Ovarium von *Bombus terrestris* L. und *pratorum* L. besteht aus vier sehr langen Ovariolen mit gleichfalls sehr langen

Endfäden, welche anfangs dünn, weiterhin merklich an Stärke gewinnen; das Plasma der Endfäden ist im vorderen Abschnitte längsstreifig, zeigt aber im hinteren Abschnitte quere Faserzüge. Die Endfäden gehen allmählich ohne quere Scheidewand in die Endkammern über. Die Ovariolen sind meroistisch (Ei- und Nährkammern alternieren). Bei *Vespa vulgaris* L. und *Vespa media* L. beträgt die Anzahl der Ovariolen 2×6 , bei *Andrena clarkella* Lep. 2×2 .

Der Hoden von *Apis mellifica* L. hat nach Koschewnikoff 2 Hüllen, deren äußere vom Fettkörper gebildete aus zwei verschiedenen Zellarten aufgebaut ist, während die innere bindegewebige Hodenhülle zwei Schichten unterscheiden läßt. Die Samenröhrchen, zwischen welchen sich Tracheen verästeln, münden in ein im Inneren des Hodens befindliches Reservoir ein, das mit Epithel ausgekleidet ist. Aus diesem Reservoir entspringt das Vas def., welches inner- und

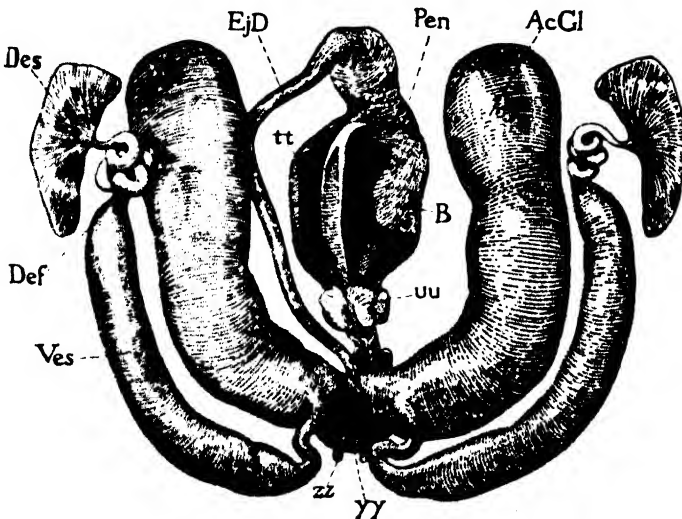


Fig. 385.

Geschlechtsorgane der Drohne (*Apis mellifica* L. ♂) vom Rücken gesehen in natürlicher Lage. Vergr. (Snodgrass 1910.)

Des Hoden. Def Vas deferens. Ves Vesicula seminalis. AcCl Anhangsdrüsen. EjD Ductus ejaculatorius. Pen Penis. B Bulbus. tt Chitin uu Basallappen des Bulbus. zz dünnwandige Kammer. yy häutige Taschen.

außerhalb des Hodens mehrere Schlingen bildet und sich in ein Knäulchen aufrollt, um in die Samenblase überzugehen, deren Epithel drüsig ist. Das aus der Samenblase austretende Vas def. mündet in die accessorischen Drüsen („Glandulae mucosae“) ein. Der Ductus ejaculatorius setzt sich durch zwei Zweige an die Vereinigungsstelle der beiden Drüsen an; er besitzt keine Muskulatur (Fig. 385); Koschewnikoff 1891.

Nach Leuckart hat die Bienenkönigin die enorme Anzahl von 180—200 Eiröhren. Die paarigen Ovidukte bleiben verhältnismäßig kurz. Als Anhangsorgan des unpaaren Oviduktes, der sich vor seiner Ausmündung zu einer mächtigen Bursa copulatrix erweitert, tritt das Receptaculum seminis auf (Fig. 386). Dieses sitzt seinem Ausführungsgange nicht direkt auf, sondern ist an ihm „wie an einem Galgen aufgehängt“. In den Ausführungsgang (Fig. 387) münden zwei blinde schlauchförmige Anhangsdrüsen ein, welche dem Receptaculum auf-

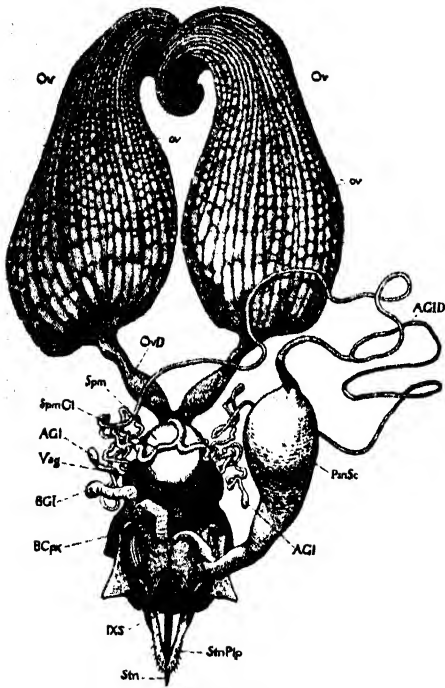


Fig. 386.

Dorsalansicht der weiblichen Geschlechtsorgane, des Stachels und der Giftdrüsen von *Apis mellifica* L. ♀. Vergr. (Snodgrass 1910.)

Ov Ovarien. ov Ovariolen. Ovd Ovidukt. Vag Vagina. BCpr Bursa copulatrix. Spm Spermatheca (Receptaculum seminis). AGI, BGI Giftdrüsen. SpmCl accessorische Drüsen des Receptaculums. PsnSc Giftblase. Acid Giftdrüsengang. IXS neuntes Abdominalsegment. StnPlp Gonapophyse. Stn Stachel.

auch Eier zur vollständigen Reife bringen, aus welchen allem Anscheine nach immer (parthenogenetisch) Männchen hervorgehen. Das Receptaculum seminis bleibt stets leer (Marchal 1896).

Bei den Formiciden ist die Anzahl der Ovariolen sehr verschieden groß.

Eciton schmitti

Emery besitzt jederseits etwa 300 (Holliday 1908),

liegen. Der Samenblasengang beschreibt kurz vor seinem Austritt aus dem Recept. eine s-förmige Biegung und besitzt einen merkwürdigen saugpumpenartigen Apparat, der den Samenausfluß regelt (von Leuckart fälschlich als Ringmuskelsphinkter dargestellt). Hinsichtlich des feineren Baus und der Wirkungsweise dieser „Samenpumpe“ muß auf die Darstellung von Bresslau (1905) verwiesen werden. — Bei den Arbeiterinnen ist das Receptaculum rudimentär, die Anzahl der Ovariolen in verschiedenem Grade reduziert. Trotzdem sind sie z. T. imstande, entwicklungsfähige Eier abzulegen, die sich parthenogenetisch entwickeln und stets nur männliche Bienen entstehen lassen.

Die weiblichen Genitalorgane der Arbeiter von *Vespa germanica* Fab. und *V. vulgaris* L. zeigen wesentlich denselben Bau wie die des Weibchens. Die jederseits 6 Ovariolen enthalten gewöhnlich nur unentwickelte Eier, können aber

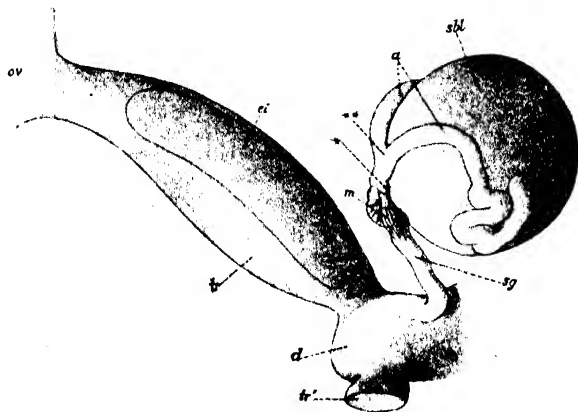


Fig. 387.

Receptaculum seminis der Bienenkönigin in situ, von der Seite gesehen. Vergr. (Bresslau 1905.)

a Anhangsdrüsen der Samenblase. el unpaar. Eileiter. m Längsmuskelsbündel. ov linkes Ovarium. sbl Samenblase. sg Samenblasengang. tr, tr' paarige Eileiter. el Ei (der rechte Eileiter tr' abgeschnitten). d Einmündung des Samenblasenganges in das Receptaculum. ** Einmündung der Anhangsdrüsen in den Samenblasengang.

Formica rufa L. 45, *Plagiolepis pygmaea* Latr. nur 4—5. Bei den Arbeiterinnen erscheint die Anzahl der Ovarialröhren stark reduziert. Dabei ist die Variationsbreite bei den Formicinae sehr groß, und die Gattung zeigt die größten individuellen Schwankungen. Bei den Arbeitern der Myrmicinae erhält sich gewöhnlich nur eine Eiröhre, bei *Tetramorium* (Bickford) und *Eciton schmitti* Emery (Holliday) fehlen die Ovarien ganz. In der Regel enthalten die Ovarialröhren Eier und Nährzellen und scheinen in keinem Falle ihre Funktion vollständig eingebüßt zu haben, da immer das Keimlager erhalten bleibt. Trotzdem kann die Fähigkeit zur Fortpflanzung vollständig verloren gegangen sein (Bickford 1895). — Es scheint, als ob die von Arbeitern produzierten unbefruchteten Eier stets nur männliche Tiere ergäben. — Holliday (1903) fand übrigens bei Arbeitern vielfach auch ein Receptaculum (*Leptogenys elongata* Buckley, *Pachycondyla harpax* Fabr., *Leptothorax emersoni* Wheeler), das jedoch nicht allen Individuen zukommt, und konnte die Tatsache konstatieren, daß in manchen Fällen (*Pachycondyla harpax* Fabr.) die Arbeiterin mehr (2—9) Ovarialröhren besitzt als das Weibchen (5—7).

Das Receptaculum seminis der Königin hat bei den Ameisen einen engen Ausführungsgang und gewöhnlich ein Paar accessorischer Drüsen. Es nimmt bei der nur einmaligen Befruchtung das Sperma auf, das sich in ihm 9—10 Jahre lebend erhalten kann.

Bei den entomophagen Hymenopteren besteht jedes Ovarium aus 2 Ovariolen und enthält bei dem reifen Weibchen 12—18 Eier von gleicher Größe. Die paarigen Ovidukte vereinigen sich zu einem langen unpaaren Gonodukt, in welchen dorsal das zylindrische Receptaculum seminis und der Ausführungsgang einer sphärischen acinösen Drüse einmündet. — Die Hoden bestehen aus wenigen (2—3) Follikeln; die anfangs paarigen, dann unpaaren Gonodukte zeigen keine besonderen Eigentümlichkeiten.

22. Rhynchotha. Bei dem geflügelten agamen Weibchen von *Aphis ribis* L. besteht jede der beiden Ovariengruppen aus 5—7 Körpern von elliptischer oder citronenförmiger Gestalt, deren jedes mit seiner zum Zipfel ausgewachsenen Spitze an der Dorsalwand des Abdomens suspendiert ist. An jedes Ovarium schließt sich ein zartwandiger Ausführungsgang an (Ovarialröhre), welcher die im Ovarium produzierten Eier enthält. Die ausführenden Abschnitte der einzelnen Ovarien vereinigen sich rechts und links zu einem Ovidukt mit muskulöser Wand; beide Ovidukte verschmelzen miteinander zur Bildung der „Vagina“, eines starken muskulösen Rohres, das mit querer Spalte nach außen mündet. Anhangsdrüsen und Receptaculum fehlen vollständig, ein Verhalten, welches bei allen parthenogenetischen Aphiden wiederkehrt.

Das ungeflügelte ovipare Weibchen hat 8 Ovarien mit ebensovielen sich anschließenden Eiröhren. Je vier der Ovariolen vereinigen sich zu einem Ovidukt, diese verschmelzen zum unpaaren Eiergang („Uterus“), der in die „Vagina“ übergeht. In die Vagina münden das Receptaculum seminis und zwei Kittdrüsen (Flögel 1904-05).

Bei *Trama troglodytes* Heyden sind jederseits nur 2 Ovarialröhren entwickelt. Wie bei allen viviparen Aphiden fehlt das Receptaculum (Mordwilko 1895).

Das Weibchen von *Orthezia cataphracta* Shaw. besitzt jederseits 9—12 kolben- oder schlauchförmige Ovariolen, welche von allen Rich-

tungen her in den kurzen und weiten paarigen Ovidukt einmünden (Fig. 388). In den ziemlich langen, unpaaren Ovidukt mündet ein umfangreiches Rec. seminis, das einen Ausführungsgang zu dem mittleren Teile des Oviduktes entsendet (List 1887).

Die Hoden von *Aphis lonicerae* Sieb. sind aus 6 (2 größeren und 4 kleineren) ovalen Follikeln zusammengesetzt. Zwei blinddarmförmige, mäßig lange Anhangsorgane sind nicht als Vesiculae seminales, sondern als Drüsen aufzufassen (v. Siebold 1839).

Der männliche Genitalapparat der Sexuales von *Chermes* besteht aus zwei Hoden mit je zwei Follikeln, den paarigen Vasa def. und 2

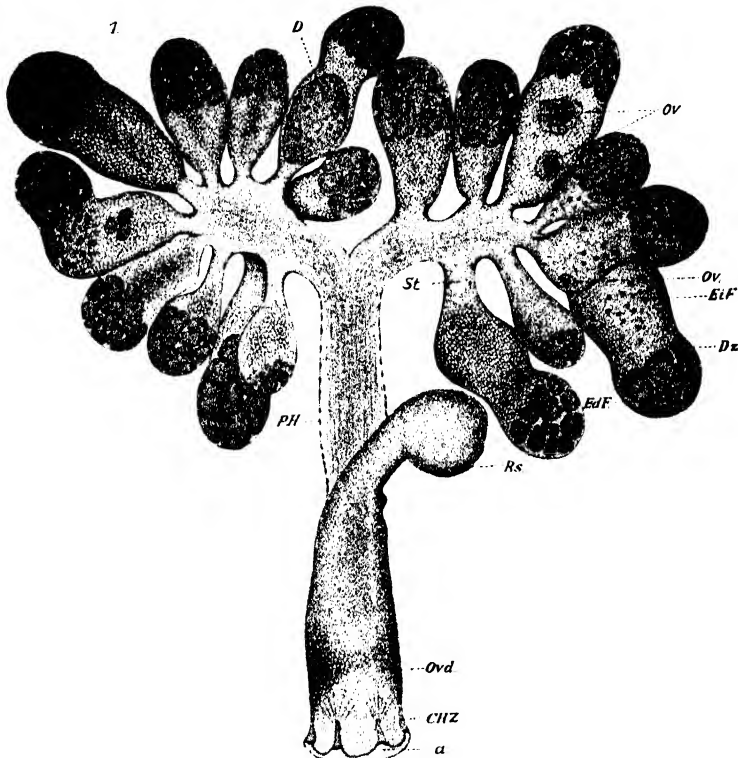


Fig. 388.

Ovarium eines ein Marsupium tragenden Weibchens von *Orthezia cataphracta* Shaw. Vergr. (List 1887.)

a Einstülpung des Integumentes. *CHZ* Chitinzapfen. *Ovd* Ovidukt. *Rs* Receptaculum seminis. *PH* Peritonealhülle. *EdF* Eifach. *EdF* Endfach. *Dz* Dotterzellen. *Ov* Eizelle. *St* stielg. Verbindung der Eifächer mit dem paarigen Ovidukt. *D* ein von Dotter umgebenes Ei.

Anhangsdrüsen, welche mit den Vasa def. in das distale Ende des Duct. ejaculat. einmünden (Fig. 389). — Bei dem Weibchen ist dagegen normaler Weise der ganze Genitaltraktus unpaar und besteht aus einer Ovarialröhre, einem Ovidukt mit zwei Anhangsdrüsen und dem Ovipositor mit einer Drüse (Fig. 390); Cholodkowsky 1902.

Unter den Cocciden gibt es in den Gattungen *Aspidiotus*, *Aonidiella*, *Mytilaspis*, *Parlatoria*, *Aclerda* und *Lecanium vivipare* Arten, welchen auffallenderweise das Receptaculum seminis nicht fehlt (siehe Aphiden und *Chrysomela hyperici* Forst.).

Die paarigen Hoden der Psylliden bestehen gewöhnlich aus je 2, seltener aus 4 oder 5 (*Psylla alni* L., *foersteri* Fl., *L. ficus* L.) Hodenschläuchen, welche basal konvergierend in das Vas def. einmünden oder, wo mehr als 2 Follikel auftreten, gesonderte Vasa efferentia zu diesem entsenden. Die Vasa def. schwellen zu je einer etwas ovalen Vesicula seminalis an, welche median miteinander vereinigt einen lang herzförmigen Körper bilden; mit diesem sind die Endabschnitte der Vasa def. noch vor ihrer Mündung eine Strecke weit verwachsen und liegen ihm seitlich an. Mit den Samenblasen münden ohne besonderen Ausführungsgang zwei umfangreiche, annähernd kuglige oder langgestreckte Drüsen sowie kleinere Anhangsdrüsen in das unpaare Vas deferens ein.

Die Ovarien der Psylliden setzen sich aus je einer Rosette kurzer telotropher Ovariolen zusammen, welche in einen ziemlich weiten Eier-

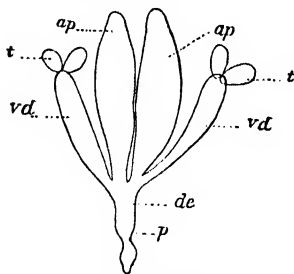


Fig. 389.

Männlicher Geschlechtsapparat von *Chermes strobilobius* Kalt. (halbschematisch); stark vergr. (Cholodkowsky 1902.)

t Hoden. vd Vasa deferentia. de Ductus ejaculatorius. ap Anhangsdrüse. p Penis.

mit langem Ausführungsgang entwickelt, welche weit proximalwärts in den unpaaren Ovidukt mündet (Witlaczil 1885).

Bei den Cicaden (*Cicada orni* L., *C. mannifera* Fabr.) ist die Anzahl der Ovariolen sehr groß; nach Dufour beträgt sie 60—80 jederseits. Die kurzen paarigen Ovidukte vereinigen sich zu dem unpaaren Ovidukt, und an der Vereinigungsstelle finden sich zwei Drüsenschläuche, die in den unpaaren Gonodukt münden. Dieser besitzt außer der Bursa copulatrix noch folgende Anhangsorgane seines erweiterten hinteren Abschnittes: zwei lange fadenförmige Anhangschläuche drüsiger Natur mit proximalem Reservoir, deren jedes gesondert hinter der Bursa in den Ovidukt einmündet, und einen mächtigen gewundenen Drüsenschlauch, der ebenfalls gesondert in den Ovidukt zu münden scheint (Doyère 1837).

Bei den Hemipteren scheint die Siebenzahl der telotrophen Ovariolen an jedem der büschelförmigen Ovarien vorzuherrschen. Doch haben *Nepa*, *Naucoris*, *Ranatra*, *Tricephora*, *Leptopterna* und *Lopus* nur 5, *Hydrometra*, *Aradus* und *Gerris* nur 4 Eiröhren (Groß 1901, 1903). Über den feineren Bau der Ovarien s. Histiologie! — *Pyrrhocoris apterus* L. hat jederseits 7 Ovarialröhren. Die paarigen Ovidukte

kelch einmünden. Ihre Anzahl beträgt 15 (*Psylla buxi* L.) bis 50 (*Psylla alni* L.) jederseits. Die paarigen Ovidukte treten zur Bildung des unpaaren Gonoduktes zusammen, in welches am weitesten distal zwei Kittdrüsen, zwischen und etwas hinter diesen das Receptaculum und unmittelbar hinter diesem (*Phyllopsis fraxinicola* Foerst.) noch ein kleines, wohl drüsiges Organ einmünden. Schließlich ist noch eine „kugelförmige Drüse“

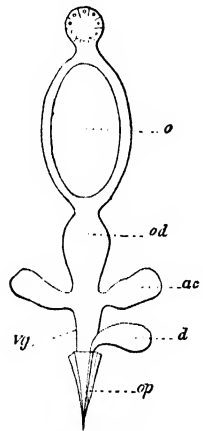


Fig. 390.

Weibliche Geschlechtsorgane von *Chermes strobilobius* Kalt. (halbschematisch); stark vergr. (Cholodkowsky 1902.)

o Ei. od Ovidukt. ac Anhangsdrüsen. vg Vagina. d Lagerdrüse. op Ovipositor.

vereinigen sich zur unpaaren „Vagina“, in welche paarige Drüsen einmünden. Diese sind fingerförmig, und das Sekret ihrer Wandzellen füllt das Drüsenlumen aus, welches durch eine chitinöse Intima vom Epithel getrennt ist. Das unpaare Receptaculum ist ellipsoid, dickwandig und besitzt einen langen Ausführungsgang. Sein histiologischer Bau wurde von P. Mayer (1874) genauer beschrieben. — Die jederseits 7 Hodenschläuche sind durch Tracheen und Fettkörper in der Leibeshöhle suspendiert und untereinander durch eine strukturlose Membran verbunden. Die Vasa def. schwellen zu je einer Vesicula seminalis an und nehmen das Sekret einer Anhangsdrüse in sich auf, bevor sie in die muskulöse bulbosartige Endanschwellung des Ductus ejaculatorius einmünden (P. Mayer 1874).

Nepa cinerea L. besitzt nur 5 Paare von Hodenschläuchen, welche jederseits zu zwei Bündeln mit 3 und 2 Schläuchen verbunden sind, die in das erweiterte Ende des Vas deferens münden. Am Vas def. kann man drei Abschnitte unterscheiden: eine kurze zylindrische distale Partie; einen längeren gewundenen Abschnitt mit engen Umgängen, die durch Bindegewebsfasern zusammengehalten werden; dieser Teil dient als Vesicula seminalis. Der kurze zylindrische dritte Abschnitt mündet seitlich in das vordere Ende des unpaaren Ductus ejaculatorius, dem zwei Anhangsdrüsen angehören, welche in dessen ovoides Ende einmünden. Der Ductus ejaculat. ist kurz (Bordas 1905).

Literaturverzeichnis.

- Allis. Zwitter von *Argynnis paphia*. Mag. nat. Hist. 1832. Vol. V.
 Altum, B. Ein Zwitter von *Dytiscus latissimus* in Copula mit zwei Männchen. Stett. Ent. Zeitg. 1865.
 — Halbierter Zwitter von *Argynnis paphia* var. *valesina*. Zeitschr. f. Forst- und Jagdwesen. 1890. Bd. 22.
 Aurivillius, Ch. Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. Stockholm 1880.
 Baer, K. E. v. Bericht über eine neue von Prof. Wagner in Kasan an Dipteren beobachtete abweichende Propagationsform. Bull. Acad. imp. St. Pétersbourg. T. 6. 1863.
 — Über Prof. Nik. Wagners Entdeckung von Larven, die sich fortpflanzen, Herrn Ganins verwandte und ergänzende Beobachtungen und über die Pädogenese überhaupt zu Herrn Ganins Beobachtungen. Bull. de l'Acad. imp. St. Pétersbourg. T. 9. 1866.
 Balbiani, E. G. Contribution à l'étude de la formation des organes sexuels chez les Insectes. Recueil Zool. Suisse. T. 2. 1885.
 — Sur les conditions de la sexualité chez les pucerons. Observations et réflexions. Intermédiaire des Biologistes. Vol. I. 1898.
 —, et Signoret. Sur la reproduction du Puceron brun de l'Erable. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 64. 1867.
 Barrett, C. G. Gynandrous aberration in *Argynnis paphia*. Proc. Ent. Soc. London 1893. -- Ent. Month. Mag. Vol. 29. 1893.
 Bassi, C. A. Studi sulle funzioni degli organi genitali degli Insetti da lui osservati più specialmente nella *Bombyx mori*. Atti della 5^a. Riun. d. Scienze ital. Lucca.
 Beker, B. Zur Anatomie der Genitalien des gamogenetischen Weibchens von *Chermes orientalis* Dreyfus. Naturw. Zeitschr. Land- u. Forstwirtsch. Jahrg. 3. 1905.
 Berlese, A. Ricerche sugli organi genitali degli Ortoteri. Atti della R. Accad. dei Lincei Ser. 3. T. 11. 1882.
 Bernhard, C. Über die vivipare Ephemeride *Cloëon dipterum*. Biol. Centralbl. Bd. 27. 1907.

- Bertkau, Ph. Beschreibung eines Zwitters von *Gastropacha quercus* nebst allgemeinen Bemerkungen und einer Fortsetzung des Hagenschen Verzeichnisses der Arthropodenzwitter. Sitzgsber. d. Niederrhein. Ges. Nat. Heilk. 1888. Arch. f. Naturg. 55. Bd. 1889.
- Bessels, E. Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 17. 1867.
- Bickford, Elisabeth. Über die Morphologie und Physiologie der Ovarien der Ameisenarbeiterinnen. Inaug.-Diss. Freiburg. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 9. 1895.
- Blatter. Étude sur la structure histologique des glandes annexes de l'appareil mâle de l'Hydrophile. Arch. Anat. Micr. T. 1. Fasc. 3. 1897.
- Bordas, L. Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères. Ann. Sc. Nat. Zool. (8). T. 11. 1900.
- Recherches sur les organes génitaux mâles de quelques Cerambycidae. Ann. Soc. Ent. France. Vol. 68. 1900.
- Étude anatomique des organes générateurs mâles des Coléoptères à testicules composés et fasciculés. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 130. 1900.
- Les organes reproducteurs mâles de la Nêpe cendrée (*Nepa cinerea* L.). C. R. Soc. Biol. Paris. T. 58. 1905.
- Brandt, A. Über die Eiröhren der *Blatta orientalis*. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg. 7 sér. T. 21. 1874.
- Vergleichende Untersuchungen über die Eiröhren und die Eier der Insekten. Nachr. d. Frde. d. Naturw. Moskau. Bd. 22. 1876. — Bd. 24. 1877.
- Braß, A. Das Ovarium und die ersten Entwicklungsstadien des Eies der viviparen Aphiden. Zeitschr. f. Naturw. Halle. Jahrg. 1882.
- Brehm, S. Comparative Structure of the reproductive Organs in *Blatta germanica* and *Periplaneta orientalis*. Horae Ent. Soc. Ross. Petersburg. Vol. 8. 1880.
- Bresslau, E. Der Samenblasengang der Bienenkönigin. (Studien über den Geschlechtsapparat und die Fortpflanzung der Bienen. I.). Zool. Anz. Bd. 29. 1905.
- Brüel, L. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Zool. Jahrb. Morph. Bd. 10. 1897.
- Brunelli, G. Sulla struttura dell' ovario dei Termitidi. Rend. Acad. Lincei (5). Vol. 14. Sem. 2. 1905.
- Ricerche sull' ovario degli insetti sociali. Nota prel. — Atti Accad. Lincei (5). Vol. 13. 1. Sem. 1904.
- Bruyne, de. La cellule folliculaire du testicule d'*Hydrophilus piceus*. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
- Bugnion, E. Le Terme noir de Ceylan, *Eutermes monoceros* Koen. Ann. Soc. Ent. France. Vol. 78. 1910.
- Burmeister, H. Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
- Carazzi, D. La borsa di Berlese nella cimice dei letti (*Acanthia lectularia* L.). Internat. Monatsschr. f. Anat. Physiol. 19. Bd. 11-12. Heft 1902.
- Cholodkowsky, N. Über die Hoden der Schmetterlinge. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
- Über den Bau der Testikel bei Schmetterlingen. Ebenda.
- Über die Hoden der Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. 7. 1884.
- Über den Geschlechtsapparat von *Nematois metallicus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
- Über den männlichen Geschlechtsapparat von *Chermes*. Biolog. Centralblatt. 1900. 20. Bd.
- Über den Hermaphroditismus bei *Chermes*-Arten. Zool. Anz. Bd. 25. 1902.
- Über den Bau des Dipterenhodens. Z. f. wiss. Zool. Bd. 82. 1905.
- Über den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparer Dipteren. Zool. Anz. 33. Bd.
- Daiber, Marie. Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* Fabr. nebst einigen biologischen Bemerkungen. Jena. Zeitschr. Nat. 39. Bd. 1905.
- Davis, H. S. Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 53. 1908.
- Demodikoff, K. Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. 25. 1902.
- Doyère, L. Observations anatomiques sur les organes de la génération chez la Cigale femelle. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 7. 1837.
- Dufour, L. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes Coléoptères. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 6. 1825.
- Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur quelques Insectes coléoptères de la famille des Dermestines, des Byrrhiens, des Acanthopodes et des Leptodactyles. Appareil génital. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 1. 1834.

- Dufour, L. Anatomie générale des Diptères. Appareil génital. Ebenda. 3. sér. T. 1. 1844.
- Sur l'appareil génital mâle du *Coraeus bifasciatus*. Thomsons Arch. Entom. T. 1. 1857.
- Dutrochet, R. J. H. Observations sur les organes de la génération chez les Pucerons. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 30. 1833.
- Escherich, K. Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 57. 1894.
- Fallou, M. J. Note sur un nouveau cas d'hermaphroditisme chez un Lépidoptère Rhopalocère du genre *Argynnis paphia*. Ann. Soc. Ent. France. 1865.
- Fénard, A. Sur les annexes internes de l'appareil génital mâle des Orthoptères. C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 122. 1896.
- Recherches sur les organes complémentaires internes de l'appareil génital des Orthoptères. Bull. Sc. France. Belg. T. 29. 1897.
- Gerstäcker, A. Über die Fortpflanzung von *Miastor*. Sitzungsber. Ges. Nat. Frde. Berlin. Mai 1865.
- Ein Zwitter von *Smerinthus populi*. Ebenda. 1867.
- Ghiliani, V. Ermaphroditismo e dimorfismo riuniti in un medesimo Lepidottero *Colias hyale*, *Argynnis paphia*. Bull. Soc. Entom. Ital. Vol. 9. 1877.
- Giardina, A. Origine dell oocyte e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Internat. Monatsschr. Anat. Physiol. 1901.
- Groß, J. Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 69. 1901. (Dissert. 1900.)
- Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Morph. Bd. 18. 1903.
- Bemerkungen über den Bau des Ovariums von *Ceratopsyllus canis*. Zool. Anz. Bd. 29. 1905.
- — Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 22. 1905.
- Grosse, F. Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
- Grünberg, K. Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 74. Bd. 1903.
- Hagen, H. A. Verzeichnis der Insektenzwitter. Stett. Ent. Zeit. 22. Jahrg. 1861.
- La poche des femelles chez le genre *Euryades*. Ann. Soc. Ent. Belg. 1875.
- Haliday, A. H. Note on a peculiar form of the ovaries observed in a Hymenopterous Insect, constituting a new genus and species of the family Diapriidae. Natur. History Review. T. V. 1857.
- Hegetschweiler, J. Diss. inaug. zootomica de Insectorum genitalibus. Turici. 1820.
- Heidemann, O. Remarks on the Genitalia of *Podisma cynicus* Say. and *Podisma bracteatus* Fitch. — Proc. Entom. Soc. Washington. Vol. 6. 1904.
- Henneguy, L. F. Les modes de reproduction des Insectes. Bull. d. l. Soc. Philomath. 9. sér. T. 1. 1899.
- Hewitt, C. G. The Structure, Development and Bionomics of the House-Fly (*Musca domestica* L.). Part 2. Quart. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 52. 1908.
- Heymons, R. Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von *Phyllodromia germanica* (Blatta). Zool. Anz. Bd. 13. 1890.
- Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia germanica*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53. 1891.
- Eine Placenta bei einem Insect (*Hemimerus*). Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1909.
- Holliday, M. A Study of some Ergatogynie Ants. Zool. Jahrb. Syst. 19. Bd. 1903.
- Holmgren, N. Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Staphylinus*. Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
- Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata*. Anat. Anz. Bd. 22. 1903.
- Über vivipare Insekten. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 19. 1903.
- Hörnlein. *Argynnis paphia*-Zwitter. Berlin. Entom. Zeit. Bd. 45. 1900.
- Imhof, O. E. Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima*. Inaug.-Diss. Zürich. 1881.
- Jordan, K. Anatomie und Biologie der Physopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
- Kahle, W. Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica. Stuttgart 1908. Heft 55.
- Klapalek, Fr. Über die Geschlechtsteile der Plecopteren mit besonderer Berücksichtigung der Morphologie der Genitalanhänge. Sitzungsber. d. K. Acad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. Bd. 105, I. 1896.

- Kluge, M. H. E. Das männliche Geschlechtsorgan von *Vespa germanica*. Inaug.-Dissert. Leipzig 1895.
- Köhler, A. Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 87. 1907.
- Korschelt, E. Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellenelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. 1885.
- Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Elemente des Insektenovariums. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 43. 1886.
- Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekteneier. Ebenda. Bd. 45. 1887.
- Über die Bildung der Eihüllen, Micropylen usw. bei den Insekten. Nova Acta Leop. Carol. Bd. 51. 1887.
- Koschewnikov, G. Zur Anatomie der männlichen Geschlechtsorgane der Honigbiene. Zool. Anz. Bd. 14. 1891.
- Kulagin, N. Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Culex* und *Anopheles*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 69. 1901.
- Kunckel d'Herculais, J. Un Diptère vivipare de la famille des Muscides à larves tantôt parasites, tantôt végétariennes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 144. 1907.
- Laboulbène, A. Recherches sur l'*Anurida maritima*, Insecte Thysanoure de la famille des Podourides. Ann. Soc. Entom. France. 4 sér. T. 4. — C. R. Soc. Biol. 1864.
- Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du *Buprestis manca*. Thomsons Arch. Entom. T. 1.
- Landois, H. Über die Verbindung der Hoden mit dem Rückengefäß bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 13. 1863.
- Lecaillon, A. Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des Insectes. Bull. Soc. Entom. France. 1900-01.
- Recherches sur l'ovaire des Collembolens. Arch. Anat. Micr. T. 4. 1901.
- Sur le testicule d'*Anurophorus laricis*. Bull. Soc. Philomath. Paris. 9 sér. T. 4. 1902.
- Sur le testicule d'*Anurida maritima*. Bull. Soc. Ent. France. 1902.
- Sur la disposition, la structure et le fonctionnement de l'appareil reproducteur mâle des Collembolens. C. R. d. l'Assoc. des Anatomistes 1902. — Bull. de la Soc. Philomath. de Paris. 9. sér. T. 4. 1902.
- Leuckart, R. Über Bienenzwitter. Amtl. Bericht 35. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. 1864. 1865.
- On the sexual Reproduction of Cecidomyide Larvae. Ann. Mag. Nat. Hist. 3 Ser. Vol. 17. 1866.
- Leydig, Fr. Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. 33. 1867.
- Loew, H. Beiträge zur anatom. Kenntnis der inneren Geschlechtsteile der zweiflügeligen Insekten. Germars Zeitschr. f. Entom. Bd. 3. 1841.
- Lowne, B. On the Structure and Development of the Ovaries and their Appendages in the Blowfly (*Calliphora erythrocephala*). Journ. Linn. Soc. London. Vol. 20. 1889.
- Mac Intire, S. J. On the sexual apparatus of the male *Acentropus*. Trans. Ent. Soc. London 1872.
- Marchal, P. Sur le réceptacle séminal de la Guêpe. Bull. Soc. Entom. France. T. 63. 1894.
- Étude sur la reproduction des Guêpes. C. R. Acad. d. Sc. Paris 1893. 1895.
- La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. Arch. Zool. Expér. 1896.
- La castration nutriculaire chez les Hyménoptères sociaux. C. R. Soc. Biol. 1897.
- Marshall, Wm. S. Contributions towards the Embryology and Anatomy of *Polistes pallipes*. II. The Early History of the Cellular Elements of the Ovary. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 86. 1907.
- The reproductive Organs of the Female Main Moth *Hemileuca maia* (Drury). Trans. Wisconsin. Acad. Sc. Vol. 15. 1905.
- Meguśar, F. Vorläufige Mitteilungen über die Resultate der Untersuchungen am weiblichen Geschlechtsorgan des *Hydrophilus piceus*. Zool. Anz. 25. 1902.
- Berichtigung zu der in Bd. 25, Seite 607—610 erschienenen Mitteilung über die weiblichen Geschlechtsorgane von *Hydrophilus piceus*. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.
- Meinert, F. Bidrag til Strepsipternes Naturhistorie. Meddel. V. 5. 1896.
- Contributions à l'histoire naturelle des Strepsiptères. Oversigt Dansk. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1896.
- Om dobbelte Saedgange hos Insecter. Naturhist. Tidskr., 3. Raekke, 5. Bd. 1868.

- Meixner, A. Die männlichen Genitalapparate von *S. revayanus* Sc. und *degeneranus*. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 57. 1907.
- Der männliche Genitalapparat von *Rebelia plumella* H. S. — Entom. Jahrb. Jahrg. 16. 1906.
- Mollison, Th. Die ernährende Tätigkeit des Follikel-epithels im Ovarium von *Melolontha vulgaris*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 77. 1904.
- Müller, F. Die Zwitterbildung im Tierreiche. Cosmos, Bd. 17. 1885.
- Nassonow, N. Position des Strepsiptères dans le système selon les données du développement postembryonal et de l'anatomie. Congrès internat. Zool. Sess. 2. Partie. 1. 1892.
- Neveu-Lemaire, M. Sur les réceptacles séminaux de quelques Culicides. Bull. Soc. Zool. France. T. 27. 1902.
- Nusbaum, J. Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. 5. 1882.
- Pagenstecher, A. Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.
- Palmén, J. A. Zur vergleichenden Anatomie der Ausführungsgänge der Sexualorgane bei den Insekten. Morphol. Jahrb. Bd. 4. 1878.
- Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Eine morphol. Untersuchg. Helsingfors 1884.
- Paoli, G. Due casi di ginandromorfismo nei Forficulidi. Boll. Soc. Zool. ital. (2). Vol. 7. 1906.
- Paulcke, W. Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 14. 1900.
- Petersen, W. Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren. Mém. Acad. St. Pétersbourg. V. 9. 1900.
- Zur Morphogenese der doppelten Bursa copulatrix bei Schmetterlingen. Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. 6. 1901.
- Die Morphologie der Generationsorgane der Schmetterlinge und ihre Bedeutung für die Artbildung. Mém. Acad. St. Pétersbourg. 16. Bd. 1904.
- Über die Spermatophoren der Schmetterlinge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 88. 1907.
- Pratt, H. S. The anatomy of the female genital tract of the Pupipara as observed in *Melophagus ovinus*. Ebenda. Bd. 66. 1899.
- Rajewsky. Über die Geschlechtsorgane von *Blatta orientalis* usw. Nachr. d. K. Gesellsch. d. Moskauer Univers. Vol. 16. 1875.
- Rathke, H. Miscellanea anatomico-physiologica Fasc. 1. De Libellularum partibus genitalibus. Regiomonti 1832.
- Roepke, W. Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuss'schen Lepidopterenbastarden. 1. Folge. Jena. Zeitschr. f. Naturw. 44. Bd. 1909.
- Roussel, C. Recherches sur les organes génitaux des Insectes Coléoptères de la famille des Scarabéides. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 50. 1860.
- Sabatier, A. Sur la morphologie de l'ovaire chez les Insectes. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 102. 1888.
- Schneider, A. Über die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Insekten. Zool. Beiträge v. A. Schneider. Bd. 1. 1883.
- Die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Zool. Beiträge. Breslau. Bd. 1. 1885.
- Über die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insekten. Zool. Beiträge. 1885.
- Schröder, L. Studien über das männliche Genitalorgan einiger Scolytiden. Arch. f. Naturg. 68. Jahrg. 1902.
- Schultz, O. Über den inneren Bau gynandromorpher (hermaphroditischer) Macrolepidopteren. Illustr. Wochenschr. Entom. 1897. Bd. 2.
- Über den anatomischen Befund des Geschlechtsapparates zweier gynandromorpher Lepidopteren: *Smerinthus populi* L. und *Vanessa antiopa* L. Berlin. Ent. Zeitschr. Bd. 43. 1898.
- Gynandromorphe (hermaphroditische) Macrolepidopteren der palaearktischen Fauna. Illustr. Wochenschr. Entom. Bd. 3. 1898.
- Relative Häufigkeit des Auftretens gynandromorpher Bildungen bei den einzelnen palaearktischen Lepidopterenarten. Insektenbörse 1899.
- Scott, W. Description of a ovo-viviparous Moth, belonging to the genus *Tinea*. Trans. Ent. Soc. N. South Wales. Vol. 1. 1866. — Nat. Hist. Rev. 1868.
- Sedlacek, F. Über die Genitalorgane und Generationsverhältnisse bei Rüssel- und Borkenkäfern. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 57. 1907.
- Siebold, v. Über die viviparen Musciden. Fries's Notizen. Bd. 3. 1837.

- Siebold, v. Über die weiblichen Geschlechtsorgane der Tachinen. Arch. f. Naturg. Bd. 4. 1838.
- Über die inneren Geschlechtswerkzeuge der viviparen und oviparen Blattläuse. Frorieps Notizen. Bd. 12. 1839.
- Über die Fortpflanzungsweise der Libellulinen. Germars Zeitschr. f. Entomol. Bd. 2. 1840.
- Über das Receptaculum seminis der Hymenopterenweibchen. Ebenda. Bd. 4. 1843.
- Spichardt. Beitrag zu der Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei Lepidopteren. Verhandl. des naturhist. Vereins des Rheinlandes. Jahrg. 43. 1886.
- Stein, F. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.
- Stitz, H. Der Genitalapparat der Mikrolepidopteren. Zool. Jahrb. Anat. 14. Bd. 1900/1901. — 15. Bd. 1901/02.
- Zum Genitalapparat der Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. 27. 1904.
- Zur Kenntnis des Genitalapparates der Trichopteren. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 20. 1904.
- Zur Kenntnis des Genitalapparates der Panorpaten. Ebenda. Bd. 26. 1908.
- Zur Kenntnis des Genitalapparates der Neuropteren. Ebenda. Bd. 27. 1909.
- Suckow, F. W. L. Geschlechtsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschr. organ. Physik. Bd. 2. 1828.
- Tichomiroff, A. Über den Bau der Sexualdrüsen und die Entwicklung der Sexualprodukte bei *Bombyx mori*. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
- Toyama. On the Spermatogenesis of the silk-worm. Bull. Coll. Agriculture Univ. Tokyo. Vol. 2. 1894.
- Voynow, D. La spermatogenèse d'été chez le *Cybister roeselii*. Arch. Zool. Expér. (4) T. 1. 1903.
- Vosseler, J. Über Zwitterbildungen bei Insekten. Jahresber. Ver. Württemb. Bd. 49. 1893.
- Wasmann, E. Über die verschiedenen Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen bei Ameisen. Stettin. Ent. Zeitschr. 51. Jahrg. 1890.
- Wenke, K. Anatomie eines *Argynnis paphia*-Zitters, nebst vergleichend anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 84. Bd. 1906.
- Wesché, W. The male organs of the Flies *Scatophaga lutaria* and *S. stercoraria*. Journ. Quekett. micr. Club. (2). Vol. 8. 1903.
- The Genitalia of both the Sexes in Diptera, and their relation to the armature of the Mouth. Trans. Linn. Soc. London (2). Vol. 9. 1906.
- Wielowiejski, H. v. Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arb. Zool. Inst. Wien. T. 16. 1905. — Bull. Acad. Cracovie T. 15—17. 1908.
- Über nutritive Verbindungen der Eizellen mit Nährzellen im Insektenovarium und amitotische Kernprozesse. Sitzgsber. Acad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. Bd. 113, Abt. 1. 1904.
- Zur Morphologie des Insektenovariums. Zool. Anz 9. Jahrg. 1886.
- Zander, E. Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67. 1900.
- Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge bei Trichopteren. Ebenda. Bd. 70. 1901.
- Zum Genitalapparat der Lepidopteren. Zool. Anz. Bd. 28. 1905.
- Der männliche Genitalapparat der Butaliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 79. Bd. 1905.
- Zweiger, H. Die Spermatogenese von *Forficula auricularia*. Zool. Anz. Bd. 30. 1906.

Literatur zum anatomisch-physiologischen Teil.

Lehr- und Handbücher und Abhandlungen allgemeinen Inhalts.

- Altum, B. Forstzoologie. 2. Aufl. 1881.
- Amans, P. Recherches anatomiques et physiologiques sur la larve de l'*Aeschna grandis*. Revue de Sc. nat. Montpellier. 3. sér. T. 1. 1881.
- Anglas, J. Observations sur les métamorphoses internes de la guêpe et de l'abeille. Bull. Sc. France Belgique. Bd. 34. 1901.
- Anthon, S. J. The larva of *Ctenophora angustipennis* Loew. Journ. Morph. Philadelphia. Vol. 19. 1908.
- Apheraky. Über die Gattung *Colias*. Stett. Entom. Zeitschr. Bd. 44.
- Arnhardt, L. Anatomie und Physiologie der Honigbiene. Wien 1906.
- Assmuth, J. *Termitoxenia Assmuthi* Wasm. Anatomisch-histologische Untersuchung. Inaug. Diss. Berlin 1910.
- Baltzer, R. A. De anatomia Sphingidarum. Diss. Bonn 1864.
- Zur Anatomie und Physiologie der Dämmerungsfalter (Sphingidae). Arch. f. Naturg. 23. Jahrg. 1864.
- Beauregard, H. Recherches sur les Insectes vésicants. 1. Part. Anatomie. Journ. Anat. Phys. Paris 21. année 1885; 22. année 1886.
- Les insectes vésicants. Paris 1890.
- Berlese, A. Osservazioni sulla anatomia del *Gryllus campestris* L. Att. Soc. Veneto-Trent. Padova. T. 7. 1882.
- Osservazione su fenomeni che avvengono durante la ninfa degli Insetti metabolici. Riv. Patolog. vegetale. Vol. 8, 9, 10. 1899—1902.
- Monografia dei Myrientomata. Redia VI. 1909.
- Gli insetti. Loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll' uomo. Volume primo. Milano. 1909.
- Osservazioni intorno a gli Acerentomidi. Redia V. 1908.
- Berthoumieu, G. V. Ichneumonides d'Europe. Ann. de la Soc. entom. d. France. 1894.
- Blochmann. Über das Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten. Centralbl. f. Bacteriologie und Parasitenkunde. 11. Bd. 1892.
- Boas, J. E. V. Lehrbuch der Zoologie. 1901.
- Bonnet et Finot. Les Orthoptères de la régence de Tunis. Revue des scienc. nat. (3) T. 4. 1885.
- Böving, A. G. Natural History of the larvae of Donaciinae. Leipzig 1910.
- Brauer, F. Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der *Chionea araneoides* (V. J. Egger et G. Frauenfeld) nebst Anatomie des Insektes und der Larve. Verh. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 4. 1854.
- Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren. Ebenda. Bd. 4. 1854.
- Beiträge zur Kenntnis der Panorpiden-Larven. Verh. d. K. K. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 13.
- Brunner v. Wattenwyl, K. Über ein neues Organ bei den Acridiodeen. Verh. K. K. zool. bot. Ges. Wien. Bd. 29. 1879.
- Bueno, J. R. de la Torre. Life-Histories of North American Water-Bugs. Canad. Entomol. Vol. 38. 1906.

- Bugnion, E. Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'*Encyrtus fuscicollis*. Recueil zool. Suisse. Vol. V. 1891.
- Burmeister, H. Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
- Cayal, R. Coloration par la méthode de Golgi des terminaisons des trachées et des nerfs dans les muscles des ailes des Insectes. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. 7. 1890.
- Cameron, P. Notes on the coloration and development of Insects. Trans. Ent. Soc. London 1880.
- Candèze, E. Les moyens d'attaque et de défense chez les Insectes. Bull. Acad. royale de Belgique. 2. sér. T. 38. 1874.
- Cerfontaine, P. Observations sur la larve d'un Diptère du genre *Microdon*. Arch. Biol. T. 23. 1908.
- Chabrier, J. Essai sur le vol des Insectes. Paris 1823.
- Cheshire, F. R. Physiology and anatomy of the Honey Bee and its Relations to flowering Plants. London 1881.
- Chun, Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Aufl. Jena 1903.
- Ciaccio, G. V. Della anatomia minuta di quei muscoli che negl' insetti muovano le ali. Mem. della R. Accad. delle Scienze Bologna (4). T. 8. 1888.
- Claus-Grobben. Lehrbuch der Zoologie. Marburg 1905.
- Cornalia. Monografia del Bombice del Gelso (*Bombyx mori*). Milano 1856. — Mem. de Rei Inst. Lombardo di scienze, lettere ed arti. Vol. 6. 1856.
- Cowan, W. F. The Honey Bee. Übers. von Gravenhorst. Braunschweig 1891.
- Cuénot, L. Études physiologiques sur les Orthoptères. Arch. Biol. vol. 14. 1896.
- Deegener, P. Metamorphose der Insekten. Leipzig (B. G. Teubner) 1909.
- Wesen und Bedeutung der Metamorphose bei den Insekten. Leipzig (Th. Thomas) 1910. (Gemeinverständlich.)
- Degeer, K. Abhandlung zur Geschichte der Insekten. (Deutsch von Götze.) I. 3. Qu. Nürnberg 1778.
- Dell, J. A. The structure and life-history of *Psychoda sexpunctata* Curtis. Trans. Ent. Soc. London 1905.
- Derham. Théologie physique. 1769. Franz. Übers. der engl. Ausg. v. 1711—12.
- Dohrn, A. De anatomia Hemipterorum. Vratislaviae 1865.
- Zur Anatomie der Hemipteren. Stett. Ent. Zeitschr. 27. Jahrg. 1866.
- Drenkelfort, H. Neue Beiträge zur Kenntnis der Biologie und Anatomie von *Siphylurus lacustris* Eaton. Zool. Jahrb. Anat. 29. Bd. 1910.
- Dufour, L. Mémoire anatomique sur une nouvelle espèce d'Insect du genre *Brachinus*. Ann. Mus. Hist. nat. T. 18. 1811.
- Anatomie de la Ranâtre linéaire et de la Nèpe cendrée. Ann. génér. Scienc. phys. Bruxelles. T. 7. 1821.
- Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Coléoptères. Ann. Sc. Nat. T. 2—7. 1824—26.
- Recherches anatomiques sur l'Hippobosque des chevaux. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 6. 1825.
- Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres Insectes coléoptères. Du tissu adipeux splanchnique. Organes des sécrétions excrémentielles. Organes de la respiration. Ebenda. T. 8. 1826.
- Mém. pour servir à l'histoire du genre *Ocyptera*. Ebenda. T. 10. 1827.
- Recherches anatomiques sur les Labidures. Ebenda. sér. 1. T. 13. 1828.
- Description et figure de l'appareil digestif de l'*Anobium striatum*. Ebenda. T. 14. 1828.
- Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Mém. d. Savants étrang. à Acad. d. Sc. T. 4. 1833.
- Recherches anatomiques et physiologiques sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Névroptères. 1834.
- Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur quelques Insectes coléoptères de la famille des Dermestines, des Byrrhiens, des Acanthopodes et des Leptodactyles. Appareil génital. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 1. 1834.
- Résumé des recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères. Ebenda.
- Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur les Insectes coléoptères des genres *Macronychus* et *Elmis*. Ebenda. 2. sér. T. 3. 1835.
- Recherches sur quelques entozoaires et larves parasites des Insectes orthoptères et hyménoptères. Ebenda. 2. sér. T. 6. et 7. 1836, 37.
- Mémoire sur les métamorphoses et l'anatomie de la *Pyrochroa coccinea*. App. digestif; Glande odorifique. App. génital. Ebenda. 2. sér. T. 13. 1840.
- Histoire des métamorphoses et de l'anatomie des Mordelles. Ebenda. T. 14. 1840.

- Dufour, L. Etudes anatomiques et physiologiques sur une Mouche dans le but d'éclairer l'histoire des métamorphoses et de la prétendue circulation chez les Insectes. Ebenda. 2. sér. T. 16. 1841.
- Recherches anat. et phys. sur les Orthoptères, les Hyménoptères et les Neuroptères. Mém. des Savants étrang. Paris. T. 7. 1841.
 - Histoire comparative des métamorphoses et de l'anatomie des *Cetonia aurata* et *Dorcus parallelepipedus*. Tissus adipeux splanchniques, appareil digestif. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 18. 1842.
 - Note anatomique sur la question de la production de la cire des Abeilles. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 17. 1843.
 - Mémoire sur les vaisseaux biliaires au foie des Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 19. 1843.
 - *Piophilá petasiones*. Appareil digestif. App. génital. Ebenda. 3. sér. T. 1. 1844.
 - Anatomie générale des Diptères. App. génital. Ebenda.
 - Nouvelles observations sur la situation des stigmates thoraciques dans les larves des Buprestides. Ann. Soc. Ent. France. 2. sér. T. 2. 1844.
 - Note sur la prétendue circulation chez les Insectes. Compt. rend. Acad. Sc. Paris. T. 19. 1844.
 - Études anat. et physiol. sur les Insectes diptères de la famille des Pupipares. App. respiratoire et génital. Ann. Sc. Nat. Zool. 3. sér. T. 3. 1845.
 - Études anatomiques et physiol. sur une Mouche. Mém. des Savants étrangers. Paris. T. 9. 1846.
 - Description et anatomie d'une larve à branchies externes d'*Hydropsyche*. Ann. Sc. Nat. Zool. 3. sér. T. 8. 1847.
 - Recherches anatom. sur le larve à branchies extérieures du *Sialis lutraria*. Ebenda. 3. sér. T. 9. 1848.
 - Sur la respiration branchiale des larves des grandes Libellules comparée à celle des Poissons. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 26. 1848.
 - Mém. sur les vaisseaux biliaires ou le foie des Insectes. Ann. Sc. Nat. Zool. 2. sér. T. 19. 1848.
 - Recherches sur l'anatomie et l'histoire natur. de l'*Osmylus maculatus*. App. digestif, App. génital. Ebenda. 3. sér. T. 9. 1848.
 - Sur la circulation chez les Insectes. Bordeaux. 8°. — C. R. Acad. Sc. Paris. T. 28. 1849.
 - De divers modes de respiration aquatique chez les Insectes. Ebenda. T. 29. 1849.
 - Quelques mots sur l'organe de l'odorat et sur celui de l'ouïe dans les Insectes. Act. Soc. Sc. Bordeaux. T. 17. liv. 3 et 4. — Ann. Sc. Nat. Zool. 3. sér. T. 14. 1850.
 - De la circulation du sang et de la nutrition chez les Insectes. Act. Soc. Linn. Bordeaux. T. 17. liv. 4. 1851.
 - Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mém. des Savants étrang. Paris. T. 11. 1851.
 - Étud. anat. et physiol. et observations sur les larves des Libellules. Ann. Sc. Nat. Zool. sér. 3. T. 17. 1852.
 - Rech. anat. sur les Hyménoptères de la fam. des Urocérates. App. gen., digest. et respirat. Ebenda. 4. sér. T. 1. 1854.
 - Sur l'appareil génital mâle du *Coræbus bifasciatus*. Thomson's Arch. entom. T. 1. 1857.
 - Fragments anatomiques sur quelques Élatérides. Ann. Sc. Nat. Zool. 4. sér. T. 8. 1857.
 - Fragments d'anat. entomol. Sur l'appareil digestif du *Nemoptera lusitanica*. Sur les ovaires du *Nemoptera lusitanica*. 4. sér. T. 8 et 9. 1857-58.
 - Rech. anat. et considérat. entomol. sur les Hémiptères du genre *Leptopus*. App. digest., génit. Ebenda. 4. sér. T. 10. 1858.
 - Rech. anat. sur l'*Ascalaphus meridionalis*. App. digest., génit. Ebenda. 4. sér. T. 13. 1860.
 - Études sur la larve du *Potamophilus*. Ebenda. 4. sér. T. 17. 1862.
- Embleton, Alice L. On the Anatomy and Development of *Comys infelix* Embleton, a Hymenopterous Parasite of *Lecanium hemisphaericum*. Trans. Linn. Soc. London. (2) Vol. 9. 1904.
- Emery, C. Fortbewegung von Tieren an senkrechten und überhängenden glatten Flächen. Biol. Centralbl. Bd. 4. 1884.
- Untersuchungen über *Luciola italica*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
 - La luce della *Luciola italica* osservata col microscopio. Bull. Soc. Ent. Ital. 17. Bd. 1885.

- Eschscholtz, J. F. Beschreibung des inneren Skeletts einiger Insekten aus verschiedenen Ordnungen. Beiträge zur Naturkunde aus den Ostseeprovinzen Rußlands. Dorpat 1820.
- Fischer, L. H. Orthoptera europaea. Leipzig 1853.
- Fleischmann, A. Lehrbuch der Zoologie. 1898.
- Flögel, J. H. L. Monographie der Johannisbeeren-Blattlaus, *Aphis ribis* L. Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. 9. — Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 1. 1904/05.
- Frey und Leuckart. Lehrbuch der Zootomie. Wirbellose Tiere. 1847.
- Fulmeck, L. Einige Organisationseigentümlichkeiten der Mallophagen. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. 56. 1906.
- Die Mallophagen. Mitteil. Nat. Verh. Univ. Wien. Jahrg. 5. 1907.
- Ganin, M. Materialien zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insekten (russisch). Arb. der 5. Vers. russischer Naturf. und Ärzte in Warschau. 1876. (Referat von Hoyer in: Jahresber. d. Anat. u. Phys. v. Hoffmann und Schwalbe, Bd. 5. 1876.) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 28. 1877.
- Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19. 1869.
- Giacomini, E. Contributo alle conoscenze sull'organizzazione interna e sullo sviluppo della *Eristalis tenax* L. Ann. Fac. Med. Mem. Accad. med. chir. Perugia. Vol. 12. 1900.
- Gibler, C. F. The anatomy of *Amblychila cylindriciformis*. Psyche. Vol. 2. 1879.
- Gleichen-Russworm, v. Geschichte der gemeinen Stubenfliege. Nürnberg 1764.
- Götte, A. Lehrbuch der Zoologie. 1902.
- Graber, V. Anatom. physiol. Studien über *Phthirus inguinalis*. Zeitschr. für wiss. Zool. 22. Bd. 1872.
- Die Insekten. München 1877.
- Grassi, B. Intorno all' anatomia dei Tisanuri. Nota prelim. Naturalista Sicil. Anno 3. — Archiv Ital. Biol. T. 5. 1884.
- Intorno allo sviluppo delle *Apis* nell' uovo. Atti Accad. Sc. nat. Catania (3). T. 18. 1884.
- L'*Japyx* e la *Campodea*. Ebenda. 3 ser. Vol. 19. 1885.
- Mem. 3. Contribuzione allo studio dell'anatomia del genere *Machilis*. Atti Accad. Gioenia Sc. Catania. 3 ser. Vol. 19. 1885.
- Mem. 4. Cenni anatomici sul genere *Nicoletia*. Boll. Soc. Entom. Ital. Anno 18. 1886.
- Altre Ricerche sui Tisanuri. Nota prel. Ibid. Anno 19. 1887.
- Mem. 7. Anatomia comparata dei Tisanuri e considerazioni generali sull'organizzazione degli Insetti. Atti. R. Accad. dei Lincei d. Roma. Cl. sc. fis. etc. 4. ser. Vol. 4. 1888.
- Les ancêtres des Myriopodes et des Insectes. Anatomie comparée des Thysanoures et considérations générales sur l'organisation des Insectes. Arch. Ital. Biol. Bd. 11. 1889.
- Grobben, K. Über bläschenförmige Sinnesorgane und eine eigentümliche Herzbildung der Larve von *Ptychoptera contaminata* L. Sitzungsber. Acad. Wiss. Wien. Bd. 72. 1875.
- Grosse, F. Beiträge zur Kenntnis der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
- Grube, A. E. Beschreibung einer auffallenden an Süßwasserschwämmen lebenden Larve (*Sisyra*). Wiegmanns Arch. f. Naturgesch. Bd. 9. 1843.
- Haase, E. Zur Anatomie der Blattiden. Zool. Anz. 12. Jahrg. 1889.
- Hagemann, J. Beiträge zur Kenntnis von *Corixa*. Zool. Jahrb. Anat. 30. Bd. 1910.
- Hagen, H. A. Die Entwicklung und der innere Bau von *Osmylus*. Linnaea Entom. Bd. 7. 1852.
- Monographie der Termiten. Cap. Anat. Linnaea Entom. Bd. 12. 1858.
- Zur Kenntnis der Anatomie von *Termes bellicosus*. Peters Reise nach Mosambique. Zool. v. Ins. u. Myriop. Berlin 1862.
- Hatschek, B., und C. J. Cori. Elementarcurs der Zootomie in 15 Vorlesungen. 1896.
- Hayek, G. v. Handbuch der Zoologie. 1881.
- Hecht, E. Notices biologiques et histologiques sur la larve d'un Diptère (*Microdon mutabilis* L.). Arch. Zool. Expér. 3. sér. T. 3. 1899.
- Heeger, E. Naturgeschichte der *Aleurodes immaculata* Steph. Wien. Sitzungsber. Math. nat. Kl. Bd. 18. 1856.
- Henneguy, L. F. Les Insectes. Morphologie, Reproduction, Embryogénie. Paris 1904.
- Hertwig, R. Lehrbuch der Zoologie. Jena 1909.

- Hewitt, C. G. A Preliminary Account of the Life-history of the Common House Fly (*Musca domestica* L.). Mem. Manchester Lit. Phil. Soc. Vol. 51. 1907. No. 1.
- The Structure, Development and Bionomics of the House-fly, *Musca domestica* Linn. Part. 1. The Anatomy of the Fly. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 51. 1907.
- Part. 2. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 52. 1908.
- Heymons, R. Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung monographisch bearbeitet. Jena 1895.
- Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 62. 1897.
- Über die Organisation und Entwicklung von *Bacillus rossii*. Sitzungsber. K. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin. Bd. 16. 1897.
- Hoffmann, R. W. Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. 39. 1908.
- Holmgren, N. Über die Exkretionsorgane des *Apion flavipes* und *Dacyles niger*. Anat. Anz. 22. Bd. 1902/03.
- Termitenstudien. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Bd. 44. No. 3. 1909.
- Hurst, C. H. The pupal stage of *Culex*. Inaug. Diss. Leipzig 1890.
- On the Life History and Development of a Gnat. s. o. Transact. of the Manchester Micr. Soc. 1890.
- The Postembryonic Development of a Gnat. (*Culex*). Proc. of the Liverpool Biol. Soc. Vol. 4. 1890.
- Huxley, Th. Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere. Leipzig 1878.
- Hyatt, A., and J. M. Arms. Insecta. Bost. Soc. nat. Hist. Guides for Science teaching. 8. Boston 1890.
- Janet, Ch. Sur le système glandulaire des Fourmis. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 118. 1894.
- Limites morphologiques des anneaux chez la *Myrmica rubra*. Lille 1897.
- Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*. Observations diverses sur les Fourmis. Paris 1898.
- Anatomie du Corselet de la *Myrmica rubra* reine. Mém. Soc. Zool. de France. T. 11. 1898.
- Sur une cavité du tégument servant, chez les Myrmicinae, à étaler, au contact de l'air, un produit de sécrétion. C. R. Acad. Sc. Paris 1898.
- Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 17. Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*. Observat. diverses sur les Fourmis. Paris 1898.
- Recherches sur l'anatomie de la Fourmi et essai sur la constitution morphologique de la tête de l'Insecte. Paris 1900.
- Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*. Paris 1902.
- Jaworowski. Über die Entwicklung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei *Chironomus* und einigen anderen Insekten. Sitzungsber. K. K. Acad. d. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. Bd. 80. 1879.
- Imhof, O. E. Beiträge zur Anatomie der *Perla maxima* Scop. Aarau 1881.
- Imms, A. D. Notes on the Structure and Behaviour of the Larva of *Anopheles maculipennis* Meigen. Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 14. 1907.
- On the larval and pupal stages of *Anopheles maculipennis* Meigen. Journ. Hyg. Cambridge. Vol. 7. 1907. — Parasitology Cambridge. Vol. 1. 1908.
- Joly, N. Sur l'histoire naturelle et l'anatomie de la Mouche feuille (*Mantis siccifolia*) des Seychelles. Toulouse 1871.
- Contribution à l'histoire et à l'anatomie de la Mouche-Feuille des Iles Seychelles. Mém. Ac. Toulouse. Vol. 3. 1871.
- Jordan, R. Anatomie und Biologie der Physopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.
- Jourdain, S. Sur le *Machilis maritima* Latr. — C. R. Acad. Sc. Paris. T. 106. 1888.
- Judeich, J. F., und H. Nitsche. Lehrbuch der mitteleuropäischen Forstinsektenkunde. 1895.
- Karawajew, W. Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64. 1898.
- Systematisch-biologisches über drei Ameisen aus Buitenzorg. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Bd. 2. 1906.
- Kennel, J. Lehrbuch der Zoologie. 1893.
- Kirby and Spencee. Introduction to entomology etc. London 1815—28.

- Kolbe, H. J. Vergleichend morphologische Untersuchungen an Coleopteren nebst Grundlagen zu einem System und zur Systematik derselben. Arch. f. Naturgesch. 1901. Beiheft (Festschrift für Eduard v. Martens).
- Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
- Kölliker, A. Zur feineren Anatomie der Insekten. Verh. der phys. med. Ges. Würzburg. Bd. 8. 1857.
- Kollmann, M. Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. Ann. Sc. Nat. Zool. sér. 9. T. 8. 1908.
- Korschelt, E., und K. Heider. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1891—1910.
- Kramer, P. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gattung *Philopterus* (Nitzsch). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 19. 1869.
- Kunckel d'Herculais. Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, Insectes diptères de la famille des Syrphides. 1. part. Paris 1875 bis 1878. — 2. part. Atlas, 1882.
- La Baume. Über die Metamorphose der Ephemeriden. Sitzungsber. Ges. nat. Frde. Berlin 1909.
- Laboulbène, A. Recherches sur l'*Anurida maritima*, Insecte Thysanoure de la famille des Podurides. Ann. Soc. Entom. France. 4 sér. T. 4. — C. R. Soc. Biol. 1864.
- Recherches sur les appareils de la digestion et de la reproduction du *Buprestis manca*. Thomsons Arch. Entom. T. 1.
- Lacordaire, Th. Introduction à l'Entomologie. Paris 1834—38.
- Landois, L. Anatomie des *Phthirus inguinalis* Leach. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.
- Anatomie des *Pediculus vestimenti* Nitzsch. Ebenda. Bd. 15. 1865.
- Über die numerische Entwicklung der histologischen Elemente des Insektenkörpers. Ebenda. Bd. 15. 1865.
- Anatomie des Hundeflohs (*Pulex canis*). Dresden 1866. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Dresden. Bd. 33. 1866, 1867.
- Anatomie der Bettwanze (*Cimex lectularius* L.) mit Berücksichtigung verwandter Hemipterengeschlechter. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 18 und 19. 1868—69.
- Lang, A. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Jena 1888—94.
- Beiträge zu einer Trophocoeltheorie. Jena. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 38. N. F. 31. 1903.
- Lass, M. Beiträge zur Kenntnis des histologisch-anatomischen Baues des weiblichen Hundeflohs (*Pulex canis* Dugès s. *P. serraticeps* Taschenberg). Zeitschr. f. wiss. Zool. 79. Bd. 1905.
- Lebrede, M. G. Algunas observaciones sobre la anatomia des Mosquito con dibujos originales. Rev. Med. trop. Habana. T. 5. 1904.
- Lécaillon, A. Sur l'organe de „Graber“ de la larve de *Tabanus quatuornotatus* Meig. C. R. Ass. Anat. T. 7. 1905.
- Sur la structure de la couche chitineuse tégumentaire et sur les insertions musculaires de la larve de *Tabanus quatuornotatus* Meigen. C. R. Ass. Anat. T. 8. 1906.
- Deuxième note sur l'organe de Graber. Ebenda.
- Recherches sur la structure de la cuticule tégumentaire des Insectes et sur la manière dont s'attachent les muscles chez ces animaux. Bibl. Anat. Paris. T. 16. 1907.
- List, J. *Orthezia cataphracta* Shaw. Eine Monographie (Biol. Centralbl. 6. Bd.). Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.
- Über Becherzellen und Leydig'sche Zellen (Schleimzellen). Arch. mikr. Anat. 26. Bd. 1886.
- Leydig, F. Anatomisches und Histologisches über die Larve von *Corethra plumi-cornis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1851.
- Zur Anatomie von *Coccus hesperidum*. Ebenda. Bd. 5. 1854.
- Zur Anatomie der Insekten. Müllers Arch. f. Anat. Physiol. 1859.
- Tafeln zur vergleichenden Anatomie. 1864.
- Vom Bau des tierischen Körpers. 1864.
- Bemerkungen über Farben der Hautdecke und Nerven der Drüsen bei Insekten. Arch. Micr. Anat. Bd. 12. 1876.
- Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
- Locy, W. A. Anatomy and Physiology of the Family Nepidae. Americ. Natural. Vol. 18. 1884.
- Loew, H. Abbildungen und Bemerkungen zur Anatomie einiger Neuropteren-gattungen. Linnaea Entom. Bd. 3. 1848.

- Lowne, B. Anatomy and Physiology of the Blow Fly *Musca vomitoria*. London 1869.
- Anatomy, Physiology, Morphology and Development of the Blow-fly. London 1880—91.
- Lübben, H. Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb. Morph. 24. Bd. 1907.
- Lubbock, J. On the Digestive and Nervous System of *Coccus hesperidum*. Proceed. Roy. Soc. Vol. 9. 1858.
- On the Anatomy of Ants. Trans. Linn. Soc. Ser. 2. Zool. Vol. 2. 1879.
- Lyonet, P. Anatomie de différentes espèces d'Insectes. Mém. du Mus. T. 18. Paris 1829.
- Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses de différentes espèces d'Insectes. Mém. du Mus. d'Hist. nat. Paris. T. 18—19—20. 1829—32.
- Traité anatomique de la chenille qui ronge le bois de Saule. 2 Ed. La Haye. 1762.
- Mac Cook, H. Ch. The natural history of the agricultural Ant of Texas. A Monograph of the habits, architecture and structure of *Progonomyrmex barbatus*. Philadelphia 1880.
- Mark, E. L. Beiträge zur Anatomie und Histologie der Pflanzenläuse, insbesondere der Cocciden. Arch. Mikr. Anat. Bd. 13. 1877.
- The nervous system of *Phylloxera*. Psyche. Vol. 2. 1879.
- Marshall, Wm. S., and Henry Severin. Some points in the Anatomy of *Ranatra fusca* P. Beauv. Trans. Wisconsin Acad. Vol. 14. 1905.
- Über die Anatomie der Gespenstheuschrecke, *Diapheromera femorata* Say. Arch. f. Biontologie. Bd. 1. 1906.
- , and C. F. Vorhies. Cytological studies on the spinning glands of *Platyphylax designatus* Walker. (Phryganid.) Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. 23. 1906.
- Amitosis in the malpighian tubules of the Walking-Stick (*Diapheromera femorata*). Biol. Bull. Vol. 14. 1908.
- Massonat, E. Contribution à l'étude des Pupipares. Ann. de l'Université de Lyon N. S. I. Scienc. Méd. Fasc. 28. 1909.
- Mayer, P. Anatomie von *Pyrhhorcoris apterus* L. Arch. f. Anat. Physiol. 1874.
- Zur Kenntnis von *Coccus cacti*. Mitt. Zool. Stat. Neap. 10. Bd. 1891 bis 1893.
- Meckel, H. Micrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch. Anat. Phys. u. Wiss. Mediz. 1846.
- Meigen, J. W. Syst. Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügligen Insekten. 1818—38.
- Meinert, F. Anatomia Forficularum. Dissert. Kjöbenhavn 1863.
- Anatomia Forficularum. Anatomisk undersøgelse af de Danske Orentviste I. Naturhist. Tidsskr. 3. Raek. Bd. 3. 1863.
- Om dobbelte Saedgange hos Insecter. Ebenda, 3. Raekke, 5. Bd. 1868.
- Contribution à l'anatomie des Fourmilions. Overs. Dansk. Vidensk. Selsk. Forhand. Kjöbenhavn. 1889.
- Melander, A. L. Notes on the structure and development of *Embia texana*. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 4. 1903.
- Metalnikoff, S. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Mückenlarve. Bull. Acad. St. Pétersbourg (5). T. 17. 1902.
- Meyer, H. Über die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtsteile bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1. 1849.
- Miall, L. C., and Denny. The structure and Life history of the Cockroach (*Periplaneta orientalis*). London 1886.
- , and N. Shelford. The structure and Life history of *Phalacrocerca replicata*. Trans. Ent. Soc. London 1897.
- The structure and Life history of the Harlequin Fly (*Chironomus*). Oxford 1900.
- , and T. H. Taylor. The structure and Life history of the Holly-fly. Trans. Ent. Soc. London 1907.
- , and E. A. Minchin. Report on the Anatomy of the Tsetse-fly (*Glossina palpalis*). Proc. R. Soc. London. Vol. 76. 1905.
- Mordwilko, A. Zur Anatomie der Pflanzenläuse, Aphiden (Gattungen *Trama* Hayden und *Lachnus* Illiger.) Zool. Anz. 18. Jahrg. 1895.

- Müggenburg, F. H. Larve und Puppe von *Cylindrotoma glabrata* (Meigen), ein Beitrag zur Kenntnis der Tipuliden. Arch. f. Naturg. 67. Jahrg. Beiheft S. 169. 1901.
- Müller, J. Über die Entwicklung der Eier im Eierstock bei den Gespenstheuschrecken und eine neu entdeckte Verbindung des Rückengefäßes mit den Eierstöcken bei den Insekten. Acta Ak. Leop. Bd. 12. 1825.
- Newport, G. On the nervous system of the *Sphinx ligustri* L. and on the changes which it undergoes during a part of the metamorphoses of the Insects. Philos. Transact. London 1832—34.
- Insecta. Todds Cyclopaedia of Anatomy and Physiol. 1839.
- On the Anatomy and Affinities of *Pteronarcys regalis* Newm. — Transact. Linn. Soc. London. T. 20. 1851.
- On the Natural History, Anatomy and Development of the Oil beetle (*Meloe*). II. Ebenda.
- On the Anat. and Developm. of certain Chalcididae and Ichneumonidae. Ebenda. T. 21 u. 22. 1852—53.
- Nüsslin, O. Zur Biologie der Schizoneuriden-Gattung *Mindarus* Koch. Biol. Centralbl. 20. Bd. 1900.
- Oudemans, J. T. Bydrage tot de kennis der Thysanura en Collembola. Acad. Proefschrift. Amsterdam. 1887.
- Packard, A. S. A study of the transformation and anatomy of *Lagoa crispata*, a bombycine Moth. Proc. Amer. Phil. Soc. Vol. 32. 1894.
- Textbook of Entomology. London 1898.
- Panceri, O. Études sur la phosphorescence des animaux marins. Ann. Sc. Nat. Zool. 5. sér. T. 16. 1872.
- Pantel, J. *Thrixion Halidayanum* Rend. — La Cellule Vol. 15. 1898.
- Sur les organes rudimentaires des larves des Muscides. C. R. Acad. Sc. Paris. T. 148. 1909.
- Recherches sur les Diptères à larves entomobies. 1. Caractères parasitiques aux points de vue biologique, éthologique et histologique. La Cellule. Bd. 26. 1910.
- Patten, W. The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. T. 24. 1884.
- Pazos y Caballero, J. H. Del exterior é interior del mosquito. Apuntes sobre la anatomia y Morfologia. Rev. Med. trop. Habana. T. 4. 1903.
- Perez, Ch. Contribution à l'étude des métamorphoses. Bull. Sc. France Belgique. Vol. 37. 1903.
- Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). Arch. Zool. Expér. 5. sér. T. 4. 1910.
- Perrier, E. Traité de Zoologie. Fasc. III. Arthropodes et Vers. Paris 1897.
- Philipschenko, J. Anatom. Studien über Collembola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 85. 1907.
- Pictet, F. J. Mémoires sur les larves des Némoures. Ann. Sc. Nat. Zool. T. 26. 1832.
- Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides. Genève 1834.
- Histoire naturelle générale et particulière des Insectes Neuroptères. 1. Monographie: Famille des Perlides. Genève 1841/42. — 2. Monogr.: Famille des Ephémérides. Genève 1843—45.
- Popovici-Bazosanu, A. Contributions à l'étude de l'organisation des Larves des Ephémérides. Arch. Zool. Expér. (4). T. 5. 1906.
- Poulton, E. B. The colours of animals. Intern. scientific. Series 68. 1890.
- Poyarkoff, E. Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère (La Galérue de l'orme). Arch. d'Anat. Micr. T. 12. 1910.
- Provazek, S. Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. Zool. Inst. Wien. 12. Bd. 1900.
- Studien über Säugetiertrypanosomen. Arb. Reichsgesundheitsamt Berlin. 22. Bd. 1905. — (*Haematopinus spinulosus*.)
- Railliet, A. Traité de Zoologie médicale et agricole. 1895.
- Raschke, E. Die Larve von *Culex nemorosus*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Insektenanatomie und -Histologie. Arch. f. Naturg. 53. Jahrg. — Zool. Anz. 10. Jahrg. 1887.
- Ratzeburg. Die Ichneumoniden der Forstinsekten. 1844.
- Réaumur. Mémoires pour servir à l'histoire des insectes. T. 1. Mém. 12. T. 2. Mém. 7.
- Rebel, H. Fr. Berges Schmetterlingsbuch. 9. Aufl. Stuttgart 1910.

- Ribaga, C. Anatomia del *Trichopsocus dalii*. Rivista Patologia Vegetal. V. 9. 1902.
- Rolph, W. H. Beitrag zur Kenntnis einiger Insektenlarven. Bonn 1873.
- Roesel v. Rosenhof, A. J. Insektenbelustigungen. Nürnberg 1746—61.
- Beiträge zur Natur- und Insektengeschichte. 1. T. von Ch. F. C. Kleemann 1761. — 2. Bd. fortges. von Chr. Schwarz. Nürnberg 1762—94.
- Roessig, H. Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus? Zool. Jahrb. Syst. 20. Bd. 1904.
- Sadones, J. L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. La Cellule. T. 11. 1896.
- Samson, K. Über das Verhalten der Vasa malpighii und die exkretorische Funktion der Fettzellen während der Metamorphose von *Heterogenea limacodes* Hufn. Zool. Jahrb. Anat. 26. Bd. 1908.
- Schaeffer, C. Beiträge zur Histologie der Insekten. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 3. 1889.
- Schatz, E. Familien und Gattungen der Tagfalter. II. Teil. 1885.
- Schaudinn, F. Generations- und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaeta*. Arb. Reichsgesundheitsamt Berlin. 20. Bd. 1904.
- Scheiber, S. H. Vergleichende Anatomie und Physiologie der Oestridenlarven. Sitzungsber. d. K. Acad. Wiss. Wien. Math. Nat. Kl. Bd. 41—45. 1860—62.
- Schepotieff, A. Studien über niedere Insekten. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 28. 1909.
- Neue Arbeiten über niedere Insekten. Zool. Centralbl. 17. Bd. Nr. 5/6. 1910.
- Schimkewitsch, W. Zur Frage nach der Veränderung der *Sarcophylla penetrans* unter dem Einflusse des Parasitismus. Zool. Anz. Bd. 7. 1884.
- Schimmer, F. Beitrag zu einer Monographie der Gryllodengattung *Myrmecophila* Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. 93. Bd.
- Schneider, K. C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
- Histologisches Praktikum der Tiere. Jena 1908.
- Schiner. Fauna Austriaca. Diptera. 1862—64.
- Schiödde. De metamorphosi Eleutheratorum. Bidrag til Insecternes Udviklingshistorie. Krögers Naturhist. Tidsskr. Kjöbenhavn. 12 Teile. 1862—83.
- Scholz, R. Ein Beitrag zur Lebensgeschichte von *Melasoma 20-punctatum* Scopoli. Insektenbörse 24. Jahrg. 1907.
- Schröder und van der Kolk. Mémoire sur l'Anatomie et Physiologie de *Gastrus equi*. Amsterdam 1845.
- Schulze, F. E. Epithel- und Drüsenzellen. Arch. Micr. Anat. Bd. 3. 1867.
- Sedgwick, Sinclair, Sharp. *Peripatus*, Myriapods, Insects. London 1895.
- Seitz, A. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. 3. Teil. Fortpflanzung. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 7. 5. Heft. 1893.
- Semichon, L. Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. Bull. Sc. France. Belg. T. 40. 1907.
- Seurat, L. Contributions à l'étude des Hyménoptères entomophages. Ann. Sc. Nat. Zool. 8. sér. T. 10. 1899.
- v. Siebold, C. Th. E. Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere. Über *Xenos sphecidarum* und dessen Schmarotzer. Neueste Schrift. Naturf. Ges. Danzig. V. 3. H. 2. 1839.
- Über Strepsiptera. Arch. f. Naturg. Jahrg. 8. Bd. 1. 1843.
- Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Berlin 1848.
- Silvestri, F. Contribuzione alla conoscenza della metamorphosi e dei costumi della *Lebia scapularis* Fourc. con descrizione dell' apparato sericiparo della larva. Redia. Giorn. Entom. Vol. 2. 1905.
- Descrizione di un nuovo genere di insetti Apterygoti, rappresentante di un nuovo ordine. Boll. Lab. Zool. Scuola sup. agric. Portici 1. 1907.
- de Sinéty, R. Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal et les organes génitaux des Phasmes. Ann. Soc. Entom. France. Bull. 21. 1899.
- Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. T. 19. 1901.
- Snodgrass, R. E. Notes on the internal Anatomy of *Peranabrus scabricollis* (Thom.). Journ. New York Entom. Soc. Vol. 11. 1903.
- The anatomy of the honey bee. Washington 1910.
- Sommer, A. Über *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.
- Speyer, A. u. O. Lepidopterologische Beiträge. Isis 1843.
- Straus-Dürckheim. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du *Melolontha vulgaris* (Hanneton). Paris, Strassbourg, Bruxelles. 1828.

- Stuhlmann, F. Beiträge zur Kenntnis der Tsetsefliege (*Glossina fusca* und *G. tachinoides*). Arb. Reichsgesundheitsamt Berlin. 26. Bd. 1907.
- Swammerdam. Bibl. nat. Leipzig 1725.
- Targioni-Tozzetti. Studi sulle Cocciniglie. Mem. della Soc. ital. di scienza nat. T. 3. Milano 1867.
- Taschenberg, E. Einführung in die Insektenkunde. 1879.
- Trägårdh, J. Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven. 1. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Larve von *Ephydra riparia*. Fall. Arkiv. Zool. Bd. 1. 1903.
- Tullberg. Sveriges Podurider. Kongl. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 10. 1872.
- Tulloch, F. The internal Anatomy of *Stomoxys*. Proc. R. Soc. London. V. 77. 1906.
- Tümpel, R. Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach 1901.
- Ulmer, G. Trichoptera. In Heft 5 u. 6 von Brauers Süßwasserfauna Deutschlands. Jena 1909.
- Uzel, H. Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895.
- Vayssière, A. Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérides. Ann. Sc. Nat. Zool. 6. sér. T. 13. 1882.
- Monographie zoologique du genre *Prosopistoma* Latr. Ann. Sc. Nat. Zool. Sér. 7. T. 9. 1890.
- Weissenberg, R. Zur Biolog. und Morphol. einer in der Kohlweißlingsraupe parasitisch lebenden Wespenlarve (*Apathes glomeratus* (L.) Reinh.). Sitzungsber. Ges. Nat. Frde. Berlin 1908.
- Zur Biologie und Morphologie endoparasitisch lebender Hymenopterenlarven (Braconiden u. Ichneumoniden). Ebenda 1909.
- Verhoeff, C. Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera, Heteroptera und Homoptera. Dissert. Bonn. 1893.
- Verson. Beiträge zur Anatomie der *Bombyx yamamai*. Sitzungsber. K. K. Acad. Wiss. Wien. Math. nat. Cl. 1. Abt. 1870.
- Viallanes, H. Sur l'appareil respiratoire et circulatoire de quelques larves de Diptères. C. R. Acad. Sc. Paris 1880.
- Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement postembryonnaire de ces animaux. Ann. Sc. Nat. Zool. 6. sér. T. 14. 1882.
- Vogt, C., und Yung. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. 1889—94.
- Wahl, B. Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalseiben im Thorax und Abdomen der Larve von *Eristalis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 70. 1901.
- Wasmann, E. *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipteren-genus aus Termitennestern. 1. T. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67. 1900. 2. T. Ebenda. 70. Bd. 1901.
- Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia* Wasm. Verh. 5. Internat. Zoolog. Kongreß. Berlin 1901.
- Weismann, A. Die Metamorphose der *Corethra plumicornis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.
- Über die Entstehung des vollendeten Insekts in der Larve und Puppe. Frankfurt 1863.
- Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 14. Bd. 1864.
- Wester, D. H. Über die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreich. Zool. Jahrb. Syst. 28. Bd. 1910.
- Willem, V. Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. Acad. Roy. Belge. 58. Bd. 1900.
- Les Rapports d'*Actaletes* avec les autres Collemboles. Ann. Soc. Ent. Belg. T. 46. 1902.
- Winterstein, H. Handbuch der vergleichenden Physiologie. Jena 1910.
- Witlaczil, E. Zur Anatomie der Aphiden. Arb. Zool. Inst. Wien. 4. Bd. — Zool. Anz. 1882.
- Die Anatomie der Psylliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 42. Bd. 1885.
- Zur Morphologie und Anatomie der Cocciden. Ebenda. Bd. 43. 1886.

Neuntes Kapitel.

Mechanik des Insektenfluges.

Von Dr. Oskar Prochnow, Berlin-Lichterfelde.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Der Bau der Flugorgane	534
1. Der Bau der Flügel in Beziehung zu ihren Aufgaben	534
2. Flügelwurzel und Flügelmuskeln	540
a) Die unmittelbare Flügelbewegung	541
b) Die mittelbare Flügelbewegung	547
c) Das Flügelgelenk	549
3. Die Abhängigkeit der Thoraxsegmente von der Entwicklung der Flügel	553
II. Die Verrichtungen der Flugorgane	554
1. Flugarten	554
2. Die Bewegungsform der Flügel	555
3. Steuerung	560
4. Abflug und Landung	563
5. Körpermaße und Flugverhältnisse bei Insekten	563
Literaturverzeichnis	568

I. Der Bau der Flugorgane.

1. Der Bau der Flügel in Beziehung zu ihren Aufgaben.

a) Flügelform.

Wie bei allen größeren Tieren, so ist auch bei den Insekten das Fliegen ein dynamisches. Die Tiere rufen durch geeignete Hebelgliedmaßen einen in der Hauptsache aufwärts und vorwärts gerichteten Luftwiderstand hervor, der der nach unten wirkenden Schwerkraft mindestens das Gleichgewicht hält und die Tiere vorwärts treibt.

Die Insektenflügel, wie die Flügel fliegender Tiere überhaupt, sind fast stets länger als breit, und nur in verhältnismäßig wenigen Fällen sind Vorder- und Hinterflügel zusammen breiter als lang. Da die Insekten, bei denen dies zutrifft — die Schmetterlinge und Fächerflügler — trotz sehr großer Flugfläche im Verhältnis zum Körpergewicht schlechte Flieger sind, so werden wir schmale Flügel als brauchbarere Flugorgane ansehen müssen als breite. Der mechanische Grund dafür ist der, daß dann der Druckmittelpunkt weiter vom Drehpunkt entfernt liegt und die Arbeit eines Flügelschlages größer ausfällt, zumal der von der Luft auf den Flügel ausgeübte Gegendruck ungefähr proportional dem Quadrat der Bewegungsgeschwindigkeit wächst. Auch wird eine größere

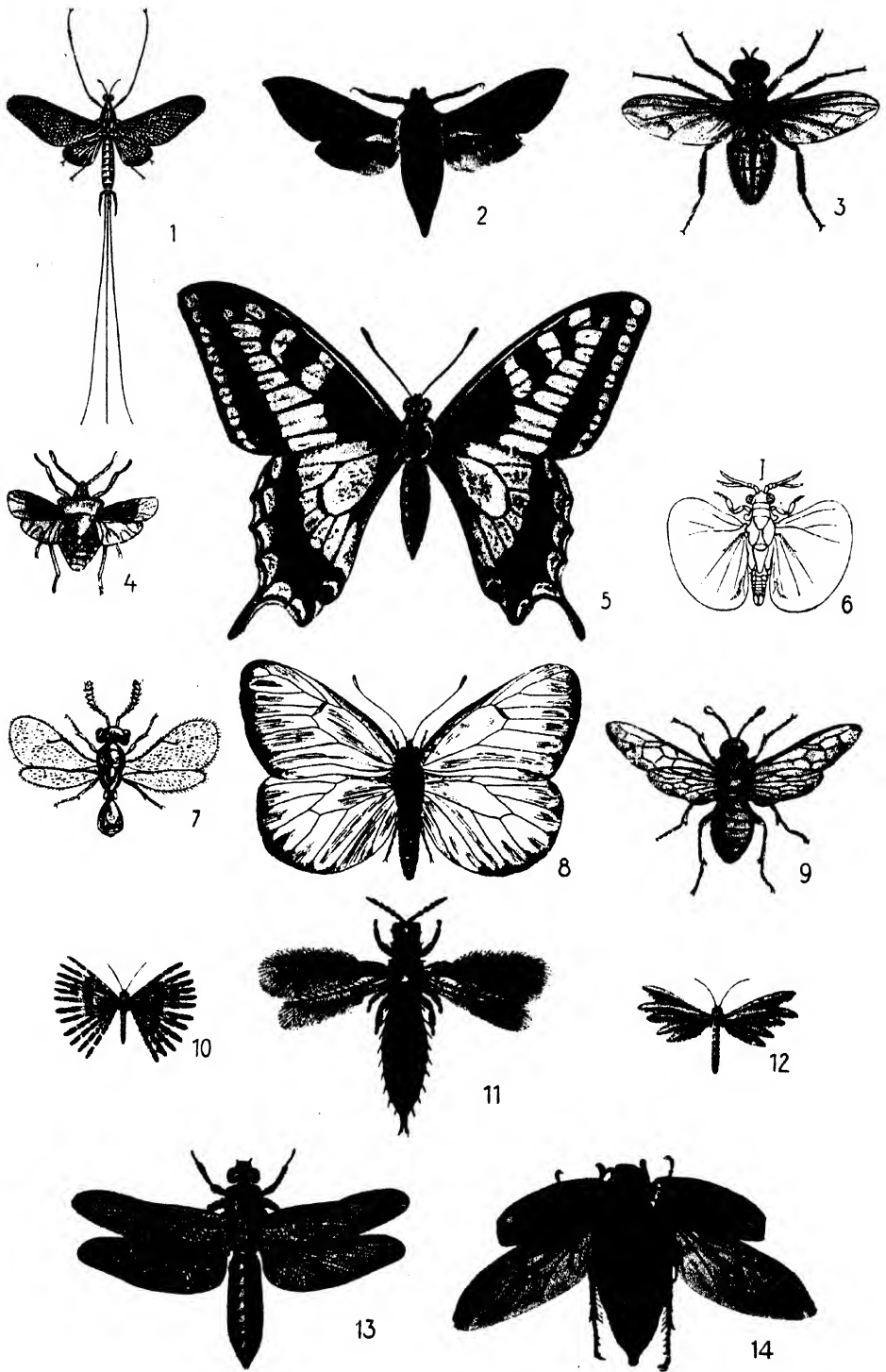


Fig. 1.

Flügelformen von Insekten.

1. *Ephemera vulgata* L., 2. *Doilephila elpenor* L., 3. *Musca domestica* L., 4. eine Landwanze, 5. *Papilio machaon* L., 6. *Xenos vesparum* Rossi, 7. *Teles laeviusculus* Rtz., 8. *Aporia crataegi* L., 9. *Oimbez variabilis* Kl., 10. *Alucita Hübneri* Wlgr., 11. *Thrips vulgarissima* Halld., 12. *Pterophorus pentadactylus* L., 13. *Libellula depressa* L., 14. *Melolontha vulgaris* Fabr.

(Aus Leunis, Zoologie, R. Hertwig, Zoologie und Hofmann, Großschmetterlinge oder Naturaufnahme.)

Beweglichkeit des Flügels erreicht, wenn er nicht mit einer breiten Fläche am Körper ansitzt. Offenbar zur Vermeidung hemmender Luftwirbel sind die Flügelen den wieder etwas zugespitzt. Die zweckmäßigste Form eines Insektenflügels zeigen uns die Insekten, die wegen ihrer Fluggeschicklichkeit den Namen „Fliegen“ bekommen haben (Fig. 1).

Durch die elastischen Adern wird der dünne Flügel so versteift, daß er mit großer Geschwindigkeit bewegt werden kann, ohne vom Luftdruck zerrissen oder zu stark durchgebogen zu werden. Die Hauptadern liegen aus dynamischen Gründen vorn; so kann der Flügel scharf die Luft durchschneiden. Andere Hauptadern ziehen diesen Adern ungefähr parallel, etwas nach hinten gebogen; sie dienen dazu, den Flügel zu straffen und seine Durchbiegung durch den Luftwiderstand auf ein geringes, unschädliches Maß zu beschränken. Die Queradern, die ungefähr senkrecht zu den Längsadern verlaufen, scheinen — abgesehen von ernährungsphysiologischen Zwecken bei der Entstehung des Flügels — die Aufgabe zu haben, zu verhindern, daß sich der Flügel bei der heftigen Bewegung in sich zusammenschiebt. Durch eine stärkere Ausbiegung der Längsadern nach hinten wird oft derselbe Zweck erreicht. Der Hinterrand des Flügels ist in der Regel nicht durch Adern versteift; hier tritt ja auch kein großer Luftwiderstand auf. Gerade dadurch aber entsteht die Gefahr der Wirbelbildung, und zu ihrer Beseitigung dient das allmähliche Auslaufen der hier schmiegsamen Flügelmembran.

b) Differenzierung der Flügel.

Obwohl wir über die Phylogenie der Insektenflügel wenig Sicheres wissen und daher hauptsächlich auf hypothetische Schlüsse aus dem gegenwärtigen Nebeneinander der Flügelformen angewiesen sind, wenn wir die Entwicklung der Insektenflügel verfolgen wollen, so kann es doch als sehr wahrscheinlich gelten, daß Formen mit zwei näherungsweise gleichen Flügelpaaren die Ausgangsformen für die weitere Entwicklung waren.

Auf dieser Stufe stehen heute die Ephemeriden (Ephemera, Fig. 1, 7), Libelluliden (Fig. 1, 13), und Neuropteren, z. B. Myrmeleon, deren Vorder- und Hinterflügel fast gleich groß sind und eine feine, oft netzförmige Aderung mit weitgehender Homologie der einzelnen Teile in beiden Flügelpaaren zeigen.

Von diesen Formen kann man zwei Reihen ableiten, je nachdem ob die Hinter- oder Vorderflügel mehr entwickelt sind, nämlich einmal die Trichopteren, Orthopteren, Rhynchoten, Coleopteren und Strepsipteren mit gliedweise fortschreitender Vergrößerung der Hinterflügel und Verkümmern der Vorderflügel und zweitens die Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren mit gliedweise fortschreitender Vergrößerung der Vorderflügel und Verkleinerung oder Verkümmern der Hinterflügel. Die äußersten Glieder bilden die Ordnungen mit primärer und sekundärer Flügellosigkeit, die Apterygoten und Aphanipteren.

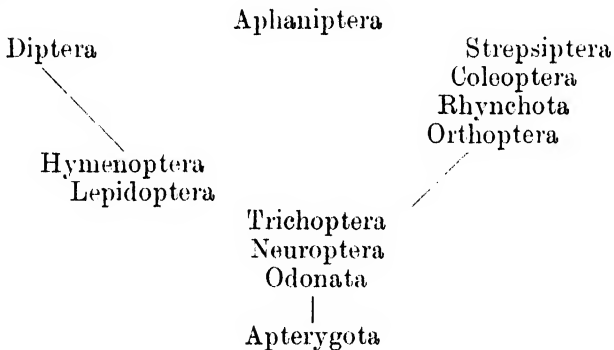
Besonders auf Inselgruppen mit stürmischem Klima, wo das Flugvermögen verderblich ist, finden sich häufig Vertreter anderer Insektenordnungen mit rückgebildeten Flügeln. So leben auf den Kerguelen die ungeflügelte Diptere *Calycopteryx Moseleyi* Eaton, die Motte *Embryonopsis halticella* Eaton mit sehr verkürzten Flügeln. Dazu kommen zahlreiche flügellose Rüsselkäfer der Gattung *Ectemnorhinus* (C. Chun, 1900).

Bei den Trichopteren — die man allerdings mit demselben Recht in die andere Reihe stellen kann — sind die Vorderflügel weniger zart als die Hinterflügel und im Gegensatz zu diesen mehr mit haarartigen Gebilden versteift; doch werden beide Flügelpaare in gleicher Weise bewegt. Bei den Orthopteren sind die Flügelpaare mehr ungleich, die Vorderflügel pergamentartig, die Hinterflügel weicher, breit und fächerartig faltbar. Bei den Rhynchoten haben zahlreiche Arten halbhornige, an der Spitze weichhäutige Vorderflügel und häutige Hinterflügel. Die Strepsipteren (Fig. 1, 6) schließlich zeigen verkümmerte, hakenartige Vorderflügel und fächerartig faltbare, breite Hinterflügel.

Unter den Lepidopteren finden sich neben Formen, deren Vorder- und Hinterflügel sehr gleichmäßig entwickelt sind, vielfache Übergänge zu stark davon abweichenden Typen, bei denen die Vorderflügel die hinteren an Größe und Festigkeit weit überragen. Bei den Hymenopteren ist dies die Regel und bei den Dipteren sind nur noch Rudimente des zweiten Flügelpaares vorhanden.

Im allgemeinen sind die Insekten mit wohl ausgebildeten Vorderflügeln geschicktere Flieger als die Formen, bei denen die Hinterflügel vorwiegend die Flugarbeit leisten (s. Steuerung).

Wenn man so allein die Entwicklung der Flügel zugrunde legt, ergibt sich folgende stammbaumartige Anordnung der Insektenordnungen:



Voß (1913) unterscheidet folgende drei Haupttypen:

- I. Den Orthopterentyp als niederen Typ, gekennzeichnet durch gleichwertige direkte und indirekte Flugbewegung, durch kinematisch und anatomisch mehr oder weniger vereinigte Flügelpaare.
Dazu zählt er die Modellgruppen
 1. der Orthoptera genuina, Plecoptera, Embidaria, Corrodentia,
 2. der Dermaptera,
 3. der Rhynchota, Coleoptera, Strepsiptera,
 4. der Neuroptera, Ephemeroidea, Trichoptera.
- II. Den Odonatentyp, als Flügeltyp der Adervermehrung, mit vornehmlich direkt wirkenden Flugmuskeln und getrennt wirkenden Flügelpaaren. Vertreter dieses Typus sind die Libellen.
- III. Den Hymenopterentyp als höchsten Typ, wo beide Flügelpaare als kinematische Einheit wirken oder das hintere rückgebildet ist und die direkten Muskeln ganz zurücktreten.

Dazu zählt er die Modellgruppen

1. der Lepidopteren,
2. der Hymenopteren,
3. der Dipteren.

Nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse zu schließen, ist jederartige Einteilung eine durchaus vorläufige, da vergleichende gründliche Untersuchungen erst angestellt werden.

c) Verbindungen der Flügelpaare.

Von den Insekten, die zwei Flügelpaare haben, bewegen nach Poujade die Libelluliden, Perliden, Sialiden, Hemerobiiden, Myrmeleontiden, Acridiiden, Locustiden, Blattiden, Termiten die Vorder- und Hinterflügel unabhängig voneinander. Bei ihnen sind daher keine Vorrichtungen getroffen, um eine einheitliche Fläche zu erzielen; vielmehr ist der Zwischenraum zwischen beiden Flügelpaaren beim Fluge oft recht bedeutend.

Im Gegensatz dazu stehen Gruppen, in denen Vorder- und Hinterflügel wie eine einzige Platte wirken. Hierher gehören Hymenopteren, Lepidopteren, Trichopteren, Cicadiden und Psociden.

Zur Verbindung der Flügelpaare sind besondere Haftenrichtungen ausgebildet. Unterseits an der Basis der Hinterflügel nahe dem Vorderrande befindet sich bei zahlreichen heteroceren Lepidopteren, nämlich bei Sphingiden, Noctuiden, Geometriden, Cheloniariern und Pyraliden und bei *Cossus* ♂ eine steife aus einer Ader entstandene Borste oder ein Bündel weniger Borsten, die hinter ein elastisches Band greifen, das die Vorderflügel an ihrer Basis unten in der Nähe des Hinterrandes tragen (Dietrich, Stett. Ent. Ztg. 1862).

Bei den Hymenopteren und Aphididen hängen die Hinterflügel von unten her durch kleine, an ihrem Vorderrande befindliche Häkchen am Hinterrande der Vorderflügel.

Bei Zikaden, Trichopteren und unter den Lepidopteren bei den Sesien greift der der Länge nach umgebogene Hinterrand der Vorderflügel in den ähnlich umgebogenen Vorderrand der Hinterflügel ein (Kolbe, 1893).

Bei den Rhopaloceren bedeckt der Vorderflügel die Vorderrandbasis des Hinterflügels.

Bei kleinen Insekten scheint nach Pütter (1912) die Zähigkeit der Luft zu bewirken, daß die Anforderungen an die Flügelbeschaffenheit geringer sind. Die zerschlitzten Flügel z. B. der Federmotten (Fig. 1, 10, 12) nämlich würden uns zum Fluge ganz ungeeignet erscheinen, wenn wir ihre Flügelfläche nicht als einheitlich wirkend ansehen könnten. Es müssen also hier die nur durch Haare verbundenen Teile einen hinreichenden Luftwiderstand hervorrufen. Wahrscheinlich tragen hier die Zähigkeit der Luft und die Luftreibung dazu bei, daß die kleinen Tiere ihren langsamen Flug ausführen können.

d) Flügelgeäder.

Da der Verlauf der Adern des Insektenflügels sehr weitgehende Abweichungen zeigt und der Flügel aller Formen doch in der Hauptsache die gleiche mechanische Funktion hat, so werden wir nicht erwarten können, aus mechanischen Prinzipien den Verlauf der Adern verstehen zu können. Das trifft nur für die bereits oben erwähnten Hauptmerk-

male zu, die im allgemeinen allen Insektenflügeln eigen sind: für die Ausbildung der Hauptadern als Längsadern und ihre Lage am vorderen Flügelrande. Queradern können fast ganz fehlen, wenn die Hauptadern deren Funktion übernehmen. Das ist namentlich bei den gut entwickelten Flügeln von Dipteren (Fig. 1, 3) und Schwärmern der Fall. Unentbehrlich zur Festigung des Flügels scheinen Queradern jedoch besonders im Basalfeld größerer Arten zu sein. Bei sehr kleinen Hymenopteren, z. B. *Platygaster*, *Mymar*, *Teleas* (Fig. 1, 7) ist die Flügelmembran an sich so fest, daß die Adern überhaupt bis auf Reste fehlen.

Zur Unterstützung der Längsadern dient bei relativ geringer Entwicklung der Flügelfläche eine Längsfaltung. So ist der Libellenflügel in der Längsrichtung gefaltet, so daß ein Querschnitt eine zickzackförmige Linie ergibt. Es liegen also viele Teile der Flügelmembran und der Queradern in der Druckrichtung, so daß der Widerstand ein weit größerer ist, als wenn der Flügel eben wäre. Allerdings ist dieses Mittel kein ökonomisches; denn unzweifelhaft wird der Flug dadurch gehemmt. Wenn die Libellen trotzdem sehr geschickte Flieger sind, so liegt das an der hohen Ausbildung der Flugmuskulatur und der Teile der Flügelbasis.

Sind die Adern dünn, so ist ihr Querschnitt in der Regel mehr oder minder kreisförmig; dicke Adern jedoch zeigen häufig elliptischen oder viereckigen Querschnitt und solche Lage zur Druckrichtung, daß viele Elemente in der Druckrichtung liegen, so daß eine Durchbiegung oder gar Knickung möglichst vermieden wird.

So ist bei den Libellen nach von Lendenfeld (1881) der erste Strahl, der bei der Flügelbewegung am meisten beansprucht wird, luft-hohl und von viereckigem Querschnitt. Eine Diagonale dieses Querschnittsvierecks liegt in der Flügelebene. Dieser Strahl wird nämlich in zwei Hauptrichtungen bewegt, nach vorn-unten und nach hinten-unten. Bei der Bewegung nach vorn-unten wirkt die Kraft in der Richtung der oberen vorderen und unteren hinteren Seite des Querschnitts, bei der Rückbewegung nach hinten und unten in der Richtung der beiden anderen Seiten. Dieser Strahl ist also gerade dieser Beanspruchung besonders angepaßt.

e) Flügelfaltung.

Wenn durch Differenzierung des vorderen Flügelpaares zum Zwecke des Schutzes die ganze Flugarbeit dem anderen aufgebürdet wurde und sich dieses entsprechend vergrößerte, so wäre der Schutz gerade für die empfindlichsten Teile, die Flügelenen, nicht erreicht worden, wenn nicht gleichzeitig eine Einrichtung sich entwickelt hätte, die Hinterflügel so weit zusammenzulegen, daß sie unter den schützenden Decken der Vorderflügel Platz finden konnten.

Erfolgte die Vergrößerung der Flügel in der Breite, so mußte eine Längsfaltung eintreten. Diese finden wir bereits bei Insekten, bei denen die Vorderflügel nicht eigentlich das Merkmal der Deckflügel tragen, bei den Bombyciden und Noctuiden unter den Lepidopteren. Sind die Hinterflügel sehr breit und der Körper und die Vorderflügel schmal, so tritt bei manchen Heteroceren eine Einrollung ein (z. B. bei *Emydia*). Bloße Längsfaltung zeigen ferner die Strepsipteren und die Käfergattung *Atractocerus*.

Wurden die Hinterflügel so lang, daß sie über die Decken hinausgeragt hätten, so mußten sie quer gefaltet werden. Derartige Faltungen

zeigen die meisten Käfer (Fig. 2), und zwar z. T. eine einfache, z. T. eine doppelte Querfaltung (vgl. Stellwaag, 1914).

Eine dreifache Faltung zeigen die fächerförmigen Hinterflügel der Forficuliden, da unter den kurzen Decken sehr wenig Raum vorhanden ist. Zuerst wird der Flügel fächerartig zusammengelegt und zugleich der Spitzenteil gegen die Flügelwurzel umgeschlagen. Dann wird der soweit zusammengeklappte Flügel nochmals nach unten umgeschlagen und gleichzeitig der Spitzenteil der Länge nach gefaltet (Kolbe, 1893).

2. Flügelwurzel und Flugmuskeln.

Die Flügelbewegung erfolgt bei den Insekten in der Hauptsache durch zwei verschiedene Muskelbetätigungen: 1. die Muskeln heften sich an die Flügelwurzel an und bewegen die Flügel unmittelbar oder

2. die Flugmuskeln verändern die Form des Thorax und bewegen dadurch mittelbar die Flügel, indem dorsoventrale Muskeln die Wölbung der Rückenplatte der Brust abflachen, Längsmuskeln und schräge Muskeln sie erhöhen; dabei wird die Flügelbasis mitbewegt und der Flügel bei gesteigerter Wölbung gesenkt, bei verminderter Wölbung gehoben, so daß sich eine Drehbewegung um die äußeren Teile der Basalplatte ergibt, ähnlich wie wenn sich ein Ruder um die Dole dreht (Fig. 3).

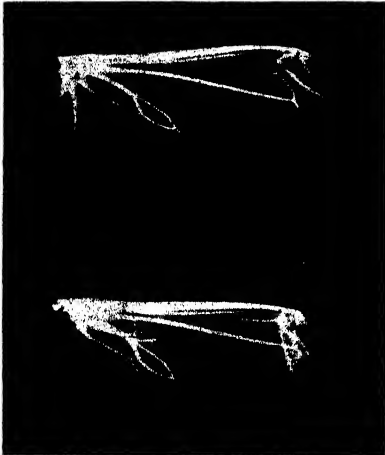


Fig. 2.

Flügelhaltung bei *Ergates faber* L.

Entsprechend der ursprünglichen Muskelanordnung bei den Insekten dürfte die unmittelbare Flügelbewegung stammesgeschichtlich älter sein, während sich die mittelbare Flügelbewegung, folgend dem richtenden Einfluß des Luft-

widerstandes, besonders durch Ausgestaltung der Flügelwurzel daraus entwickelt hat (vgl. Voß, 1914).

Die Ausbildung der Flügelmuskulatur und der basalen Skeletteile des Flügels ist in den einzelnen Insektenordnungen recht verschieden.

Die Flugmuskulatur eines Käfers ist im Kapitel „Muskulatur und Endoskelett“ dargestellt (S. 444—446).

Bei Lepidopteren, Dipteren und Hymenopteren fand von Lendenfeld (1881) nirgends weniger als sechs Muskeln für jeden Flügel ausgebildet.

Besondere Verhältnisse liegen bei den Insekten vor, die Vorder- und Hinterflügel direkt und nicht gleichzeitig bewegen.

Eingehend sind diese mechanisch höchst komplizierten Flugwerkzeuge untersucht bei den Libellen von R. von Lendenfeld (1881), dann bei verschiedenen Typen von A. M. S. (1885), Ch. Janet (1899), bei den Gryllen von Fr. Voß (1905), bei den Bienen und Lamellicorniern von Fr. Stellwaag (1910 und 1914). Erwähnt seien noch die vergleichenden Untersuchungen von Voß (1913 und 1914).

Die mehr unmittelbare Flügelbewegung werde an dem Beispiel des Libellenfluges in Anlehnung an R. von Lendenfeld dargestellt, die mittelbare Flügelbewegung am Beispiel des Bienenfluges in Anlehnung an Stellwaags Darstellung (1910) behandelt.

a) Unmittelbare Flügelbewegung.

α) Die Flügelwurzel der Libellen.

Von dem Propleuron (Fig. 4/5 a, b, c) erscheinen die vordere und hintere Randleiste, die den Flugmuskeln parallel laufen, gewissermaßen als Strebepfeiler besonders stark chitinisiert. Vom hinteren oberen Rande des Propleuron geht der Processus propleurontis (c) nach oben ab, durch

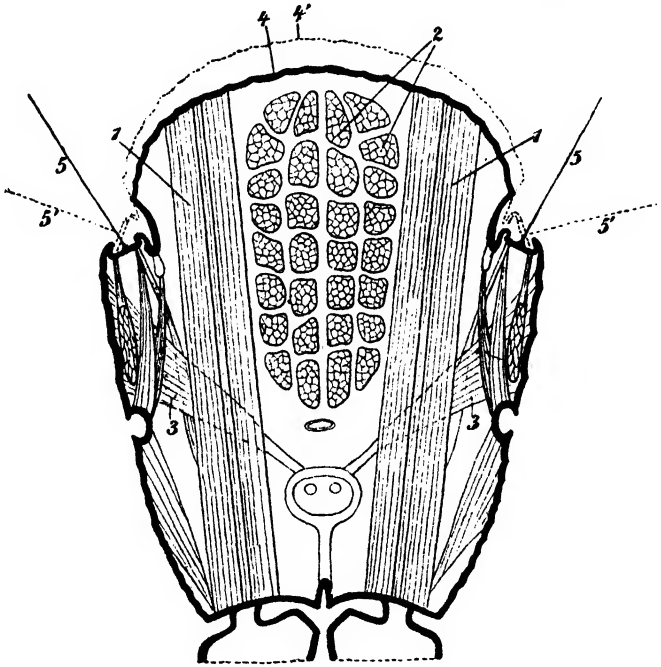


Fig. 3.

Schematischer Querschnitt durch das zweite Brustsegment einer Ameise zur Erläuterung der indirekten Flügelbewegung. (Nach R. Hesse, 1910.)

Die dorsoventralen Muskeln 1 flachen die dorsale Wölbung der Brust ab (4), die Längsmuskeln 2 erhöhen unter Beihilfe der schrägen Muskeln 3 die Wölbung 4'. Dabei wird die Basalplatte, der der Flügel aufsitzt, mitbewegt, so daß bei abgeflachter Rückenwölbung (4) der Flügel erhoben (5), bei gesteigerter Wölbung der Flügel gesenkt wird. Die Steuerung erfolgt durch direkt wirkende Muskeln.

dessen Foramen (d) die Sehnen des Pronator radii primi alae primae und des Abductor alae primae (A_I , B_I) hindurchgehen. Auch am Mesopleuron (e, f, g, i) ist ein Processus (g) ausgebildet, durch dessen etwas flacheres Foramen (h) die Sehnen der entsprechenden Muskeln (A_{II} , B_{II}) hindurchgehen. Nach rückwärts gehen von den Processus pro- und mesopleurontis zwei Claviculae [alae primae (n) und alae secundae (o)] ab, die hinten gelenkig mit den Postclaviculae (z_I , z_{II}) verbunden sind. Das Metapleuron entbehrt eines Fortsatzes.

Von dem Rückenteile tragen Meso- und Metanotum (N_2 , N_3) auf der Innenseite viele Chitinstückchen, die die Muskelkraft auf die Flügel über-

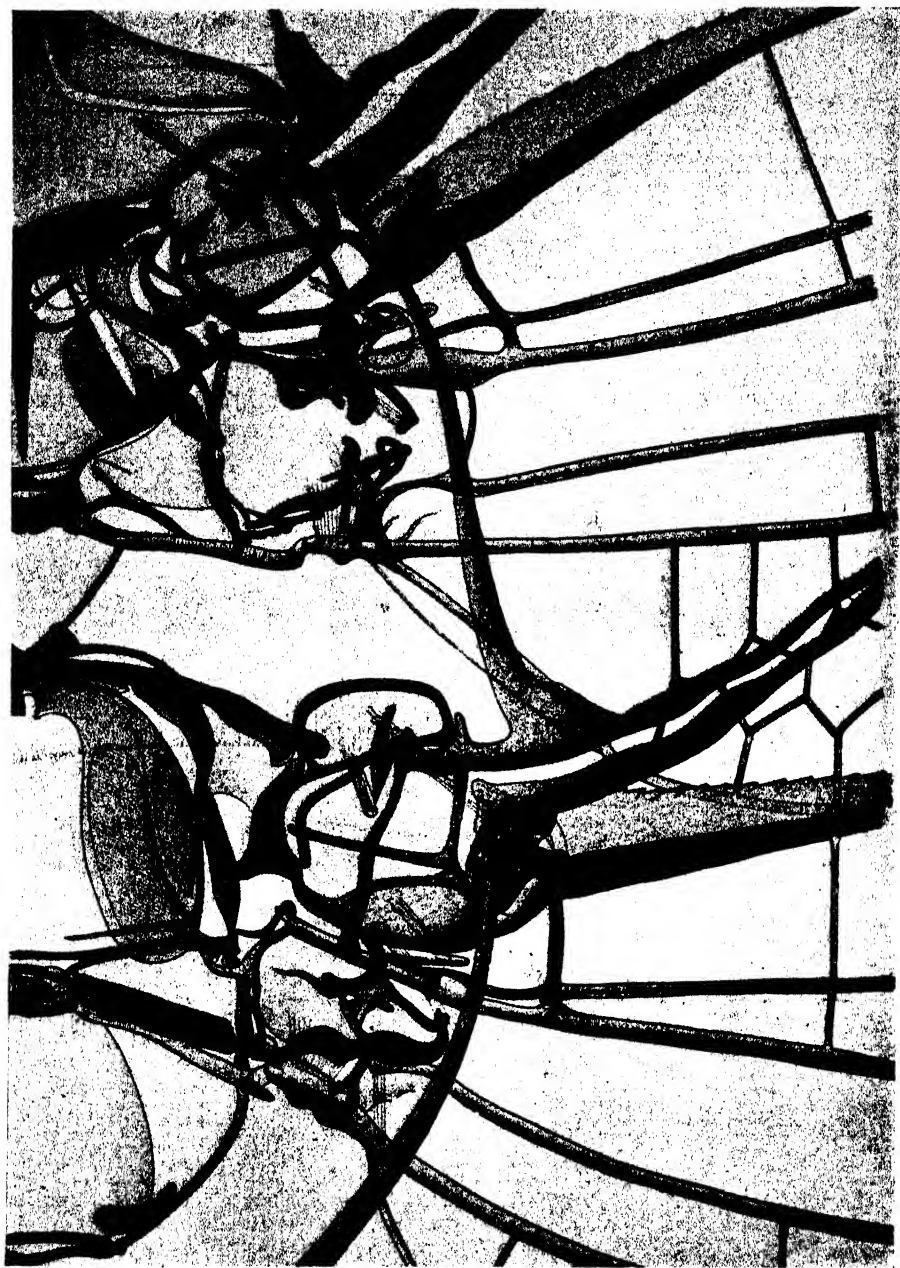


Fig. 4.

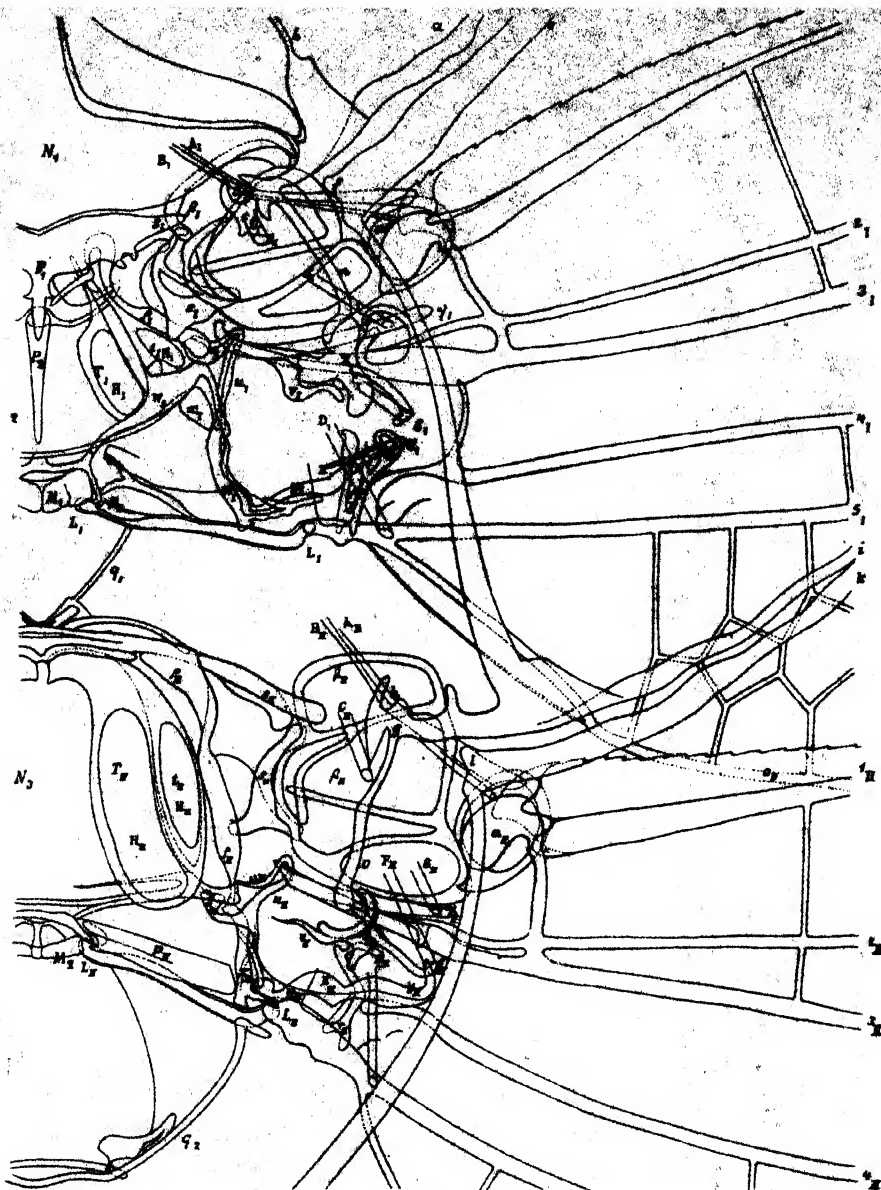


Fig. 4 u. 5.

Rückenskelett von *Libellula depressa* L., linke Seite von innen gesehen. Präparat durch Kochen in Kalilauge erhalten. (Nach R. von Lendenfeld. 1881.)

abc Propleuron; bo obere, ac hintere Randleiste des Propleuron; c Processus propleurontis; d Foramen processus propleurontis; efg Mesopleuron; ef vordere, fg obere, gi hintere Randleiste des Mesopleuron; g Processus mesopleurontis; h Foramen processus mesopleurontis; klm Metapleuron; kl vordere, lm obere Randleiste des Metapleuron; 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 157, 158, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 169, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 178, 179, 180, 181, 182, 183, 184, 185, 186, 187, 188, 189, 190, 191, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 223, 224, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 237, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 248, 249, 250, 251, 252, 253, 254, 255, 256, 257, 258, 259, 260, 261, 262, 263, 264, 265, 266, 267, 268, 269, 270, 271, 272, 273, 274, 275, 276, 277, 278, 279, 280, 281, 282, 283, 284, 285, 286, 287, 288, 289, 290, 291, 292, 293, 294, 295, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 304, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 311, 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 325, 326, 327, 328, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 336, 337, 338, 339, 340, 341, 342, 343, 344, 345, 346, 347, 348, 349, 350, 351, 352, 353, 354, 355, 356, 357, 358, 359, 360, 361, 362, 363, 364, 365, 366, 367, 368, 369, 370, 371, 372, 373, 374, 375, 376, 377, 378, 379, 380, 381, 382, 383, 384, 385, 386, 387, 388, 389, 390, 391, 392, 393, 394, 395, 396, 397, 398, 399, 400, 401, 402, 403, 404, 405, 406, 407, 408, 409, 410, 411, 412, 413, 414, 415, 416, 417, 418, 419, 420, 421, 422, 423, 424, 425, 426, 427, 428, 429, 430, 431, 432, 433, 434, 435, 436, 437, 438, 439, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 452, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, 463, 464, 465, 466, 467, 468, 469, 470, 471, 472, 473, 474, 475, 476, 477, 478, 479, 480, 481, 482, 483, 484, 485, 486, 487, 488, 489, 490, 491, 492, 493, 494, 495, 496, 497, 498, 499, 500, 501, 502, 503, 504, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 515, 516, 517, 518, 519, 520, 521, 522, 523, 524, 525, 526, 527, 528, 529, 530, 531, 532, 533, 534, 535, 536, 537, 538, 539, 540, 541, 542, 543, 544, 545, 546, 547, 548, 549, 550, 551, 552, 553, 554, 555, 556, 557, 558, 559, 560, 561, 562, 563, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570, 571, 572, 573, 574, 575, 576, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 583, 584, 585, 586, 587, 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596, 597, 598, 599, 600, 601, 602, 603, 604, 605, 606, 607, 608, 609, 610, 611, 612, 613, 614, 615, 616, 617, 618, 619, 620, 621, 622, 623, 624, 625, 626, 627, 628, 629, 630, 631, 632, 633, 634, 635, 636, 637, 638, 639, 640, 641, 642, 643, 644, 645, 646, 647, 648, 649, 650, 651, 652, 653, 654, 655, 656, 657, 658, 659, 660, 661, 662, 663, 664, 665, 666, 667, 668, 669, 670, 671, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 690, 691, 692, 693, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700, 701, 702, 703, 704, 705, 706, 707, 708, 709, 710, 711, 712, 713, 714, 715, 716, 717, 718, 719, 720, 721, 722, 723, 724, 725, 726, 727, 728, 729, 730, 731, 732, 733, 734, 735, 736, 737, 738, 739, 740, 741, 742, 743, 744, 745, 746, 747, 748, 749, 750, 751, 752, 753, 754, 755, 756, 757, 758, 759, 760, 761, 762, 763, 764, 765, 766, 767, 768, 769, 770, 771, 772, 773, 774, 775, 776, 777, 778, 779, 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788, 789, 790, 791, 792, 793, 794, 795, 796, 797, 798, 799, 800, 801, 802, 803, 804, 805, 806, 807, 808, 809, 810, 811, 812, 813, 814, 815, 816, 817, 818, 819, 820, 821, 822, 823, 824, 825, 826, 827, 828, 829, 830, 831, 832, 833, 834, 835, 836, 837, 838, 839, 840, 841, 842, 843, 844, 845, 846, 847, 848, 849, 850, 851, 852, 853, 854, 855, 856, 857, 858, 859, 860, 861, 862, 863, 864, 865, 866, 867, 868, 869, 870, 871, 872, 873, 874, 875, 876, 877, 878, 879, 880, 881, 882, 883, 884, 885, 886, 887, 888, 889, 890, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 897, 898, 899, 900, 901, 902, 903, 904, 905, 906, 907, 908, 909, 910, 911, 912, 913, 914, 915, 916, 917, 918, 919, 920, 921, 922, 923, 924, 925, 926, 927, 928, 929, 930, 931, 932, 933, 934, 935, 936, 937, 938, 939, 940, 941, 942, 943, 944, 945, 946, 947, 948, 949, 950, 951, 952, 953, 954, 955, 956, 957, 958, 959, 960, 961, 962, 963, 964, 965, 966, 967, 968, 969, 970, 971, 972, 973, 974, 975, 976, 977, 978, 979, 980, 981, 982, 983, 984, 985, 986, 987, 988, 989, 990, 991, 992, 993, 994, 995, 996, 997, 998, 999, 1000.

(Die Indices II bezeichnen die entsprechenden Gebilde des zweiten Flügels.)

tragen. In der Mitte des Vorderrandes des Mesonotum liegt die Subscapularis alae primae (S_I), ein sehr starker transversaler Stab, dessen laterales Ende unter der Scapula alae primae (β_I) liegt; diese stützt sich bei der Abwärtsbewegung des Flügels auf das Ende der Subscapularis, indem sie, als einarmiger Hebel wirkend, samt dem Flügel durch den Flexor alae primae (Fig. 6c) abwärts gezogen wird. (Die Processus anticus und posticus mesonoti (P_1 und P_2) dienen zur Befestigung eines die Muskelgruppen beider Seiten trennenden Ligamentes, das auch zur Darmaufhängung dient.) Am Vorderrand des Metanotum liegt der sehr lange Chitinstab der Subscapularis alae secundae (S_{II}), der funktionell mit der Subscapularis alae primae übereinstimmt, indem er den Druck der Scapula alae secundae aushalten muß. Da sich bei den Vorderflügeln der Muskeldruck auf die Scapula auf Pronotum und Subscapularis verteilt, bei den Hinterflügeln aber allein von der Subscapularis ausgehalten werden muß, ist hier das dem Druck ausgesetzte Ende dieses Skelettstückes viel stärker als das der vorderen Subscapularis.

Etwas hinter der Mitte der Rückenplatte des Mesonotum liegt in der Symmetralebene der große Condylus mesonoti (M_I), woran seitlich hinten-oben das Ligamentum alae primae (L_I) inseriert, während sich weiter unten das Subligamentum alae primae (p_I) daran anheftet. Als Stütze dient die Crista postica mesonoti (q_I). Ganz ähnliche, nur stärkere Teile leisten das Entsprechende für den Hinterflügel (L_{II} , p_{II} , q_{II}).

An zwei horizontalen Platten, der Lamina tensoris alae primae, pars major (T_I) und pars minor (t_I) liegt das obere Ende des Tensor alae primae. Die vorderen Enden dieser Skelettstücke sind mit verdickten Rollengelenkhöckern von elliptischem Querschnitt in die Masse der Subscapularis so eingeschoben, daß sie sich nicht daraus entfernen können. Beide Teile der Lamina alae primae wirken daher bei der Kontraktion des Tensor als einarmige Hebel. Ähnlich ist wieder die Einrichtung für die Hinterflügel, jedoch mit dem Unterschied, daß die Lamina (T_{II} und t_{II}) hier größer ist und ihr Gelenk mit der Subscapularis ein Scharniergelenk mit horizontaler Achse ist. Die Abwärtsbewegung der Lamina bei der Kontraktion des Tensor alae secundae überträgt sich dann auf die darüberliegende Supralamina.

Am Condylus mesonoti (M_I) entspringt, gelenkig daran verschiebbar, der elastische Stab der Supralamina alae primae (w_I), der in der Gleichgewichtslage fast horizontal liegt. In seiner Mitte ist er mit der Lamina alae primae verwachsen. Bei einer Abwärtsbewegung der Lamina infolge der Kontraktion des Tensor wird dann auch die Supralamina nach abwärts gezogen und überträgt diese Bewegung auf die drei an ihrem zentrifugalen Ende sich ansetzenden Chitinstücke des Interbasilare anticus, Interbasilare posticus und Basilare radii tertii alae primae (ρ_I , π_I , u_I). Zugleich wird der am Condylus angreifende elastische Stiel abwärts gebogen und gespannt. Nach Aufhören der Kontraktion des Tensor schnellt der Stiel wieder zurück und zieht auch die drei Basilarstücke nach sich. Bei dieser rhythmischen Bewegung wird auch das Subligamentum alae primae (p_I) mitbewegt und übt dabei eine gewisse Hemmung auf die Wirkung des Ligamentum alae primae (L_I) aus. — Ähnlich liegen die Verhältnisse wieder am Hinterflügel.

Das Interbasilare posticus alae primae (π_I) verläuft vom zentrifugalen Ende der Supralamina nach hinten und überträgt die Abwärtsbewegung der Lamina auf das innere Ende des fünften Strahles, so daß dieses bei der Kontraktion des Tensor abwärts, bei der Rückwirkung des

elastischen Stieles der Supralamina aufwärts bewegt wird. Bei starker Kontraktion des Ligamentum kommt der fünfte Strahl auf die knopfartige rückwärts gelegene Verdickung dieses Interbasilare zu liegen.

Zwischen Supralamina und Interbasilare posticus liegt ein winklig gebogener Chitinstab, das Basilare radii tertii (u_I und u_{II}), in dessen Winkel das innere Ende des dritten Strahles hin und her gleiten kann. Durch die Verbindung mit der Supralamina wird die durch den Tensor bewirkte Bewegung im entgegengesetzten Sinne auf den dritten Strahl übertragen, indem sich dieser als zweiarziger Hebel wirkende Strahl um die — bei Vorder- und Hinterflügel verschiedenartig gestaltete — Postclavicula (z_I und z_{II}) dreht. Zur festen Verbindung dieses Basilare mit der Supralamina trägt wesentlich der Condylus supralaminae bei (x_I und x_{II}), ein mit der Supralamina durch eine Art Kugelgelenk festverbundener Chitinzapfen.

Zur Übertragung der Kraft des Tensor auf den vierten Strahl dient der zweiarzige Hebel des Basilare radii quarti (y_I und y_{II}), so daß bei Kontraktion des Tensor der vierte Strahl gehoben, bei der Wirkung des elastischen Stieles der Supralamina aber gesenkt wird.

Als Gelenk für den fünften Strahl dient die Gabel des Basilare radii quinti (r_I , r_{II}), in der sich dieser wie in einem Scharniergelenk bewegt. Zentripetal greifen Adductor radii quinti und Ligamentum an, zentrifugal der Flexor radii quinti. Dadurch wird der fünfte Strahl abwechselnd wie ein zweiarziger und wie ein einarmiger Hebel bewegt, nämlich gehoben und gesenkt.

Auf den ersten Strahl wird die Bewegung des Tensor durch die Suprascapularis (s_I , s_{II}) und die Scapula (β_I , β_{II}) übertragen, indem die Suprascapularis sich auf die Scapula stützt und diese sich um den Fortsatz der Subscapularis dreht. Da die Angriffsstelle der Drehkraft näher der Mediane liegt als der als Unterstützungsstelle dienende Teil der Subscapularis, so wird bei einer Kontraktion des Tensor der zentripetale Teil der Scapula und damit der erste Strahl gehoben. Die an die Scapula mehr zentrifugal herantretende Sehne des Flexor zieht dagegen die Scapula und damit den Humerus (α_I , α_{II}) und den ersten Strahl wie einen einarmigen Hebel abwärts. Der Humerus und infolge seiner Verbindung mit dem ersten Strahl durch ein einachsiges Gelenk auch dieser Strahl selbst werden durch die Sehne des kleinen Pronator radii primi, die sich oben an den Humerus anheftet und nach unten und vorn zieht, von oben nach vorn gedreht.

Während der zweite Strahl keiner besonderen Bewegung fähig ist, wird dem dritten Strahl, der sich um den Berührungspunkt mit der Subclavicula in vertikaler Richtung, um den Humerus in horizontaler Richtung drehen kann, außerdem durch die Anheftung der Sehne des Supinator an seinem hinteren Vorsprung (δ_I) und des Pronator an seinem vorderen Vorsprung (γ_I) eine Drehung um seine eigene Längsachse aufgezungen.

Der vierte Strahl hat wieder keine eigene Bewegung. Der fünfte jedoch kann um drei sich vertikal kreuzende Achsen gedreht werden: um eine vertikale, durch den Humerus gehende, um eine horizontale, senkrecht zum fünften Strahl liegende und durch das Basilare radii quinti gehende Achse und schließlich bei der Pronation und Supination des ganzen Flügels um seine eigene Längsachse. Der Adductor radii quinti bewegt diesen Strahl nach rückwärts, der Flexor radii quinti nach unten und vorn, das Ligamentum nach innen.

β) Die Flugmuskulatur der Libellen.

Dicht unter den Pleurae liegen sechs Muskeln, drei für den Vorderflügel, drei für die Hinterflügel. Sie entspringen an den unteren Randleisten der Pleurae und an den transversalen Chitinplatten, die von diesen Leisten nach innen ragen und die Muskulatur der Flügel von der der Beine trennen. Dies sind der Pronator radii primi (*b*), der Abductor (*a*) und der Flexor (*c*) jedes Flügels. Die Pronatoren und Abductoren stehen sehr schief, die Flexoren steiler; alle verlaufen von vorn-unten nach hinten-oben. Unter diesen Muskeln, also der Symmetrieebene genähert, liegen die Flexores radii quinti parallel den Abductoren und die Adductores radii quinti. Dies sind kleine von vorn nach hinten verlaufende, dem Rücken dicht anliegende Muskeln. Noch weiter nach der Medianebene zu liegen die Pronatoren und Supinatoren und die Tensoren der beiden Flügel; diese Muskeln verlaufen von der Bauchseite schräg nach hinten und oben, die Pronatoren und Flexoren steiler, die Supinatoren mehr horizontal.

Der Abductor (*a*₁) des ersten Flügels zieht dessen ersten Strahl und damit den Flügel selbst horizontal nach vorn.

Der Pronator radii primi alae primae (*b*₁) dreht den ersten Strahl von oben nach vorn.

Der Flexor (*c*₁), der stärkste von allen Flügelmuskeln, der sich mit einer kurzen Sehne unten im Mittelfeld der Scapula anheftet, zieht die am Innenrand eingelenkte Scapula des Vorderflügels soweit nach unten, bis ihr äußerer Rand die obere Randleiste des Mesopleuron berührt.

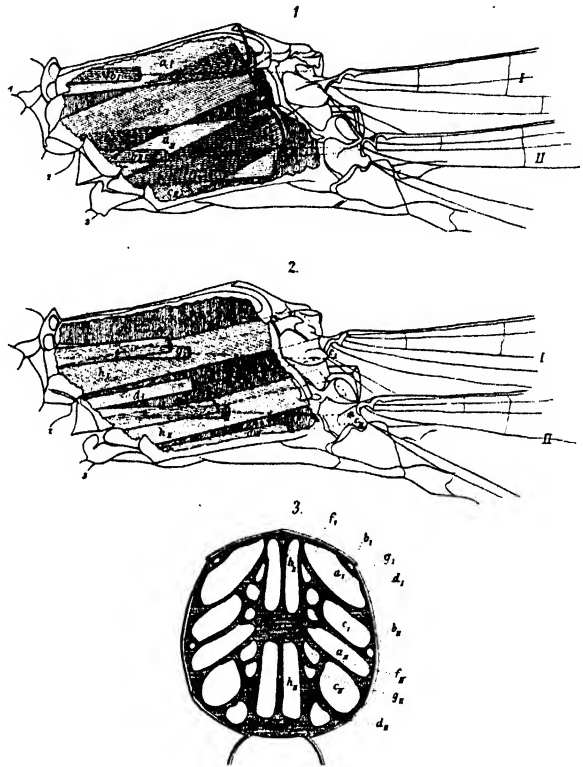


Fig. 6.

Die Flügelmuskeln von *Agrion puella*. (Nach R. von Lendenfeld. 1881.)

1. Linke Seite des Thorax nach Abtragung der Pleurae. Die oberflächlich gelegenen Muskeln.
2. Linke Seite des Thorax nach Abtragung der Pleurae und der oberflächlich (Fig. 6, 1) gelegenen Muskeln. Die innerlich gelegenen Muskeln.
3. Durchschnitt des Thorax. Schnittebene senkrecht auf die Richtung der Flexoren. Die Buchstaben in den drei Figuren sind gleichbedeutend:

I. Vorderflügel, *II.* Hinterflügel (auch als Index: z. B. *a*₁ Abductor alae primae); *a* Abductor, *b* Pronator radii primi; *c* Flexor; *d* Flexor radii quinti; *e* Adductor radii quinti; *f* Pronator, *g* Supinator; *h* Tensor; *1, 2, 3* erstes, zweites, drittes Beinpaar.

Der Flexor radii quinti alae primae (d_1) zieht den fünften Strahl nach unten und vorn.

Der Adductor radii quinti alae primae (e_1) ist ein kleiner kurzer Muskel, der sich an der Basis des fünften Strahles anheftet und diese nach vorn zieht, wodurch der in diesem Falle als zweiarmiger Hebel wirkende fünfte Strahl nach hinten bewegt wird.

Der Pronator alae primae (f_1) inseriert an der Unterseite des Processus superior radii tertii in der Nähe seines Endes und dreht den ersten Flügel von oben nach vorn.

Der Supinator alae primae (g_1) endigt bereits in halber Höhe des Thoraxraumes und schiebt eine Sehne an die Unterseite der Verdickung am Ende des Processus inferior radii tertii. Er dreht den ersten Flügel von oben nach hinten.

Der Tensor alae primae (h_1) ist ein großer, steiler, am oberen Ende gespaltenen Muskel, der sich ohne Sehne an die Flügelbasis anheftet und diese abwärts zieht, wodurch der Flügel als langer Hebelarm eines zweiarmigen Hebels gehoben wird.

Diese Muskeln — abgesehen von dem Pronator radii primi, der bei einigen Libelluliden nicht aufgefunden werden konnte — fand v. Lendenfeld bei allen Libelluliden, die er untersuchte.

Wie im Bau des Skeletts, so zeigen die Libellen auch im Bau der Flugmuskulatur für Vorder- und Hinterflügel weitgehende Übereinstimmung.

An der Rückbewegung der Vorder- und Hinterflügel ist außerdem je ein elastisches Band beteiligt (L_1 und L_2), das sich an die untere hintere Seite des zentripetalen Endes des fünften Strahles jedes Flügels anheftet und von dort nach vorn im Meso- und Metanotum verläuft, um sich an einem Chitinwulst anzuheften. Gespannt werden diese Bänder durch die Vorwärtsbewegung der Flügel infolge der Kontraktion der Abductoren; erschlaffen diese, so ziehen die Ligamenta die Flügel nach hinten.

γ) Die Wirkung der Flugmuskeln auf die Flügelwurzel und den Flügel.

Bei der Bewegung der Libellenflügel können zwei Phasen unterschieden werden, die Bewegung von hinten nach vorn und die von vorn nach hinten. Bei der Bewegung von hinten nach vorn bildet die Flügelendfläche mit der unter dem Tier liegenden gedachten Horizontalebene einen nach vorn offenen Winkel, so daß also beide Male eine vertikal nach oben gerichtete Kraftkomponente auftritt. Nur in den Zwischenlagen tritt keine hebende Wirkung ein, so daß sich der Körperschwerpunkt senkt.

Da Vorder- und Hinterflügel genau gleichmäßig wirken, so kann die Beschreibung auf die Bewegung eines Flügels beschränkt werden.

In der Ruhelage, der sich der Flügel auch beim Rückschwingen während des Fluges wieder annähert, liegt der erste Strahl nach hinten und oben, der letzte nach hinten-unten und außen, so daß die Flügelebene eine windschiefe Fläche bildet. Die Längsfaltung ist dann sehr stark, so daß die einzelnen Flächenstreifen in dieser Lage die größten Winkel mit der Flügelebene einschließen. Die Flügelendfläche liegt fast horizontal.

Nun wirken Tensor, Pronator, Pronator radii primi und Abductor. Durch die Kontraktion des Tensor werden alle Strahlen nach oben bewegt, indem die Bewegung der Lamina nach abwärts auf Supralamina, Interbasilare anticus und posticus, Suprascapularis und auf die Basilar-

stücke gleichsinnig, von diesen aber im entgegengesetzten Sinne auf die Strahlen übertragen wird. Die Pronatores radii primi und radii tertii drehen ihre Strahlen und damit die Flügelendfläche von oben nach vorn und flachen den Flügel aus. Gleichzeitig zieht der Abductor den Flügel nach vorn. Hat der Flügel seine höchste Lage erreicht, so hört der Tensor auf zu wirken, und der Flexor zieht die Scapula abwärts; der Abductor und die beiden Pronatoren wirken weiter. Zuerst bewegt sich dabei der Flügel mehr nach vorn, dann mehr nach unten. Durch die Wirkung der beiden Pronatoren wird der Flügel soweit abgeflacht, daß er fast eben wird und senkrecht zur Fortbewegungsrichtung nur wenig gegen die Horizontale geneigt liegt. Dies ist etwa der Augenblick, wo der Flügel fast senkrecht zur Körperlängsachse steht. Bei der weiteren Bewegung nach vorn unten unter der Wirkung des Flexor, Abductor und der Pronatoren kontrahiert sich dann auch der Abductor radii quinti und zieht den fünften Strahl nach hinten, so daß der Flügel dann in dem der Ausgangslage entgegengesetzten Sinne windschief erscheint. Ist die tiefste Stellung erreicht, so hört der Flexor auf zu wirken, und der Tensor hebt wieder den Flügel. Die Pronatoren und der Abductor radii quinti hören ebenfalls auf zu wirken; dadurch schnellte der Flügel wieder in die windschiefe Ausgangslage zurück, jedoch geschieht dies erst während der Rückwärtsbewegung selbst. Sobald die vorderste Lage erreicht ist, hört auch der Abductor zu wirken auf, und Ligamentum und Tensor ziehen den Flügel nach oben und hinten. Ist die höchste Lage erreicht, so wirkt wieder der Tensor nicht mehr, Ligamentum und Flexor ziehen dann den Flügel nach hinten und wenig nach unten. Der Luftwiderstand und die Kontraktion des Supinator bewirken, daß der Flügel jetzt am meisten hinter dem ersten Strahl zurückbleibt, der Flügel also sehr stark verdreht erscheint. In der tiefsten Lage hören Flexor und Supinator auf zu wirken, während das Ligamentum sich zunächst noch weiter zusammenzieht. Tensor und Pronator ziehen den Flügel dann wieder in die der Ausgangsstellung am meisten angenäherte Lage zurück, und das Spiel der Muskeln beginnt von neuem.

b) Die mittelbare Flügelbewegung.

α) Die Gliederung des Thorax.

Das thorakale Hautskelett der Biene besteht aus Pro-, Meso- und Metathorax und dem ersten Abdominalring als Mittelpunkt. Wie stets setzt sich jedes Segment aus dem Tergit oder Rückenhalbring und dem Sternit oder Bauchhalbring zusammen. Das Sternit ist größer als das Tergit und umfaßt dieses daher von unten her. Die beide Teile verbindende Lateralmembran ist infolgedessen taschenartig in das Sternit eingesenkt. Wird nun durch die vertikalen Muskeln das Tergit dem Sternit genähert, so muß der mit seiner Wurzel in die Lateraltasche eingesenkte Flügel in die Höhe schnellen.

Außer dem Heben und Senken führen die Flügel jedoch auch Drehbewegungen aus, die nicht eine bloße Folge des Luftwiderstandes sind, wie Marey vermutete. Die Bienenflügel können nämlich in jeder Lage allein durch Druck auf den Thorax fixiert werden, und zwar sind diese Lagen nicht einander parallel. So ist die Serie der Aufnahmen der Fig. 7 zustande gekommen. Diese sagen: Beim Heben und Senken geht die Vorderkante dem Flügel voran. So wird beim Heben der Luftwiderstand vermindert, beim Senken dagegen infolge der Schrägstellung der

Flügel von vorn-unten nach hinten-oben der Luftdruck zur Erzielung von Hub und Vortrieb ausgenutzt. Beim Heben dreht sich beim Vorderwie beim Hinterflügel die Gegend der Hinterrandader nicht mit, so daß beide Flügel jeder Seite bei der extremen Hochstellung einem schwach gefalteten Fächer vergleichbar sind. Man übersieht dann von vorn die ganze Flügelunterseite; ist der Flügel jedoch gesenkt, so überblickt man von vorn die ganze Oberseite.

Diese Bewegungen werden durch den Bau von Meso- und Metathorax und die Wirkung des Flügelgelenkes infolge der alleinigen Wirkung der Vertikal- und Longitudinalmuskeln ermöglicht.



Fig. 7.

7 Flugphasen der Biene, von vorn und von der Seite gesehen. (F. Stellwaag, 1913.)

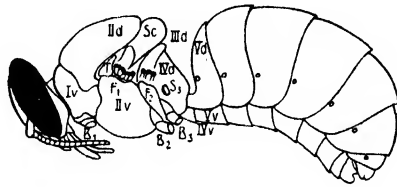


Fig. 8.

Gliederung des Hautskelettes einer Drohne. Vergr. 5:1. (F. Stellwaag, 1910.)

B₁₋₃ Beine, d Rückenschuppen, r Bauchschuppen, F₁₋₂ Flügel, S₁₋₃ Stigmen, I—V Segmente, T Tegula.

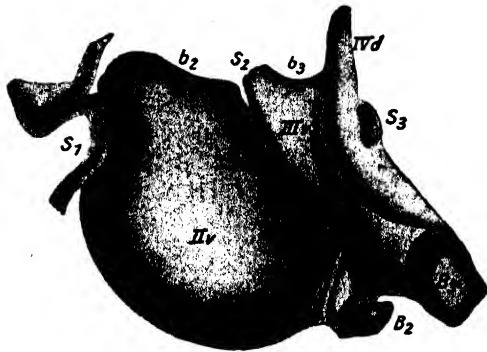


Fig. 9.

Linke Seitenansicht des Meso- und Metasternums. Vergr. 12:1. (F. Stellwaag, 1910.)

b₂ Mesosternalbuckel, b₃ Metasternalbuckel. Sonst wie in Fig. 8.

Das ist nur dadurch möglich, daß der Thorax keine starre Kapseldarstellt, sondern daß in der Lateralregion gegenseitige Verschiebungen der einzelnen Teile möglich sind.

Das Mesosternum (Fig. 8, 9 IIv), das sich zur Aufnahme der Flugmuskeln an der Ventralseite weit ausbaucht, verschmälert sich in der Nähe der Flügelwurzel und bildet dort den Sternalbuckel, dessen Kante gegen das Metasternum zu allmählich abfällt. Da sich diese Kante gegen die Lateralfalte sanft umbiegt, wird dadurch für die darauf ruhende Flügelwurzel ein Gelenk-

höcker geschaffen (Fig. 9, b_2). Ebenso bildet das Metasternum (Fig. 9, b_3) einen Gelenkbuckel für den Hinterflügel. Diese beiden Sternite sind untereinander wie durch Strebepfeiler im Innenraum zu einer festen Mulde verbunden.

Von den zugehörigen Rückenteilen (Fig. 10) fällt besonders das in das Scutum (II_d) und Scutellum (Sc) zerfallende Mesonotum auf. Der der Flügelwurzel benachbarte Rand des Scutum umgreift durch zwei Scutalhaken als Enden eines ovalen Ausschnittes (Fig. 10, St) die Flügelwurzel. Schräg nach vorn-oben davon liegt die die Flügelwurzel schützend überdeckende Tegula (T in Fig. 10). Scutum und Scutellum sind zwar dorsal starr, lateral aber nur durch eine weiche Haut verbunden, so daß sich das Scutum an dieser Stelle nach unten und hinten über die benachbarten Teile des Scutellum schieben kann. Doch ist dieser Bewegung durch den Sperrhaken (F) des Scutellum eine Grenze gesetzt. Den Scutalhaken am Mesonotum entspricht am Metanotum ein angelhaken-artiger Fortsatz (Fig. 10 Sh), dem Fortsatz F_1 des Mesonotums der Fort-

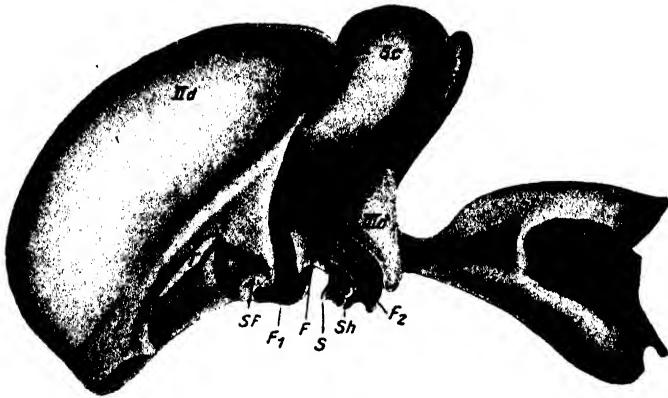


Fig. 10.

Linke Seitenansicht des Meso- und Metanotums. Vergr. 12:1.
(F. Stellwaag, 1910.)

II_d Scutum, Sc Scutellum, Sf Scutalhöcker, F_1 Scutellarfortsatz, F Sperrhöcker des Scutellums, S vorderer Fortsatz des Metanotums, Sh Haken des Metanotums, F_2 hinterer Fortsatz des Metanotums, Mph Mesophragma.

satz F_2 des Metanotums, der sich etwas unter den Fortsatz S des Metanotums schieben kann, wenn sich beim Nachgeben der verbindenden Membran die hinteren Teile der vorderen annähern. Unter der Wölbung der vierten Rückenschuppe liegt eine Mesophragma genannte Chitinleiste (Mph in Fig. 10, die den Längsmuskeln als Ansatzstelle dient, bei ihrer Kontraktion sich nach vorn verschiebt und dabei das Metanotum und Scutellum schräg nach vorn und oben gegen das Scutum bewegt.

c) Das Flügelgelenk.

Die Flügeladern setzen sich in das Flügelgelenk fort und bilden dessen Hauptteile, was besonders leicht an dem einfacher gebauten Hinterflügel erkannt werden kann (Fig. 11). Vorder- und Hinterflügel zerfallen in je zwei sich beim Flug verschieden verhaltende Teile, den größeren vorderen kostalen Teil, der von der Costa (C) und Subcosta (Sb) aus bewegt wird, und den kleineren hinteren analen Teil, der von der

Analader (*A*) aus bewegt wird. Beide Teile sind durch eine dünne Stelle (*Mf*) getrennt, die sich auf die Flügelwurzel fortsetzt.

Die Flügelwurzel ist ein stark chitinisierter Teil an der Lateralmembran und besteht für jeden Flügel aus zwei Hauptbestandteilen, dem des Costalfeldes und dem des Analfeldes. Die Costa setzt sich auf

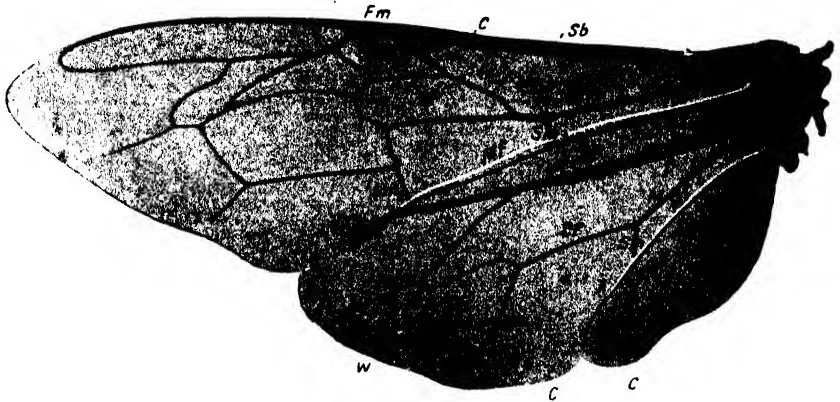


Fig. 11.

Linker Vorder- und Hinterflügel. Vergr. 7:1. (F. Stellwaag, 1910.)

C Costa, *Sc* Subcosta, *Fm* Flügelmal, *Cf* Costalfeld, *M* Media, *Sm* Submedialader, *Mf* Membranfalte, *A* Analader, *Af* Analfeld.

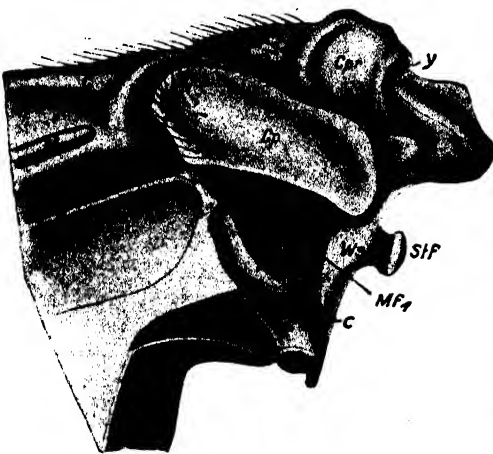


Fig. 12.

Linker Vorderflügel bei extremer Hochstellung von hinten gesehen. Vergr. 43:1. (F. Stellwaag, 1910.)

Cp Costalplatte, *Cpr* Praecostalplatte, *a* oberer Schenkel des Wurzelstiftes *Wst*, *h* Chitinhaken, *Sif* Stielfortsatz, *c* Stiel des Wurzelstifts. *Pf* Pfeiler der Analader, sonst wie oben.

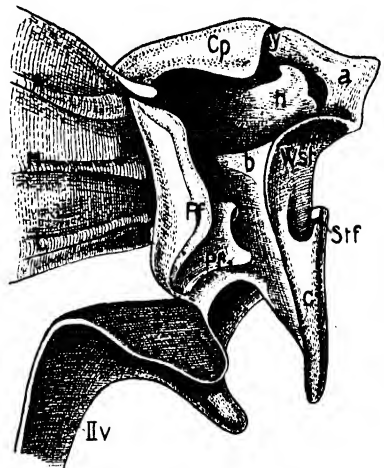


Fig. 13.

Linker Vorderflügel bei extremer Tiefstellung von hinten gesehen. Vergr. 43:1.

(F. Stellwaag, 1910.)

Pf1 Basalplatte des Analpfeilers, sonst wie oben.

der Wurzel in der Costalplatte fort (Fig. 12, *Cp*), der die Praecostalplatte (*Cpr*) vorgelagert ist. In deren Gelenkpfanne (*y*) liegt als Gelenkkopf das Ende des einen Schenkels (*a*) des Wurzelstiftes (*wst*), dessen anderer Schenkel (*b* in Fig. 13) einen Chitinhaken (*h*) von hinten und unten umfaßt. Beide Schenkel sitzen auf einem Stiel *c*, an dem auf der

Gegenseite zu den beiden Schenkeln der Wurzelstielfortsatz (*Stf*) sitzt. Die einzige gelenkige Verbindung der einzelnen Teile ist die Stelle, wo der eine Schenkel des Wurzelstiftes in der Pfanne der Praecostalplatte ruht. Der andere bildet eine starre Leiste. Die Analader setzt sich in der Flügelwurzel in Gestalt eines Flügelstückes fort, das für jede Lage der Analader zu ihr senkrecht steht, des Analpfeilers (Fig. 12, 13 *Pf*).

Beim Hinterflügel sind entsprechend seiner geringeren Bedeutung für den Flug diese Gelenkstücke weniger scharf modelliert.

Die Verbindung dieser Teile des Gelenkes mit Meso- und Metathorax geschieht während der Nymphenzeit dadurch, daß sich die Flügelwurzel in die sich bildende Lateraltasche schräg nach hinten und unten einsenkt. Dadurch wird der Wurzelstift unter den lateralen Rand des Scutum geschoben, und die beiden Scutalhaken umfassen ihn oberhalb seines Stielfortsatzes (Fig. 14, *II_d*), während sich sein Ende mit der Spitze des Scutellarfortsatzes (*F₁*) verbindet. Der Analpfeiler stützt sich und damit die anale Flügelpartie auf die Sternalkante und verhindert so, daß dieser Flügelteil in die Einsenkung hinten am Sternalbuckel hineingerät und sich nach hinten neigt.

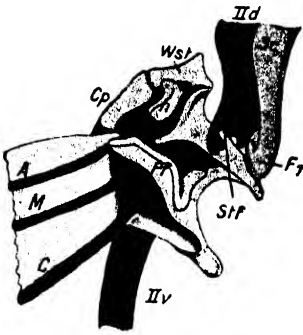


Fig. 14.

Verbindung des Wurzelstiftes mit Scutum und Scutellum am Vorderflügel, schematisiert. Vergr. 21:1.

Bezeichnungen wie oben.

(F. Stellwaag, 1910.)

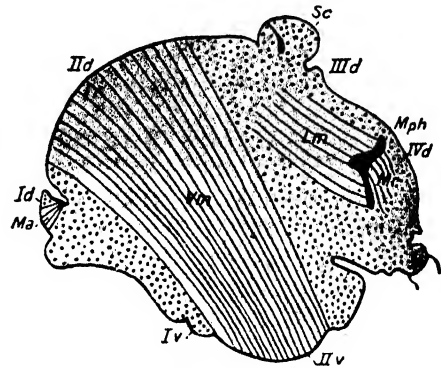


Fig. 15.

Indirekter Vertikalmuskel im Tangentialschnitt. Vergr. 12:1.

(F. Stellwaag, 1910.)

Vm Vertikalmuskel, *Im* Longitudinalmuskel.

Die eigentlichen Flugbewegungen geschehen durch die indirekten Flügelmuskeln, von denen die Vertikalmuskeln (Fig. 15, *Vm*) den Hub und die Drehung zugleich bewirken und zwar infolge des Baues der Flügelbasis. Wenn sich nämlich die Vertikalmuskeln kontrahieren, wird das Scutum nach hinten-unten gezogen. Der Druck überträgt sich auf den Wurzelstift, richtet ihn etwas auf und verschiebt ihn nach unten und hinten. Der Flügel wird infolgedessen um die Sternalkante als Drehpunkt gedreht und gehoben. Der obere Schenkel des Wurzelstiftes (*a*) zieht jedoch die Praecostalplatte und damit auch die Costalader nach hinten. Die Gesamtwirkung ist also ein Heben des Flügels nach hinten und oben. Da das Analfeld mit dem Scutum und dem Wurzelstift nicht in näherer Beziehung steht, nimmt es nur gezwungen an der Bewegung teil, so daß sich der Flügel dreht und in der membranösen Zone faltet.

Hört die Kontraktion der Vertikalmuskeln auf, so geht das Scutum wieder in die Höhe. Nun kontrahieren sich die Longitudinalmuskeln

(*Lm* in Fig. 16 und 17), ziehen das Mesophragma, wo sie angeheftet sind, nach vorn und schieben, da das Mesophragma mit dem Scutellum fest ver-

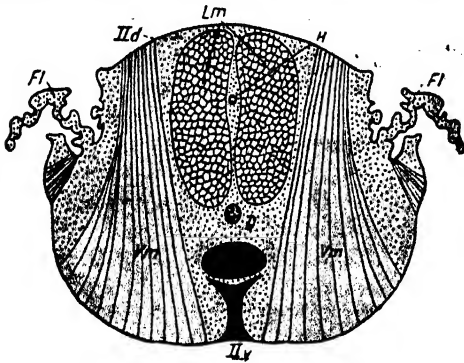


Fig. 16.

Querschnitt durch den Mesothorax. Vergr. 12:1.
(F. Stellwaag, 1910.)

D Darm, *H* Herz, *Fl* Flügel, sonst wie oben.

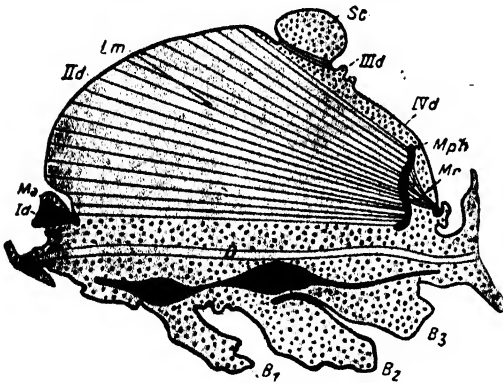


Fig. 17.

Medianer Längsschnitt durch den Thorax.
Vergr. 12:1. (F. Stellwaag, 1910.)

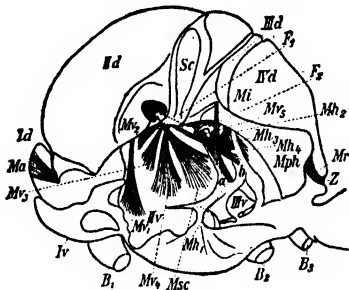


Fig. 18.

Direkte und kleinere indirekte Flugmuskeln.
Innenansicht der rechten Thoraxhälfte. Vergr.
12:1. (F. Stellwaag, 1910.)

a vordere, *b* hintere Spange des sternalen Stützgerüsts, *B*₁₋₃ Beine, *d* Rückenschuppen, *Mv*₁₋₅ Vorderflügelmuskeln, *Ma* Retractor des Scutums, *Mh*₁₋₄ Hinterflügelmuskeln, *Mr* Retractor des Mesophragmas, *Msc* Retractor des Scutellums, *v* Bauchschuppen.

wachsen ist, dieses samt dem daran befestigten Scutellarfortsatz (*F*₁ in Fig. 14) nach vorn und oben. Dadurch wird mittels des unteren Schenkels (*b*) des Wurzelstiftes der unter der Costalplatte liegende Haken (*h*) und damit die anale Partie der Costalplatte gehoben. So kommt es, daß sich die gehöhlte Flügelbasis über den Sternalbuckel nach außen rollt und der Flügel sich nach vorn und unten neigt. Dabei bleibt das Analfeld wieder hinter dem Costalfelde zurück, der Flügel nimmt also eine solche Stellung ein, daß man von vorn seine ganze Oberseite übersieht. Da das Mesophragma auch am vorderen Ende des Metathorax inseriert, so genügt für das Senken und Drehen der Flügel die Kontraktion des einen Längsmuskelpaares, während für das Heben und Drehen der Flügel- und Hinterflügel gesonderte Vertikalmuskeln ausgebildet sind.

Die direkten Flügelmuskeln der Biene scheinen lediglich dazu da zu sein, die Flügel in die Flugstellung oder in die Ruhelage zu bringen oder die Flügelstellung beim Flug zum Zweck der Änderung der Flugrichtung zu beeinflussen.

An die Wurzel des Vorderflügels greifen 5 Muskeln an (Fig. 18, *Mv*₁₋₅), von denen der eine vorn angreifende (*Mv*₁) den Flügel in die Fluglage bringen dürfte, während drei andere hinten angreifende (*Mv*₂₋₄) ihn zurückziehen. Die Funktion des fünften (*Mv*₅) sieht Stell-

waag darin, den Analfeiler in senkrechter Lage zu halten, so daß die Flügel auch in der Ruhe horizontal bleiben.

3. Die Abhängigkeit der Thoraxsegmente von der Entwicklung der Flügel.

Entsprechend der Entwicklung der Flügel und der Flugmuskulatur sind auch die Körperteile, die die Muskeln bergen und die Flügelansätze enthalten, bei den Vertretern der verschiedenen Fliegertypen sehr verschieden entwickelt. Wenn beide Flügelpaare fast gleich entwickelt sind, wie bei den Libellen, Perliden, Neuropteren und Termiten, so sind auch Meso- und Metathorax gleich stark ausgebildet (Fig. 19, A). Bei den Fliegen trägt der Mesothorax allein Flügel, während am Metathorax nur die Halteren stehen. Daher übertrifft hier der zweite Brusttring den dritten bei weitem (B). Ähnliche Verhältnisse finden sich bei den Hymenopteren und Lepidopteren, bei denen das erste Flügelpaar stärker entwickelt ist als das zweite. Bei den Käfern dagegen, bei denen der Mesothorax nur die Elytren trägt, ist der die Flügel tragende Metathorax bei weitem das größte Brustsegment (C).

Diese Abhängigkeit der Größe der Thorakalsegmente von der Flugfähigkeit zeigt sich auch bei den Insekten, deren Weibchen keine Flügel tragen, bei Ameisenarbeiterinnen und einigen Spinner- und Spannergattungen unter den Schmetterlingen. Hier ist der Thorax im Vergleich

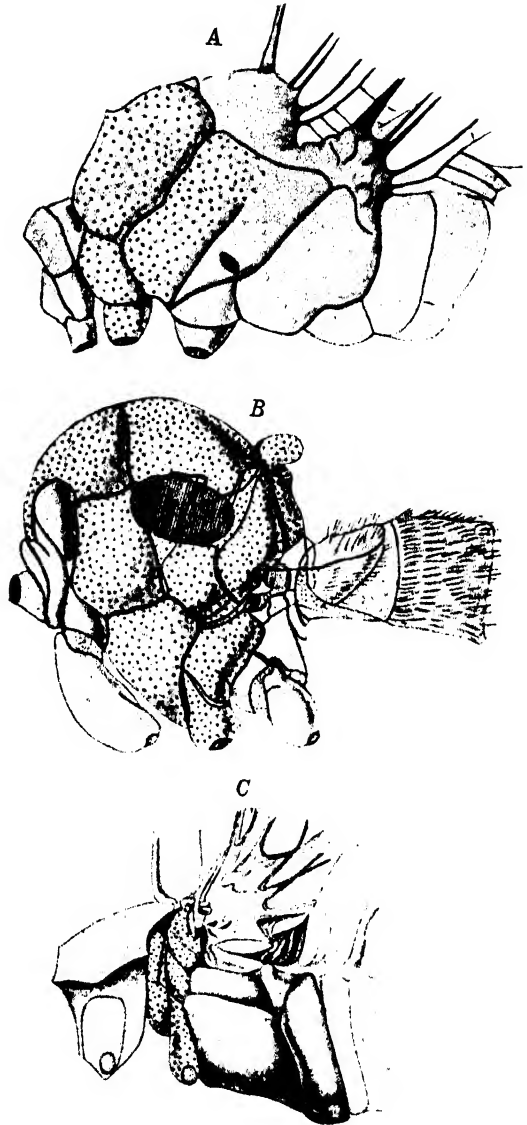


Fig. 19.

Größenverhältnis der drei Brustringe bei einer Libelle (*Aeschna*) (A), einer Diptere (*Sicus*) (B) und einem Käfer (*Melolontha*) (C). (Nach Hesse, 1910.)

Die Mittelbrust ist punktiert, Vorder- und Hinterbrust sind einfach getönt; die Basis des Hinterleibes ist schwach getönt. Die Ansätze der Beine sind schräg schraffiert, in B ebenso die Ansätze der Flügel und Schwingköbchen.

zum männlichen Geschlecht weit weniger

II. Die Verrichtungen der Flugorgane.

1. Flugarten.

Pütter (1912) unterscheidet unter den dynamisch fliegenden Tieren nach der Art, wie die Flügel benutzt werden, folgende Typen:

- die Schwingenflieger, die die Flügel hauptsächlich auf- und ab bewegen, und zwar
 - die Ruderflieger (hierzu wohl z. B. Bombyciden),
 - die Schwirrflieger (Schwärmer),
- die Schraubenflieger, deren Flügelbewegung als Teil einer Schraubenbewegung angesehen werden kann (Bienen, Wespen),
- die Drachenflieger, deren Vorderflügel als Segelflächen und deren Hinterflügel als Treiblinge (Propeller) benutzt werden (Heuschrecken, Gryllen, Käfer).

Obwohl hervorgehoben wird, daß zwischen diesen einzelnen Typen vielfach Übergänge vorkommen, werden wir dieser Einteilung nicht folgen können, da Flügelneigungen bei allen Insekten vorkommen und daher alle als Schraubenflieger bezeichnet werden könnten und da ohnehin die Ähnlichkeit der Bewegung selbst der Aculeaten-Flügel mit einer Luftschraubenbewegung so gering ist, daß man diese mißdeutliche, analogische Bezeichnung gewiß besser fallen läßt. Weiter ist nicht nachgewiesen, daß die Flügeldecken der Orthopteren und Coleopteren nach Art von Drachenfliegerflächen wirken. Das kann allein aus der Spreizung und der ruhigen Haltung während des Fluges nicht gefolgert werden, da diese Tiere ohne Entfernung der Flügeldecken aus der Ruhelage die Hinterflügel nicht benutzen könnten und die Decken für eine Ruderbewegung nicht geeignet erscheinen.

Der am häufigsten geübte Flug ist bei den Insekten zweifellos der Ruderflug, bei dem die Flügel außer der vertikalen noch eine vorwärtstreibende Kraftkomponente entwickeln.

Die Fähigkeit, am Orte zu fliegen, ist verhältnismäßig wenigen Insekten eigen. Solche Schwirrflieger sind unter den Dipteren *Syrphus*, *Stratiomys*, *Tabanus*, *Anthrax*, *Homalomyia*. Die meisten Sphingiden und einige Bombyciden, z. B. *Cossus cossus* L., und Noctuiden (Plusien) halten sich beim Saugen der Blütensäfte oder künstlichen Köders durch Flügelschläge auf der Stelle, während sie sonst nur den Ruderflug ausüben. Nach v. Osten-Sacken (1884) besitzen die Insekten, die in der Luft stehen können, auch Flügeladern, die dem Hinterrande parallel laufen, wodurch ein Ausgleich gegenüber den Vorderrandadern geschaffen sein soll. — Dies trifft indes für die erwähnten Lepidopteren nicht zu.

Gleitflieger finden wir unter den Tagfaltern, die eine große Flügelfläche haben; besonders Papilioniden können bei ruhigem Wetter oder mit dem Winde ziemlich weite Strecken ohne Flügelschlag zurücklegen (nach Kolbe [1893] „segeln“).

Manche Insekten bedienen sich der Flügel auch zum Schwimmen (Kolbe 1893). So schwimmt mit ihrer Hilfe von Trichopteren die Subimago gewisser Mystaciden oft tagelang im Wasser (Hagen, Stett. Ent. Zeit. 1864, S. 137) und kleine, zur Familie der Mymariden gehörende Hymenopteren schwimmen nach Lubbock (Trans. Ent. Soc. London 1863) zuweilen mit Hilfe der Flügel unter Wasser, ohne sich dabei der Beine zu bedienen.

2. Bewegungsform der Flügel.

Die Flügelbewegung hat in der Hauptsache den doppelten Zweck zu erfüllen, die Erdanziehungskraft zu überwinden und das Tier vom Orte weg zu bewegen. Diese beiden Aufgaben könnten durch eine Flügelbewegung erfüllt werden: allein durch den Auf- und Niederschlag. Da nämlich der Flügel vor dem Druckmittelpunkt, vorwiegend durch die dicken Vorderrandadern befestigt ist und von hier seinen Bewegungsantrieb empfängt, so dreht er sich beim Niederschlag so, daß der nachgiebige hintere Teil hinter dem vorderen zurückbleibt, der Flügel also einen Druck von hinten und unten bekommt, der ihn nach vorn und oben treibt. Bei der Aufwärtsbewegung erhält der Flügel Druck von oben und wird daher vom Luftdruck so verdreht, daß die Vorderrandadern höher liegen als die Flügelfläche. Die Druckrichtung wirkt daher nach unten und vorn. Für den Hub kommt also nur die Differenz der Wirkung des kräftigeren Niederschlages und schwächeren Aufschlages in Frage.

Infolge der Neigung sucht der Flügel dem Luftdruck auszuweichen und zwar um so mehr, je stärker der Zug der Muskeln, je stärker also der Luftdruck auf den Flügel ist. Da der Luftdruck dann besonders groß ist, wenn der Flügel in seiner Bewegung beschleunigt wird, also im ersten Teile des Auf- und Niederschlages, so wird der Flügel zu Beginn des Aufschlages und zu Beginn des Niederschlages

nach vorn ausweichen, während er beim Nachlassen der Druckkraft wieder in die Gleichgewichtslage zurückkehren wird. Unter der Wirkung der Muskelkraft und des Reaktionsdruckes der Luft beschreibt also der Insektenflügel beim Flug auf der Stelle die Form einer Acht (Marey 1869) (Fig. 20 und 21).

Daß der Luftdruck diese Verstellungen der Flügelebene und die Abweichungen von der Senkrechten bewirkt, wies L. Bull (1904) dadurch nach, daß er einen Pseudoneuropterenflügel im luftleeren Raume durch maschinellen Antrieb sich auf und ab bewegen ließ. Es zeigte sich dann

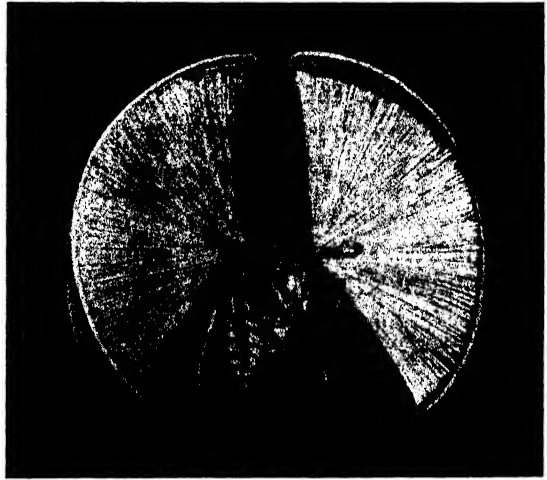


Fig. 20.

Ansicht einer sonnenbestrahlten Wespe, deren Vorderrandadern vergoldet sind. (Nach Marey, 1869.)

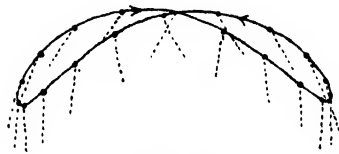


Fig. 21.

Bahnkurve eines Insektenflügels mit Angabe der Flügelneigung in verschiedenen Punkten der Bahn. (Nach L. Bull, 1910.)

keine Abweichung von der Senkrechten. Je mehr man jedoch Luft in den Raum einströmen ließ, in dem sich der Flügel bewegte, desto mehr nahm die Bahnkurve der Spitze die von Marey angegebene 8- oder lemniskatenähnliche Form an.

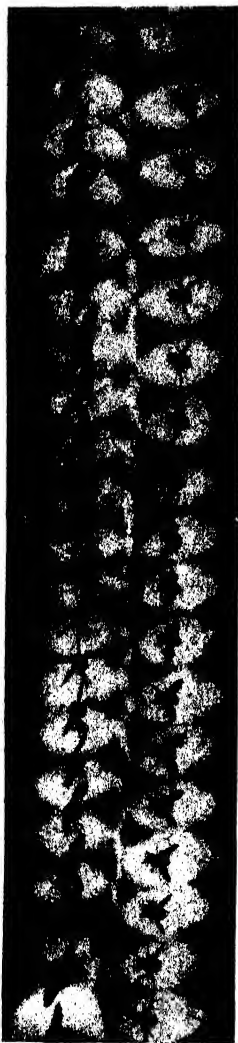


Fig. 22.

Momentaufnahmen einer fliegenden *Calliphora vomitoria* L. im Sonnenschein. Expositionen 1 : 42000 Sekunden, Intervalle 1 : 2150 Sekunden. (Nach R. v. Lendenfeld, 1913.) Die Aufnahmen in beiden Reihen sind voneinander unabhängig.

Um die Stellung der Flügel an den einzelnen Punkten der Bahn aufzuzeigen, wurde eine Flügel-nachbildung auf drei Viertel ihrer Länge verkürzt und die Schnittstelle mit kleinen Metallbelegungen, die voneinander durch kleine Zwischenräume getrennt waren, versehen. Dann setzte man den Flügel in Bewegung und ließ an verschiedenen Stellen der Bahn Induktionsfunken zwischen den Metallstreifen überspringen. Die Bahn dieser Lichtblitze fiel je nach der Stellung der Metallbelegungen zueinander, d. h. je nach der Flügelneigung, verschieden aus und zeichnete sich auf einer photographischen Platte auf. Die aufeinanderfolgenden Stellungen des Flügels (Fig. 21) verteilen sich so auf die einzelnen Bahnteile, daß der Insektenflügel nicht auf dem tiefsten Teile seiner abwärts gerichteten Bahn seine größte Schrägstellung einnimmt, sondern schon in der ersten Hälfte des abwärts gerichteten Bahnteiles, offenbar weil dort die Beschleunigung, also auch der Luftwiderstand am größten ist.

Der alleinige Grund der Flügelneigung in den verschiedenen Phasen ist allerdings der Luftdruck nicht; es wird nämlich auch, wie oben erörtert wurde, allein durch die Wirkung der Flügelbefestigung eine gleichsinnige Drehung hervorgerufen, die der Luftdruck im Fluge wohl noch verstärkt (vgl. Fig. 7).

Auch L. Bull kam (1910) zu der Ansicht, daß die Insekten die Flügel selbständig verstellen und daß der Luftwiderstand den Flügel nur in einigen Lagen merklich verdrehen kann. Zum Beweise dieser Ansicht schnitt er einer *Tipula* sieben Achtel der Flügel weg und ließ sie vor dem Photochronographen ihre Flugbewegungen ausführen. Es zeigte sich dabei, daß die Neigungen der Flügelachsen nicht aufhörten, wie man infolge des Aufhörens des Luftdruckes hätte erwarten können, sondern noch größer wurden.

Daraus muß man allerdings folgern, daß die Flügelneigung auch ohne die Wirkung des Luftdrucks eintritt, nicht aber, daß der Luftdruck dabei wirkungslos ist. Er wirkt mit physikalischer Notwendigkeit auf den Flügel drehend ein. In dem Versuche von Bull erfolgte die Vergrößerung der Verdrehung augenscheinlich infolge der Reizung durch das Abschneiden der Flügel und infolge des Fehlens der Hauptbelastung der Adern durch die Flügelfläche.

Über die einzelnen Phasen, die ein Insektenflügel beim Auf- und Niederschlag durchläuft, geben uns kinematographische Aufnahmen Aufschluß. Fig. 22 zeigt solche Aufnahmen einer Fliege, Fig. 23 von einer

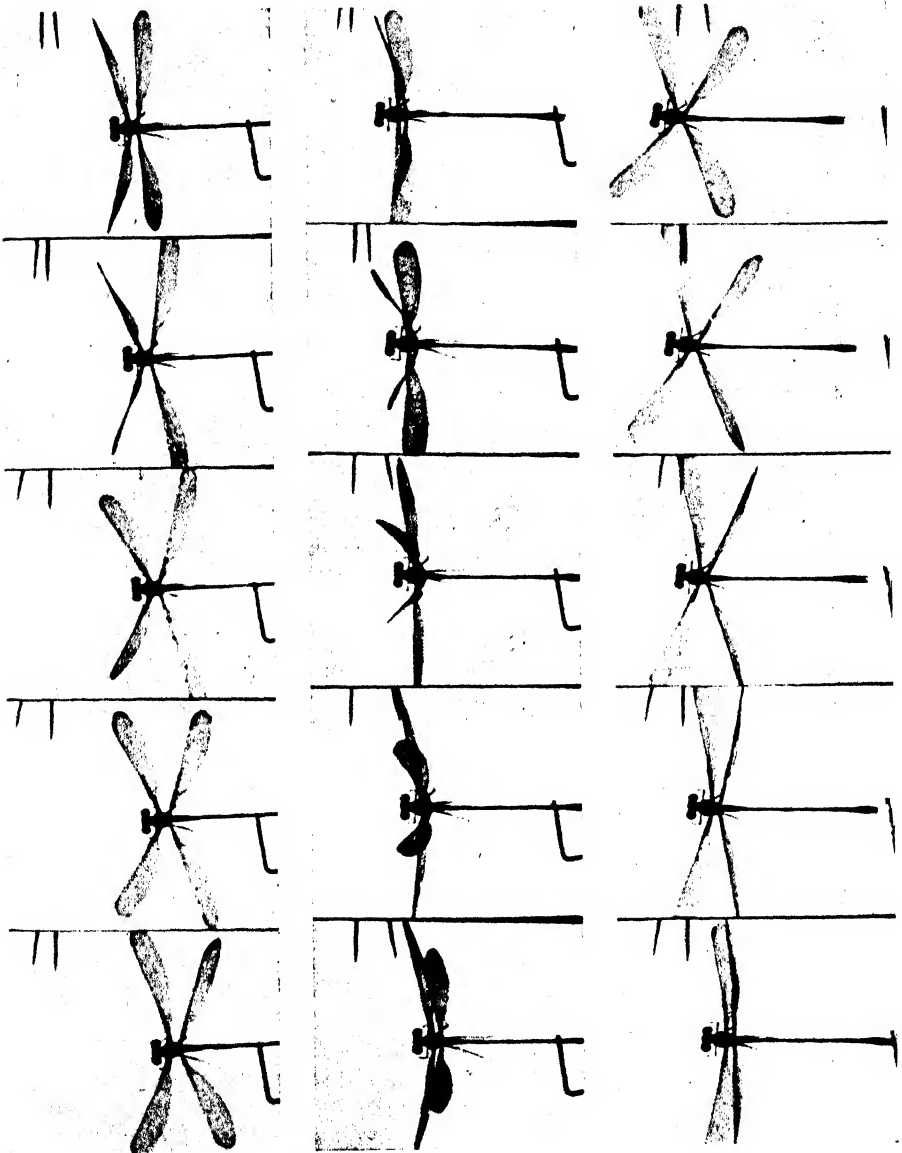


Fig. 23.

Die aufeinander folgenden Phasen eines Flügelschlages einer Libelle (*Agrion*).
(Nach L. Bull, 1910.)

Libelle. Besonders deutlich zeigen die Libellenaufnahmen die einzelnen Phasen der Flügelhaltung, die bereits oben erwähnt sind. Vorder- und Hinterflügel arbeiten hier völlig unabhängig voneinander und lösen sich

gewissermaßen gegenseitig ab, indem sie sich abwechselnd vorwärts und rücksärts bewegen.

Die Flügelbewegung der Libellen weicht von der der übrigen Insekten auch insofern ziemlich bedeutend ab, als sie die Flügel mehr horizontal bewegen, während die anderen Insekten mehr vertikale Schwingungen ausführen. Der Hub entsteht dabei fast ausschließlich bei der Vorwärtsbewegung, während die Rückwärtsbewegung das Tier vorwärts treibt. Obwohl diese Kraftwirkungen von Vorder- und Hinterflügel zu verschiedenen Zeiten ausgehen, macht sich ihr Wechsel doch beim Abflug des Tieres in einer kurvenartigen Bewegung des Körpers geltend, während beim schnellen Fluge die Hebungen und Senkungen sich ausgleichen.

Die Wirkung der Flügelbewegung auf den Insektenkörper ließ Axenfeld (1911) auf einen beruhten Zylinder aufzeichnen (Fig. 24). Bei Insekten, die die Flügelpaare gleichzeitig bewegen, ergab sich eine einfache Wellenlinie. Wurden die Flügel nicht ganz gleichzeitig bewegt (z. B. bei *Colias*, Fig. 24, 1), so zeigt die Kurve für Vorder- und Hinter-

1



2



Fig. 24.

Aufzeichnung der Bewegung fliegender Insekten, 1. von einer Libelle, 2. eines Schmetterlings (*Colias edusa* L.). Die gleichmäßigen Wellenlinien rühren von einer schwingenden Feder her, die in einer Sekunde 100 Schwingungen machte. (Nach Axenfeld, 1911.)

flügel getrennte Gipfel, während bei den Libellen (Fig. 24, 2), bei denen die Vorder- und Hinterflügel unabhängig voneinander bewegt werden, eine deutlich gezähnte Kurve aufgezeichnet wird, deren hohe Gipfel von dem Niederschlag der Vorderflügel und deren tiefere von dem der Hinterflügel herstemmen.

Guten Einblick in die Vorgänge beim Insektenflug verschaffen uns schließlich die umfangreichen und eingehenden Versuche Reinhard Demolls (1918). Um die Luftbewegung am fliegenden Insekt zu untersuchen, wurden an einem Rahmen mit Querverbindungen, wie ihn eine Rechenmaschine zur Veranschaulichung von einfachsten Rechenaufgaben zeigte, feinste Fiederchen von Eulen aufgehängt und den Luftbewegungen in der Nähe eines fliegenden Insekts ausgesetzt. An der Stellung der Fiederchen konnten dann die schwächsten Luftströmungen abgelesen werden. Dabei ergab sich, daß der Hauptstrom von vorn und oben zufließt und mit geringem Anstieg nach hinten abgedrängt wird (Abb. 25).

Die Wirkung der Luftbewegung auf das fliegende Insekt läßt sich dahin zusammenfassen:

Das fliegende Insekt hängt gleichsam in der Luft, indem es im wesentlichen durch Verminderung des Luftdrucks von oben getragen wird;

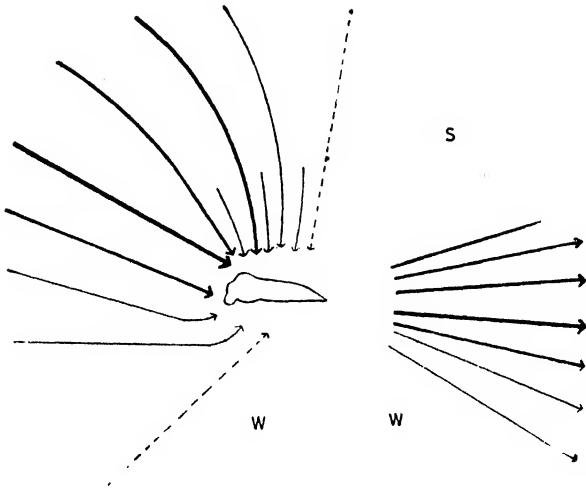


Fig. 25 a.

Fig. 25 a—c. Zufluß und Abfluß der Luft in der Nähe eines festgehaltenen, mit den Flügeln schlagenden Schwärmers. a in der Median-Sagittalebene, b in der Frontalebene, c in der Horizontalebene. (Nach Demoll, 1918.)

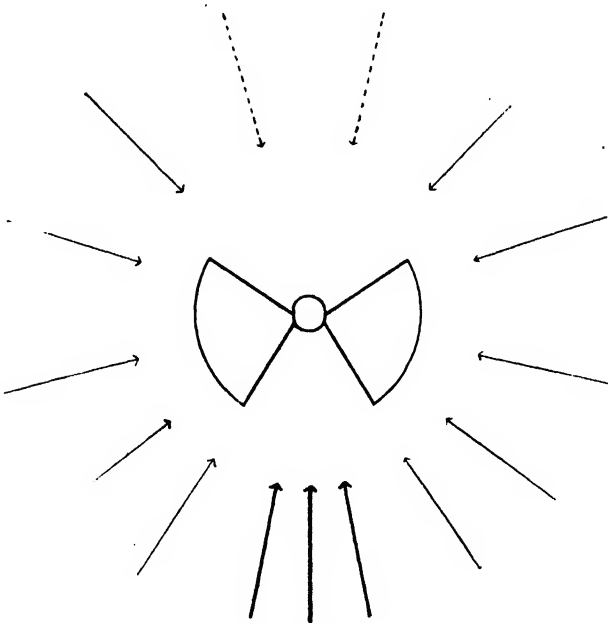


Fig. 25 b.

im Gegensatz zum fliegenden und besonders zum zappelnden Vogel, der sich erst durch Vorwärtsbewegung die Hubkraft schafft und daher gleichsam auf der Luft liegt.

Da beim Insekt die Vorwärtsbewegung auf Kosten der Hebewirkung geschieht, beim Vogel aber umgekehrt erst durch den Flug von Ort die Hebewirkung erzielt wird, so folgt, daß bei den Insekten das Fliegen an Ort, beim Vogel das Fliegen von Ort den geringeren Kraftaufwand erfordert. So erklärt sich, daß kein größerer Vogel ähnlich wie Schwärmer oder Schwebflieger an Ort in der Luft fliegen oder senkrecht auffliegen kann.

Besondere Verhältnisse liegen bei den Käfern vor. Die Elytren beteiligen sich nur mit geringer Schwingungsweite am Fluge und rufen anscheinend nur etwas Hub, aber keinen Vorwärtsschub hervor. Denn

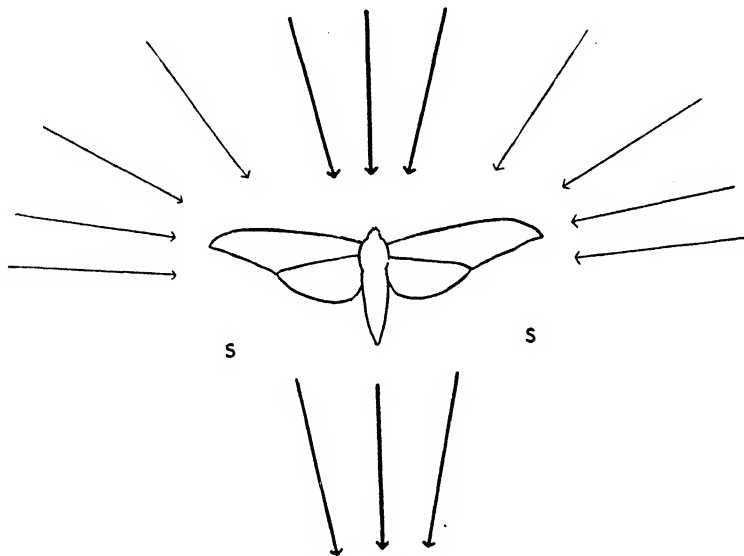


Fig. 25c.

wenn man einem Maikäfer z. B. die Deckflügel abschneidet, so steigt seine Fluggeschwindigkeit (Demoll). Außerdem ist wahrscheinlich, daß sie als Höhensteuer wirken.

3. Steuerung.

Die Steuerung beim Tierfluge kann im wesentlichen durch drei verschiedene Mittel bewirkt werden, einmal durch Schwerpunktsverlegung, dann durch Hervorbringung einseitig hemmenden Luftwiderstandes, schließlich und zwar mit größtem Erfolg durch veränderte Flügelbewegung unter Mitwirkung der direkten Muskeln.

Von diesen Mitteln scheinen die Insekten, soweit genaue Beobachtungen vorliegen, nur die der Drucksteuerung, nicht das der Gewichtssteuerung anzuwenden.

Die Orthopteren können sehr schlecht steuern und fliegen fast nur geradeaus. Denn auch das einfachste Mittel, die Schwerpunktsverlegung durch Verdrehung des Hinterleibes, wäre wegen der breiten Verbindung von Thorax und Abdomen und der ziemlich großen Starrheit des Abdomens nicht recht anwendbar.

Hymenopteren und Lepidopteren sollen häufig mit dem Hinterleib durch Schwerpunktsverlegung steuern. Der Versuch, von dem

Hoernes (1911) berichtet, scheint nämlich nicht einwandfrei und nicht vereinbar mit anderen Beobachtungen: „Fixiert man den Hinterleib bei den (! Pr.) Hautflüglern durch Anbinden eines kleinen Hölzchens, so kann das Insekt zwar noch fliegen, aber nicht mehr seine Richtung ändern“ (S. 186). Eine völlige Umkehrung der Flugrichtung in ganz kurzer Zeit, wie man sie bei Bienen und Hummeln beobachten kann, wenn sie sich zurechtzufinden versuchen, wäre allein durch Schwerpunktsverlegung physikalisch ganz unverständlich.

Bei Käfern scheinen die Elytren an der Steuerung beteiligt zu sein. Nach Kolbe (1893) läßt die Entfernung der Flügeldecken die Bewegungsfunktion zwar nicht völlig unberührt; aber das Insekt richtet seinen Flug nicht mehr. Es kann dann nur noch abwärts, horizontal oder aufwärts fliegen, je nach dem Orte, den der Schwerpunkt, auf dessen Verlegung durch veränderte Flügeldeckenhaltung Kolbe die Steuerungsfähigkeit der Käfer zurückführt, nach dem Versuche einnimmt. — Eine größere Wirkung dürfte dabei infolge der Veränderung des Luftdruckes auf die Flügel eintreten, wie Stellwaag (1914) nachwies. Bei fehlenden Elytren fehlt nämlich das Gegendrehmoment gegenüber dem Drehmoment des hinter dem Körperschwerpunkt wirkenden Drehmoments des Hinterleibsgewichts. So wird auch dynamisch verständlich, daß die

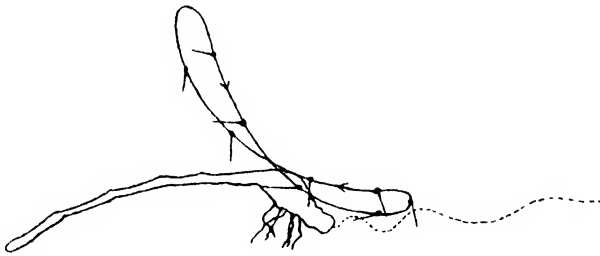


Fig. 26.

Schematische Darstellung der Bahn eines Libellenflügels mit Angabe der Flügelneigung an verschiedenen Stellen der Bahn. Die gestrichelte Linie deutet die anfangs sinuskurvenartige Körperbewegung nach dem Abflug an. (Nach L. Bull, 1909.)

Cetoniiden, bei denen der Schwerpunkt dicht an der Achse des zweiten Flügelpaares liegt, die Deckflügel beim Fluge nicht erheben: es braucht hier kein Gegendrehmoment hervorgerufen zu werden.

Bei Libellen spielen Schwerpunktsveränderungen bei Flügelverletzungen eine gewisse Rolle. Zwar ist der Verlust selbst eines ganzen Flügelpaares bei ihnen von geringerer Bedeutung als bei anderen Insekten, da sie Vorder- und Hinterflügel unabhängig voneinander gebrauchen können, so daß sie nach Beobachtungen Pettigrews und v. Lendenfelds dann sogar noch ganz gut fliegen können; doch besteht ein Unterschied in der Flugfähigkeit, je nachdem Vorder- oder Hinterflügel erhalten blieben. Sind nämlich nur die Vorderflügel unversehrt, so liegt der Schwerpunkt hinter dem Unterstützungspunkt; sind jedoch nur noch die Hinterflügel erhalten, so liegt der Schwerpunkt sehr nahe am Unterstützungspunkt.

Alle geschickten Flieger unter den Insekten können die Flügelachsen zwecks Steuerung selbsttätig weitgehend verdrehen, und hierin ist die weitaus wirksamste, wenn nicht allein in Frage kommende Steuerbetätigung zu sehen. Das beweisen Serien von Momentaufnahmen von

Lucien Bull (1909), die horizontal nach vorn und schräg nach hinten und oben fliegende Libellen zum Gegenstande hatten (Fig. 26 u. 27). Während beim normalen Vorwärtsfluge die Vorwärtsbewegung des fast horizontal gestellten Flügels in der Hauptsache Hub liefert, treibt der Luftdruck beim Flug schräg nach hinten und oben den Flügel während seiner Vorwärtsbewegung fast ausschließlich rückwärts.

Neuerdings (1916) hat Stellwaag durch Schattenrißphotographie verschiedener fliegender Insekten mittels des Sonnenlichtes auf lichtempfindlichem Papier ihre Fähigkeit zu weitgehender Veränderung der Schwingungsweite und Verstellung der Schwingungsebene nachgewiesen — niemals aber eine Steuerung durch Gewichtsverlegung feststellen können.

Bei den Dipteren hat man in ihren Halteren oder Schwingkölbchen, dem umgebildeten zweiten Flügelpaare, ein eigenartiges Steuerorgan

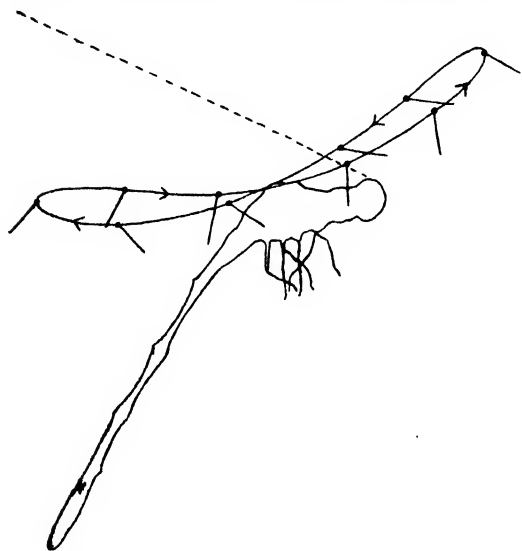


Fig. 27.

Schematische Darstellung der Bahn eines Libellenflügels mit Angabe der Flügelneigung an verschiedenen Bahnpunkten während eines Fluges schräg nach hinten und oben. Die gestrichelte Linie gibt die Flugrichtung an. (Nach L. Bull, 1910.)

erblickt. Von ihrer Bedeutung soll der folgende Versuch überzeugen: Schneidet man einer Fliege die Halteren ab, so kann man sie nur schwer zum Fliegen reizen. Der Flug von erhöhter Lage ist mehr ein Absturz steil nach unten, wobei sich das Tier bisweilen überschlägt. Nach Pütter (1909) kann man der der Halteren beraubten Fliege die Flugfähigkeit wieder verschaffen, wenn man ein kleines Gewicht an dem Hinterleib der Fliege befestigt. H. Loew fand, daß geschickt fliegende Dipteren kleine und bedeckt liegende Schwingkölbchen haben (nach Hoernes 1910), und bei den Muscinen, Tachinen, Sarcophaginen legt sich ein Teil des Flügels „wie zum Schutze“ über die Halteren — wodurch freilich eine unmittelbare Steuerwirkung

durch Massen- oder Luftdruckwirkung verhindert werden müßte.

Nach Weinland (1890) können die Halteren infolge ihrer doppelten Gelenkverbindung und der auf jeder Seite befindlichen vier Muskeln eine doppelte Bewegung ausführen: eine auf und nieder gehende und eine rotierende. Wenn sich beide Halteren in gleicher Weise bewegen, so bewirken Veränderungen ihrer Bewegungsgeschwindigkeit Steuerungen des Flügels in der vertikalen Richtung (Höhensteuer). Bewegt sich jedoch das Kölbchen der einen Seite in einer anderen Ebene als das der anderen Seite, so ändert sich die horizontale Flugrichtung (Seitensteuer).

Physikalisch betrachtet erklären diese Ergebnisse die große Fluggewandtheit der Fliegen nicht hinreichend: die plötzlichen Flugrichtungsänderungen vieler Fliegen können nur durch kräftige Flügelschläge einer Seite verstanden werden.

Neuerdings werden die Halteren in der Regel als Gleichgewichtsinnesorgane angesprochen, die nur zum Empfinden, nicht aber zum Ausgleich von Lageveränderungen dienen. Dann aber bleibt zu erklären, warum die Schwingkölbchen so schnelle Bewegungen ausführen.

Aus der Beobachtungstatsache, daß Insekten mit zwei Flügelpaaren — Schmetterlinge, Bienen, Libellen — geschickt fliegen, glaubt Pütter die Regel ableiten zu können, daß nur die Insekten gut gesteuert fliegen, die zwei Paar Flugorgane haben. Er übersieht dabei, daß die Entwicklung der Flügel der Insekten gerade die Tendenz zeigt, eine einheitlich wirkende Flügelfläche auf jeder Seite zu bilden, daß die wohl am schnellsten steuernden Insekten — die Schwebfliegen — Zweiflügler sind und daß im Gegensatz dazu manche Formen mit zwei Flügelpaaren, z. B. Myrmelcontiden, Perliden schlechte und ungeschickte Flieger sind.

4. Abflug und Landung.

Die meisten Insekten können ihre Flugorgane sehr schnell benutzen und außer Tätigkeit setzen. Vorbereitungen für den Flug und die Fortbewegung auf dem Lande sind nur dann nötig, wenn die Flügel entfaltet und nach der Landung wieder zusammengelegt werden sollen.

Viele Schmetterlinge führen vor dem Abfluge schnelle Flügelbewegungen von geringer Amplitude aus. Heuschrecken schnellen sich mit kräftigem Sprunge in die Luft und breiten dann erst ihre Flügel aus. Viele Käfer machen erst kräftige Atembewegungen, um sich einen hinreichenden Luftvorrat zu schaffen. Dabei werden nicht selten Kopf und Fühler rhythmisch mitbewegt.

5. Körpermaße und Flugverhältnisse bei Insekten.

Marey (1869) bestimmte zuerst bei mehreren Insekten die in einer Sekunde erfolgende Anzahl der Flügelschläge, indem er sie vor einem beruhten, in $1\frac{1}{2}$ Sekunden sich einmal um seine Achse drehenden Zylinder ihre Flügelschläge ausführen ließ, so daß sie mit der Flügelspitze etwas



Fig. 28.

Aufzeichnung der Flügelbewegung einer Biene auf einem beruhten, rotierenden Zylinder bei Einstellung auf die mittlere Gegend der Schwingungsphase. (Nach Marey, 1869.)

Ruß abstreifen (Fig. 28). Der Widerstand des Zylinders hemmte dabei allerdings die Flügelschläge bisweilen nicht unbedeutend, doch ließ sich diese Fehlerquelle fast vermeiden.

H. Landois bestimmte später (1874) die Anzahl der Flügelschläge nach dem Flugton durch das Gehör.

In neuerer Zeit wurden zahlreiche Versuche von David Axenfeld unter Anwendung der graphischen Methode angestellt, deren Ergebnisse allerdings mit denen von Marey und Landois zum Teil schlecht übereinstimmen. Leider läßt die zu kurze Darstellung Axenfelds nicht einmal eine Vermutung zu, woher diese Differenzen stammen mögen. Außerdem bestimmte Axenfeld in vielen Fällen das Gewicht der In-

sekten, das spezifische Gewicht (indem er CO₂ einatmen ließ, so daß sich die Tracheen im Pyknometer mit Wasser füllten), das bei der Stubenfliege zwischen 0,5 und 0,8 gefunden wurde (große Differenz! P.), die Größe der Flugflächen und schließlich an einem kleinen Hubapparat die Leistung des fliegenden Tieres in Milligramm-Millimetern in der Sekunde.

Schließlich hat Voß neuerdings mit vervollkommenem Gerät Nachprüfungen und Neubestimmungen der Flügelschwingungszahlen sowohl fixierter wie freifliegender Insekten vorgenommen (1914).

Ordnung	Art	Gewicht in Milligramm (p)	Flügelfläche in Quadrat-Millimetern (a)	Flächenbelastung g : qcm	Gewichtsverteilung qcm : g	Vorderflügel-länge in mm	Anzahl der Flügelschläge in d. Sekunde	Werte von $\sqrt[3]{\frac{2a}{p}}$	Arbeitsleistung in Milligramm-Millimetern in der Sekunde	Autor
Hymenoptera	<i>Bombus spec.</i>						240			Marey
	<i>Bombus terrestris</i> ♂ klein.						440			Landois
	„ größeres Tier						330			„
	<i>Bombus muscorum</i> ♀						220			„
	<i>Bombus campestris</i>	170	408	(0,041)	(24,1)		114—154	3,647		Axenfeld
	„	135					175—200			„
	<i>Bombus agrorum</i>	160	76	0,21	4,8	12,5				Prochnow
	<i>Apis mellifica</i>						190			Marey
	„ „ (fixiert)	87	46	0,19	5,3	9,8				Prochnow
	„ „						180—203			Voß
	<i>Vespa vulgaris</i>						110			Marey
	<i>Vespa crabro</i>	650	246	0,26	3,07	22				Prochnow
	<i>Xilocopa violacea</i>	576	355	(0,16)	(6,2)		167 (D)	2,371		Axenfeld
	<i>Ammophila sabulosa</i>						264			Landois
Lepidoptera	<i>Anthidium manicatum</i>						396—440			„
	<i>Pieris brassicae</i>						9			Marey
	„ „	82	1073	(0,0076)	(131)		7	7,541	2.10 ⁴ (D)	Axenfeld
	<i>Colias edusa</i>	81	1211	(0,0067)	(150)		8	8,043		„
	„ „	88	1111	(0,0079)	(126)		7	7,459		„
	„ „	85	1244	(0,0068)	(146)			8,022	6,6.10 ⁴ (D)	„
	<i>Papilio machaon</i>	189	2244	(0,0084)	(119)		5,5			„
	<i>Papilio podalirius</i>	241	2255	(0,0107)	(93)		10	7,632		„
	<i>Callimorpha hera</i>	202	1551	(0,013)	(75)		16	6,714		„
	<i>Polygonia egea</i>	101	1022	(0,0099)	(101)		12	6,865		„
	<i>Epinephele tithonus</i>	96	1400	(0,0069)	(146)		6	8,172		„
	<i>Protoparce convolvuli</i>	947	1793	(0,055)	(18,3)		10	3,769		„
	<i>Sphinx ligustri</i> ♀	1920	1862	(0,103)	9,71					v. Lendenfeld
	„ „ ♂	1370	1600	(0,085)	11,7					„
	<i>Smerinthus ocellatus</i> ♀	550	988	(0,056)	18,0					„
	<i>Sphinx pinastri</i> ♀									„
	„ mit Eiern	540	1034	(0,052)	19,2					„
	„ „ ♂	430	1008	(0,043)	23,4					„
	<i>Argynnis aphirope</i> ♂	25	404	(0,0062)	161,6					„
	<i>Lycæna argus</i> ♂	12	294	(0,0041)	245					„
	<i>Colias rhamni</i> ♂	183	5254	(0,0034)	287					„
	<i>Lycæna argiolus</i> (fixiert)						11			Voß
	<i>Polyommatus phlaeas</i> (fixiert)						19			„
	<i>Acidalia</i> (fixiert)						32			„
	<i>Agrotis c. nigrum</i> (fixiert)						32—39			„
	<i>Retinia buoliana</i> (fixiert)						51			„

Bemerkungen: Die in Klammern beigefügten Werte sind durch Rechnung ergänzt.
— Ein D in der Klammer hinter einem Werte kennzeichnet ihn als Durchschnittswert.

Ordnung	Art	Gewicht in Milligrammen (p)	Flügelgröße in Quadrat-Millimetern (a)	Flächenbelastung g · qcm	Gewichtsverteilung qcm : g	Vorderflügel-länge in mm	Anzahl der Flügelschläge in d. Sekunde	Werte von $\frac{a}{2a} : \frac{p}{p}$	Arbeitsleistung in Milligramm-Millimetern in der Sekunde	Autor
Diptera	<i>Musca domestica</i>						330			Marey
	"						330 – 396			Landois
	<i>Musca vomitoria</i>						330 – 352			"
	"	70 (D)					142 (D)		10.10 ⁴ (D)	Axenfeld
	<i>Musca domestica</i>						185 (D)			"
	"	15	27	0,055	18	7,2				Prochnow
	<i>Sarcophagacarnaria</i>						161 (D)			Axenfeld
	<i>Volucella spec.</i>	235	633	(0,039)	(27)		179 (D)	4,078	0,28.10 ⁴ (D)	"
	<i>Laphria gibbosa</i>	400	168	0,24	4,13	17				Prochnow
	<i>Syrphus ribesii</i>						396			Landois
	<i>Eristalis tenax</i>						352			"
	<i>Haematopota pluvial.</i>						247			"
	<i>Rhyngia rostrata</i>						352			"
	<i>Culex annulatus</i>						594			"
	<i>Culex pipiens</i>						594			"
	"	4	11	0,038	26	5,1				Prochnow
	<i>Tibulidae</i> (fixiert)						44 – 73			Voß
	<i>Culex spec.</i> (fixiert)						248 – 295			"
	" (frei)						278 – 307			"
	<i>Leptis</i> (fixiert)						122 – 126			"
	<i>Musca domestica</i> (fixiert)						115 – 167			"
	" (frei)						180 – 197			"
	" <i>vomitoria</i> (fixiert)						155			"
	" (frei)						161 – 185			"
	<i>Eristalis tenax</i> (fixiert)						177 – 188			"
	" (frei)						177 – 193			"
	<i>Syrphus vitripennis</i> (fixiert)						139 – 170			"
	" (frei)						131, 134			"
Ordo-naten	<i>Libellula</i>						28			Marey
	<i>Aeschna</i>						22			Axenfeld
	<i>Agria puella</i> ♂	25	220	(0,012)	84,6	22				v. Lendenfeld
	<i>Calopteryx virgo</i> ♂	100	1112	(0,009)	111,2	33				"
	<i>Libellula vulgata</i> ♂	150	728	(0,021)	48,5	28,5				"
	<i>Calopteryx virgo</i> ♀	200	1394	(0,014)	69,7	37				"
	<i>Cordulia aenea</i> ♂	240	1048	(0,023)	43,7	35				"
	<i>Libellula quadrimaculata</i> ♂	290	1108	(0,026)	38,2	37				"
	<i>Libellula cancellata</i> ♂	440	1408	(0,031)	32,0	42				"
	" <i>depressa</i> ♂	600	1332	(0,045)	22,2	39				"
Ortho- ptera Coleo- ptera	" <i>cancellata</i> ♀	620	1456	(0,043)	23,5	41				"
	<i>Aeschna cyanea</i> ♂	920	2290	(0,040)	24,9	53				"
	<i>Decticus verrucivorus</i> ♂	2650	1298	0,21	4,9					"
	<i>Coccinella bipunctata</i> (fixiert)						75 – 91			Voß
	<i>Rhagonycha melanura</i> (fixiert)						69 – 87			"
	<i>Capsus Schach</i> (fixiert)						100 – 109			"
	<i>Thyphlocyba</i> (fixiert)						123			"

Bemerkungen: Die in Klammern beigefügten Werte sind durch Rechnung ergänzt.
 — Ein D in der Klammer hinter einem Werte kennzeichnet ihn als Durchschnittswert.

Die Flächenbelastung schwankt bei Insekten zwischen weiten Grenzen. Große Tagfalter mit 4—7 mg auf das Quadratcentimeter oder 40—70 g auf das Quadratmeter dürften nahe an der unteren Grenze stehen; Hummeln und Wespen mit 260 mg/qcm oder 2,6 kg/qm nahe an der oberen. Unsere Motor-Drachenflieger, heute kurz „Flugmaschinen“ genannt, haben eine weit höhere Flächenbelastung, nämlich etwa 25 bis 50 kg/qm.

Der reziproke Wert der Flächenbelastung, den wir „Gewichtsverteilung“ nennen wollen, gibt an, wieviel Fläche (in qcm) für ein Gewicht von 1 g zur Verfügung steht. Entsprechend den obigen Werten haben die Tagfalter bis 30 qm für das Kilogramm, Wespen nur 0,3 qm für das Kilogramm.

Die in der Tabelle an einigen Stellen angegebene Leistung der Insekten zeigt interessante Werte — z. B. für *Musca vomitoria* auf 70 mg rund 100000 mg/mm, das sind auf 1 kg rund $1\frac{1}{2}$ mkg Leistung, also verhältnismäßig mehr als ein kräftiger Mensch bei höchster Anstrengung ganz kurze Zeit hindurch leisten kann. An die Flugzeugmotorenleistung von etwa 30 bis 75 mkg auf ein Kilogramm Motorgewicht reichen diese Leistungen allerdings auch nicht angenähert heran.

Bei verschieden großen, geometrisch ähnlichen fliegenden Tieren verhalten sich die Flügelflächen wie die Quadrate der Längsdimensionen, die Gewichte jedoch wie die Massen oder Volumina, d. h. wie die Kuben der Längen. Um daher die Körperverhältnisse und Flugfähigkeiten besser vergleichen zu können, haben Müllenhoff, Axenfeld und andere Werte ermittelt, die diese verschiedenen Verhältnisse berücksichtigen. So können die Werte von $a^{1/2}:p^{1/2}$, worin a den Flächeninhalt der Flügel, p das Körpergewicht des Insekts bedeute, oder von Ausdrücken, die diesem proportional sind, als Zahlen der Gewichtsverteilung unter Berücksichtigung der Körpergröße angegeben werden. Doch besteht natürlich keine Proportionalität dieser Zahlen zur Flugfähigkeit. Nur als Maße des Segelvermögens können diese Zahlen im allgemeinen dienen. Die Flugfähigkeit ist nicht selten größer, wenn der Wert der relativen Gewichtsverteilung klein ist (z. B. bei *Protoparce convolvuli* im Gegensatz zu Tagfaltern). Der Grund dafür liegt in der höheren Entwicklung der Körpermuskulatur. Überhaupt ist die Flugleistung im allgemeinen größer, wenn die Flügel klein und die Flugmuskulatur stark und schneller Kontraktionen fähig ist — ähnlich als wenn die Flugzeugtechnik starke Motore mit kleinen Tragflächen verbindet.

Die oben gegebene Übersicht über die Flügelformen zeigt die größten Extreme, die sich unter fliegenden Insekten finden. Dennoch ist eine Ähnlichkeit in großen Zügen auch hier unverkennbar. Ein Vergleich verschieden großer, gleich guter Flieger — z. B. Mücke, Fliege, Biene, Hornisse, Schwärmer — zeigt, daß Flieger verschiedener Größe als im ganzen geometrisch ähnlich angesehen werden können. Die Flächenbelastung ist also bei großen Fliegern größer als bei kleinen. Trotzdem brauchen große Flieger nicht so viel Flügelschwingungen auszuführen wie kleine. [Vgl. hierzu die damit übereinstimmenden Befunde von v. Lendenfeld (1881) und die ganz gegenteilige Auffassung von A. Pütter (1912).]

Fluggeschwindigkeiten sind von Demoll (1918) bei vielen Insekten bestimmt worden. Die folgende Tafel stellt einen Auszug seiner Ergebnisse dar:

	Geschwindigkeit in m/sek.
Schwärmer	bis 15
<i>Tabanus bovinus</i> ¹	bis 14
<i>Agrion</i>	bis 14 (normal 1—2)
<i>Libellula depressa</i>	bis 10 (normal 4)
Mistkäfer	7
<i>Bombus</i>	3—5
Honigbiene ♂	3,7 (Abflug)
Schwalbenschwanz	3,5—4
Maikäfer	2,2—3
Schlammfliege u. Schmeißfliege	2,7
Stubenfliege	2,0—2,3
Weißling	1,8—2,3
<i>Vespa germanica</i>	1,8
Hosenbiene	1,8
<i>Phryganea striata</i>	1,2
<i>Agelastica alni</i>	0,9
Perlenaug	0,6

Diesen Werten stehen Geschwindigkeiten fliegender Vögel von etwa 10—18 m/sek. und Flugzeuggeschwindigkeiten von 30—60 m/sek. gegenüber.

Gute Flieger unter den Insekten erreichen bedeutende Flugleistungen. Wanderheuschrecken sind bei Windstille 300 km vom Festlande auf Schiffe niedergefallen; die in den Tropen verbreitete Art *Pantalea flavescens* wurde 900 Meilen vom australischen Kontinent auf freiem Ozean beobachtet. Vom Oleanderschwärmer muß angenommen werden, daß er von den Küsten des Mittelmeeres nach Norddeutschland, ja sogar bis nach Riga, etwa 1200 km von seiner Heimat nach Norden fliegt (vgl. Zschokke 1919).

Auf Grund der Ergebnisse von Demoll hat W. Hoff (1919) die in der Theorie des Flugzeugbaus übliche Betrachtungsweise auf die Flugverhältnisse bei Vögeln und Insekten angewandt. Er geht von der von Prandtl für den Auftrieb A eines mit der Tragfläche F qm ausgestatteten mit v m Geschwindigkeit fliegenden Flugzeugs aufgestellten Formel

$$A = c_a \frac{\gamma}{2g} \cdot F \cdot v^2$$

aus, worin γ die Luftdichte in kg/m³, g die Schwerkbeschleunigung und c_a den Vergleichswert des Auftrieb liefernden Luftwiderstandes bedeutet und stellt folgende Tafel aus den Ergebnissen Demolls zusammen:

Name	Gewicht A (g)	Fläche F (qcm)	Fluggeschwin- digkeit v m/sek.	Flächen- belastung A : F kg/m ²	v ² im Mittel	c _a
Spatzen	27	134	12—15	2,01	180	0,179
Mistkäfer	0,9039	5,90	7	1,525	49	0,498
Honigbiene	0,0670	0,90	3,7	0,745	13,7	0,871
Schwalbenschwanz	0,2350	16,90	3,5—4	0,139	14,0	0,159
Maikäfer	0,6668	8,15	2,2—3	0,820	6,75	0,195
Schlammfliege	0,0882	0,66	2,7	1,335	7,30	2,930
Schmeißfliege	0,0650	1,18	2,7	0,550	7,30	1,205
Stubenfliege	0,0115	0,31	2,0—2,3	0,371	4,62	1,285
Weißling	0,1000	15,80		0,0632		0,242 ¹⁾
„	0,0818	9,78	1,8—2,3	0,0837	4,20 ¹⁾	0,318 ¹⁾

¹⁾ Berichtigt P.

Abgesehen von dem Wert von c_a für die Schlammfliege, den Hoff als fehlerhaft vermutet, stimmen die Auftriebswerte des Luftwiderstandes bei Vögeln und Insekten durchaus mit denen überein, die im Flugzeugbau gelten, so daß Hoff schließt, daß die Insekten ihre Flügel ärodynamisch in ähnlicher Weise ausnutzen wie die Vögel und Flugzeuge. Ja, er glaubt daraus folgern zu sollen, „daß es ungerechtfertigt ist, derartig grundsätzliche Unterschiede zwischen Insekten-, Vogel- und Flugzeugflug gelten zu lassen, wie sie Demoll zwischen den beiden ersten aufbaut“.

Darauf ist einzuwenden, daß die rohe Übereinstimmung zwischen den Auftriebswerten des Luftwiderstandes doch weiter nichts besagt, als daß in den so sehr verschiedenen Fällen des Drachenflugs, des Segelflugs und des Ruderflugs im großen und ganzen ähnliche Leistungen erzielt werden, indem, was in einem Falle an Wirkungsgrad erreicht ist, im anderen Falle durch erhöhte Antriebskraft oder größere Tragflächen ausgeglichen erscheint, so daß die verschiedenen Typen überhaupt fliegen können. Weiter ist die Prandtl'sche Formel zunächst nur für Flächen gedacht, die durch die Luft nach Art einer Drachenfläche bewegt werden — nicht aber für die ganz anderen Verhältnisse beim Flügelschlag.

So werden nur die wesentlichen Unterschiede verdunkelt und wir kommen vom Wege der Erforschung des Insektenfluges ab, den wir eben erst in den Hauptteilen überschauen (vgl. Voß 1913 u. 1914).

Literaturverzeichnis.

- Amans, P. G. Comparaisons des organes du vol dans la série animale. Annales des sciences naturelles. Zool. sér. 6, Tom. XIX. p. 9—222. Paris 1885.
- Axenfeld, David. Locomozione aerea degli insetti. Bollettino della R. Accademia Medica di Roma IV—V. Roma 1911.
- Bellesme, Jousset de. Recherches expérimentales sur les fonctions du balancier chez les Insectes Diptères. Paris 1878.
- Sur une fonction de direction dans le vol des insectes. Comptes rendus. 89. 1879. S. 980—983.
- Bull, Lucien. Mécanisme du mouvement de l'aile des insectes. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris 1904. S. 590—592.
- Recherches sur le vol de l'insecte. Comptes rendus de l'Académie des sciences. 149. Paris 1909, 2. S. 942—944.
- Sur les inclinaisons du voile de l'aile de l'insecte pendant le vol. Comptes rendus de l'Académie des sciences. 150. Paris 1910, 1. S. 120—131.
- La chronophotographie des mouvements rapides. Travaux de l'Association de l'Institut Marey. Vol. II. Paris 1910.
- Demoll, Reinhard. Der Flug der Insekten und der Vögel. Jena 1918.
- Hesse, R. Tierbau und Tierleben. Bd. I. Berlin und Leipzig 1910.
- Hoernes, Hermann. Buch des Fluges. I. Bd. Wien 1911.
- Hoff, Wilhelm. Der Flug der Insekten und der Vögel. Die Naturwissenschaften VII. S. 159. Berlin 1919.
- Janet, Charles. Sur le mécanisme du vol chez les insectes. Extraits des comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. 15. Paris 1899.
- Kolbe, H. J. Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
- Landois, H. Tierstimmen. Freiburg im Breisgau 1874.
- von Lendenfeld, Robert. Der Flug der Libellen. Sitzgsber. d. K. Akademie d. Wissenschaften. Wien. Mathem.-Naturwiss. Klasse 1881. I. Abt.
- Demonstration von Photographien fliegender Insekten. Verh. d. Ges. Deutsch. Nat. u. Ärzte. 74. Vers. zu Karlsbad. 2. 1. 1903. S. 157—159.
- Beitrag zum Studium des Fluges der Insekten mit Hilfe der Momentphotographie. Biol. Zentralblatt. 23. 1903. S. 227—232.

- Marey. Mémoires sur le vol des insectes et des oiseaux. Annales des sciences naturelles. Zool. Paris 1869.
- Müllenhoff, Karl. Die Größe der Flugflächen. Pflügers Archiv XXXV. Bonn 1884. S. 407—453.
- Die Größe der Flugarbeit. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. 36, oder Zs. d. V. z. Förd. d. Luftschiffahrt. Bd. 4. 1885.
- von Osten-Sacken, C. R. An Essay of comparative Chaetotaxy or the arrangement of characteristic bristles of Diptera. Trans. Ent. Soc. London 1884. S. 497—517.
- Poujade, G. A. Note sur les attitudes des Insectes pendant le vol. Ann. Soc. Ent. France 1884. 6. Sér. T. 4. S. 197—200. 1 Tfl.
- Prochnow, Oskar. Die Lautapparate der Insekten. Intern. Ent. Zeitschrift, Guben oder Berlin 1907.
- Pütter, August. Die Entwicklung des Tierfluges. Denkschrift der „Ila“ zu Frankfurt a. M. Bd. 1. 1909.
- Tierflug. Handwörterbuch der Naturwissenschaften. I. Bd. Jena 1912. S. 1094 bis 1103.
- Stellwaag, Friedrich. Bau und Mechanik des Flugapparates der Biene. Zs. f. wiss. Zoologie. Bd. XCV. S. 518—550. Leipzig 1910.
- Mechanik des Tierfluges. Umschau. Frankfurt a. M. u. Leipzig 1913. Nr. 2.
- Der Flugapparat der Lamellicornier. Zs. f. wiss. Zoologie. Bd. CVIII. S. 359—429. Leipzig 1914.
- Wie steuern die Insekten während des Fluges? Biol. Zentralbl. Bd. XXXVI, S. 30—44. Leipzig 1916.
- Voß, Friedrich. Über den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenks und dessen Bewegung. Teil 1—4. Zs. f. wiss. Zoologie. Bd. 78. Leipzig 1905.
- Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. Verh. d. Deutschen Zool. Ges. Bremen. S. 113—142. 1913.
- Vergl. Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten. 2 Abh. Verh. d. Deutschen Zool. Ges. Freiburg i. B. S. 59—90. 1914.
- Waase, Karl Otto. Die Flugorgane der Insekten. Mikrokosmos III. 1909/10. H. 11. S. 216—220.
- Wachsmuth, R. Kinematographische Aufnahmen eines Tierfluges. Denkschrift der „Ila“. Frankfurt a. M. 1911. Bd. 11. S. 113—118.
- Weinland, E. Über die Schwinger (Halteren) der Dipteren. Zs. f. wiss. Zool. 1890. 51. Bd. S. 55—166. 5 Tfln.
- Zsckokke, F. Der Flug der Tiere. Berlin (J. Springer) 1919.

Berichtigung.

S. 555, Fig. 21. Die Lotrichtung verläuft von rechts nach links.

Zehntes Kapitel.

Embryogenese der Insekten.

Von Prof. Dr. Jan Hirschler,

Direktor d. Zoologischen Instituts a. d. Jan Kazimierz-Universität in Lwów (Lemberg).

Inhaltsangabe.

	Seite
Einleitung	571
I. Eifurchung und Geschlechtszellenentwicklung	572
1. Eier mit rein superfizieller Furchung	573
2. Eier mit kombinierter Furchung, totaler und superfizieller	597
3. Eier mit rein totaler Furchung	603
4. Genese der Geschlechtszellen	607
II. Entwicklung des Keimstreifens und der Embryonalhüllen	620
1. Arten, bei denen es zur Entwicklung beider Embryonalhüllen kommt	621
2. Arten, bei denen es nur zur Entwicklung der Serosa kommt	630
3. Arten, bei denen es nur zur Entwicklung des Amnions kommt	636
4. Arten, bei denen keine Embryonalhüllen entwickelt werden	638
5. Die Entwicklung der Dorsalorgane und das Endsichsal der Embryonalhüllen	639
6. Betrachtungen über die phyletische Genese der Embryonalhüllen	650
III. Entwicklung des unteren Blattes und des Darmes	660
1. Die Entwicklungsarten des unteren Blattes	661
2. Die Gliederung des unteren Blattes	672
3. Die Entwicklung des Vorder- und Enddarmes und ihre Beziehung zum unteren Blatte	677
4. Die Entwicklung des Mitteldarmes	689
5. Die Beziehung der Eifurchung und der Entwicklung des unteren Blattes zur Keimblättertheorie	704
IV. Blastokinese und Entwicklung der äußeren Segmentierung des Keimstreifens	728
1. Die Blastokinese des Keimstreifens	728
2. Die Entwicklung der äußeren Segmentierung und der äußeren Körperanhänge des Keimstreifens	743
V. Entwicklung der ektodermalen Organe	763
1. Die Entwicklung des Nervensystems	764
2. Die Entwicklung des Endoskelets	774
3. Die Entwicklung der Tracheen und Oenocyten	776
VI. Segmentierung des Mesoderms und Entwicklung der mesodermalen Organe	779
1. Die Entwicklung der Mesodermsegmente und der mesodermalen Organanlagen	780
2. Die Entwicklung des Rücken- und Kopfblutgefäßes	788
3. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane	796
VII. Nutritive Einrichtungen des Insektenembryos	812
Literaturverzeichnis	818

Einleitung.

Die embryonale Entwicklung eines Tierorganismus kann, wie bekannt, auf zweierlei Weise dargestellt werden: Man kann entweder die einzelnen Stadien ihrer natürlichen Reihe nach, wie sie durch ihr steigendes Alter geschaffen ist, in ihren Bestandteilen beschreiben und die Entwicklung des Embryos als eines Ganzen in den Vordergrund stellen, oder man kann die einzelnen Bestandteile des Embryos, d. h. seine primären und sekundären Organe in ihrem ganzen Entwicklungslauf verfolgen und die Entwicklung des ganzen Embryos nur als einen orientierenden Untergrund gebrauchen. Sowohl das eine wie auch das zweite Vorgehen hat gewisse Vor- und Nachteile: Wenn wir die Entwicklung eines Tieres „stadienweise“ behandeln, so gewinnen wir einen klaren Aufschluß über den Synchronismus und Heterochronismus, wie auch über das Topographische der Einzelvorgänge, während die Entwicklung des einzelnen Organes in Fragmenten vorgeführt wird, die sie ihrer natürlichen Kontinuität mehr oder weniger berauben. Behandeln wir dagegen die Entwicklung eines Organismus „organweise“, so gewinnen wir einen guten Überblick auf den ganzen Entwicklungslauf einzelner Bestandteile (Organe), verlieren dagegen gewissermaßen aus dem Auge den Syn- und Heterochronismus wie auch das Topographische der Einzelvorgänge, die in ihrer Gesamtheit die Entwicklung des ganzen Embryos ausmachen. Angesichts dessen haben wir unserer Darstellung keines von den beiden Prinzipien ausschließlich zugrunde gelegt, sondern wir stellten bei der Behandlung einzelner Fragen einmal das eine, das andere Mal das andere Vorgehen in den Vordergrund abhängig davon, welches von ihnen uns in einem gegebenen Falle praktischer und lehrreicher erschien.

Bei der Behandlung der früheren Entwicklungsvorgänge überwog bei uns das stadienweise Vorgehen, welches hier leicht anzuwenden ist, weil die Heterogenität und Differenzierung der entsprechenden Stadien noch eine geringe ist; da nun in diesen Stadien der Bauplan angelegt wird, durch welchen die weitere Entwicklung des Insektenkörpers beherrscht und beeinflußt wird, so schien uns hier angezeigt die Entwicklung in ihrer Ganzheit im Auge zu behalten, welches Vorgehen uns eben einen guten Überblick auf den genannten Bauplan geben kann.

In diesem allgemeinen Bauplane glauben wir, worüber eingehender in den folgenden Kapiteln gehandelt wird, drei Entwicklungstendenzen unterscheiden zu können, die phyletisch verschiedenen Alters sind und von denen die älteste nur in einer mehr oder weniger rudimentären Form erhalten blieb; sie stammt wahrscheinlich von den früheren Insektenvorfahren (den Anneliden) und ist als eine Konsequenz der totalen Eifurchung zu betrachten, die den Eiern dieser Vorfahren eigen war; sie findet ihren Ausdruck in dem Zurückbleiben eines Teiles der Furchungskerne (-zellen) im Eiinnern. Diese Entwicklungstendenz wurde hernach durch die zweit älteste bedeutend verwischt, die eine Folge des Dotterreichtums und des centrolecitalen Eibaues ist, welche die älteren Tracheaten erworben haben, und morphologisch äußert sie sich uns in der superfiziellen Eifurchung. Und schließlich schon bei den Insekten wurde diese Tendenz durch eine dritte und jüngste gewissermaßen verunreinigt, die sich dadurch kund gibt, daß am Aufbau des Insektenkörpers, verschieden wie bei den Myriopoden,

nur ein geringer Bruchteil des Oberflächenepithels (des sog. Blastoderms) beteiligt ist, was seiner Entwicklung manche Züge aufprägt, denen wir bei anderen Tiergruppen als Folge des telolecitalen Eibaues und der discoidalen Furchung begegnen.

Für die späteren Entwicklungsvorgänge, welche hauptsächlich organogenetische sind und als eine Ausarbeitung des allgemeinen Bauplanes in seine Details zu betrachten wären, haben wir das „organweise“ Vorgehen angewendet, welches uns die Entwicklung einzelner Organe in zusammenhängender Form vorzuführen erlaubt, während eine „stadienweise“ Beschreibung angesichts des hohen Differenzierungsgrades älterer Stadien praktisch nur schwer durchzuführen wäre; von diesem Prinzip wurde hier nur soviel Gebrauch gemacht, daß kurz auf die zeitlichen und räumlichen Beziehungen des betreffenden Entwicklungsvorganges zu den anderen hingewiesen wurde.

Die noch immer bewegten Zeiten brachten es mit sich, daß es mir unmöglich war, diese und jene Arbeit im Originale nachzulesen und ich mich manchmal mit Referaten begnügen mußte. Dieselben Ursachen riefen auch eine gewisse Stockung in der Herausgabe von Fachbibliographien hervor, was möglicherweise ein Übersehen einer neueren Publikation zur Folge hatte. Sofern dies geschehen sein sollte, mögen mich die angeführten Gründe rechtfertigen. —

I. Eifurchung und Geschlechtszellenentwicklung.

Die frühesten Entwicklungsvorgänge, die sich im Insektenei abspielen, bezeichnen wir allgemein als Furchung, was sowohl aus methodischen wie auch historischen Gründen berechtigt ist; wir wollen nämlich durch diese Bezeichnung ausdrücken, daß diese Vorgänge den frühesten Entwicklungsvorgängen anderer Tiereier gleichwertig und homolog sind, obwohl sie von jenen mehr oder weniger in ihrem Verlaufe abweichen. Historisch ist aber diese Bezeichnung deswegen berechtigt, weil wir die frühesten Entwicklungsvorgänge in der tierischen Eizelle zuerst als Furchung erkannten, obwohl es sich später herausstellte, daß diese Vorgänge nur mehr oder weniger dem Begriffe „Furchung“ entsprechen, indem es sich eigentlich um Eiteilung und Zellenbildung handelt.

Die vergleichende Embryologie der Tiere unterrichtet uns darüber, daß die Art, nach welcher die Furchung der Eizelle verläuft, im großen und ganzen, durch den Bau und die innere Organisation jener bestimmt wird, was in den meisten Fällen auch für das Insektenei zutrifft; dieses ist gewöhnlich mit einer großen Menge von Nahrungsdotter beladen und wird demgemäß als dotterreich bezeichnet, während dotterarme, resp. „dotterlose“ Eier nur bei einer geringen Anzahl von Insektenarten angetroffen werden. Die dotterreichen Insekten-eier gehören dem zentrolezitalen Eitypus an und ihre Furchung ist eine partielle und rein superficielle, die dotterarmen zeigen uns dagegen eine rein totale Furchung. Außer diesen beiden Furchungstypen läßt sich bei den Insekten in einigen Fällen auch ein kombinierter, vermittelnder Typus nachweisen, in welchem totale und superficielle Furchung nebeneinander vorkommen.

Die Regel von der Abhängigkeit des Furchungstypus vom Eitypus kennt auch bezüglich der Insekteneier ihre Ausnahmen, indem

Fälle bekannt sind, in welchen äußerst dotterarme Eier eine rein superficielle, während ziemlich dotterreiche Eier keine rein superficielle Furchung durchmachen.

Bei einer Reihe von Insektenarten verläuft die Entwicklung der Geschlechtszellen gleichzeitig mit den Furchungsvorgängen, weswegen wir die Genese dieser Zellen, im Anschluß an die Furchungsvorgänge, in diesem Kapitel behandeln werden.

1. Eier mit rein superficieller Furchung.

Rein superficielle Furchung kommt in den meisten Fällen dotterreichen Insekteneiern zu, ist uns aber auch aus der Entwicklung äußerst dotterarmer oder auch „dotterloser“ Insekteneier (Platygastridae, Aphidae, Hemimerus) ausnahmsweise bekannt. An den dotterreichen Insekteneiern sind ungezwungen zwei Regionen zu unterscheiden, nämlich eine zentrale und eine periphere. In der zentralen Eiregion überwiegt der Nahrungsdotter an Masse stark über den Bildungsdotter; es erscheint uns hier ersterer in Form von größeren und kleineren Kugeln und Schollen, die allgemein unter dem Namen Dotterkugeln bekannt sind und die die mächtige Eiweißreserve des Insekteneies darstellen, mit welcher auch Fett- und Lipoidreserven in Form von Kugel- und Stranggebilden vermischt sind. Zwischen diesen Dotter- und Fettkugeln finden wir hier den Bildungsdotter nur als ein zartes Retikulum ausgesponnen, welches um den Eikern herum mächtiger entwickelt ist und den sog. Plasmatoplasmahof des Eikernes bildet (Fig. 1). Diese dotterreiche Zentralregion ist allseits durch die periphere umgeben, die uns an der Oberfläche des Eies als eine Schicht

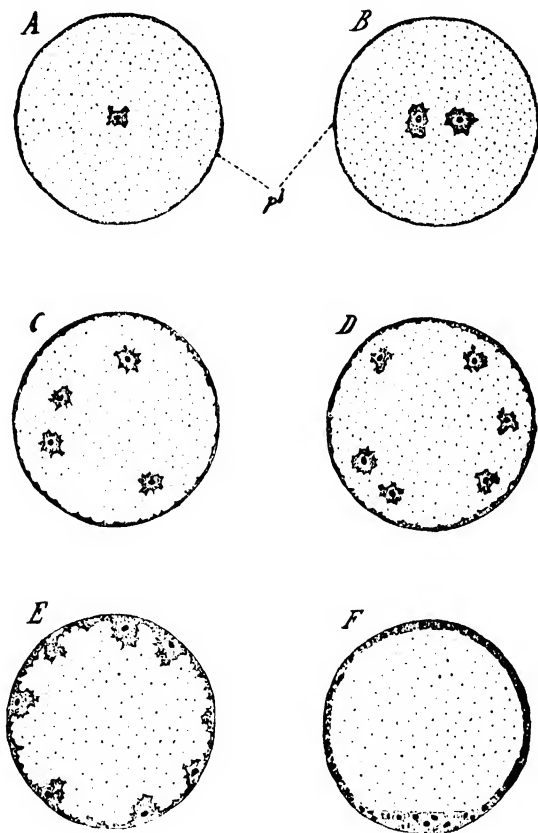


Fig. 1.

Campodea staphylinus, Furchung an Durchschnitten, schematisch. A Durchschnitt durch ein Ei mit einem, B mit 2, C mit 16, D mit 32, E mit 64 Furchungskernen, von denen nur einige im Schnitte enthalten sind; F späteres Stadium mit ausgebildetem Oberflächenepithel und einer Verdickung desselben, an welcher die Keimblätterbildung erfolgt; pl Keimhautblastem (aus Korschelt und Heider nach Uzel).

erscheint, die fast ausschließlich aus Bildungsdotter (Protoplasma sensu stricto) aufgebaut ist und unter der Weissmann'schen Bezeichnung als Keimhautblastem bekannt ist; sie entsendet gegen das Eiinnere zarte Plasmastränge, die mit dem zentralen Reticulum zusammenhängen, wodurch die Kontinuität des gesamten Bildungsdotters hergestellt ist. Aus diesem gegenseitigen Lageverhältnisse des Bildungsdotters zum Nahrungsdotter ergibt sich eben die Zugehörigkeit des dotterreichen Insekteneies zum zentrolecitalen Eitypus.

Die Dicke des Keimhautblastems unterliegt in der Insektenwelt einer großen Variabilität, so daß man von Eiern mit dickem und von Eiern mit dünnem Keimhautblastem sprechen kann, welchen sich eine Reihe von Fällen zugesellt, wo ein Keimhautblastem, im Sinne einer deutlich ausdifferenzierten Eiregion, nicht aufgefunden wurde. Das Keimhautblastem ist im allgemeinen eine weit verbreitete Erscheinung; so wurde es nämlich bei den Vertretern der Coleopteren (Heider: *Hydrophilus*, Wheeler: *Doryphora*, Nusbaum: *Meloë*, Lecaillon: *Clythra*, Hirschler: *Donacia*, Saling: *Tenebrio*, Blunck: *Dytiscus*), der Dipteren (Weismann: *Chironomus*, *Musca*, Escherich und Noack: *Calliphora*, Kahle: *Miastor*), der Hymenopteren (Grassi: *Apis*, Strindberg: *Formica*, *Camponotus*), der Dermapteren

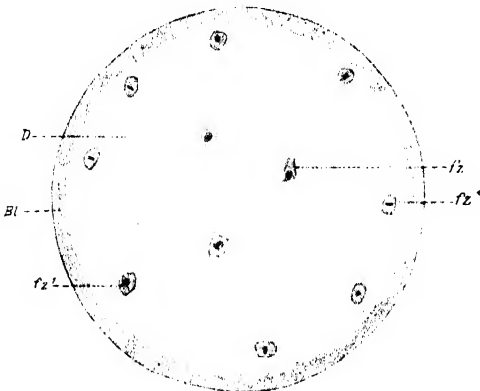


Fig. 2.

Forficula. Querschnitt durch ein Ei, welches in Furchung begriffen ist. *D* Dotter, *Bl* Keimhautblastem; *fz*¹ Furchungszellen, welche an die Eioberfläche emporsteigen, *fz* Furchungszellen, welche im Dotter zurückbleiben (nach Heymons).

(Heymons: *Forficula*), der Isopteren (Strindberg: *Eutermes*), der Lepidopteren (Graber: *Pieris* u. a.) und der Apterygoten (Uzel: *Cam-podea*) beschrieben, soll aber, wie schon bemerkt wurde, bei einer Anzahl von Insekten fehlen und zwar bei den Orthopterengattungen *Blatta* (Heymons), *Phyllodromia* (Heymons), *Gryllus* (Heymons), *Gryllotalpa* (Weismann, Korotneff, Heymons), *Oecanthus* (Ayers), *Agrion* (Brandt) und bei den Hymenopterengattungen *Rhodites* (Weismann), *Biorrhiza* (Weismann), *Chalicodoma* (Carrière u. Bürger). Das Fehlen eines Keimhautblastems soll uns, nach Hey-

mons, der sich auf seine Orthopterenstudien stützt, den ursprünglicheren Zustand darstellen, während die Anwesenheit eines Keimhautblastems als eine Neuerwerbung der höheren Pterygoten zu betrachten ist. Demgegenüber wäre zu bemerken, daß die Hymenopteren, die den phyletisch jüngeren Pterygoten zugezählt werden, bei manchen Arten auch eines Keimhautblastems entbehren, während ein solches, obwohl schwach entwickelt, bei den phyletisch alten Apterygoten gelegentlich (*Cam-podea*) (Fig. 1) zur Entwicklung gelangt, was darauf hinweist, daß die Frage nach der Anwesenheit resp. Abwesenheit des Keimhautblastems einstweilen wenigstens noch nicht eindeutig phylogenetisch zu verwerten ist.

Wenn von dickeren und dünneren Keimhautblastemen gesprochen wird, so ist damit ihre relative Dicke, also ihre Dicke im Verhältnisse zu den Dimensionen des Eies gedacht. Als Vertreter derjenigen Insektenarten, die ein besonders dickes Keimhautblastem besitzen, können *Forficula* (nach Heymons, Fig. 2), wie auch manche Musciden (Fig. 3), z. B. *Musca vomitoria* (nach Blochmann), genannt werden,

während als Beispiel, welches uns ein dünnes Keimhautblastem zeigt, das *Dytiscus*-Ei (nach Blunck, Fig. 4) anzuführen ist.

Für eine große Anzahl von Insektenarten wurde ein dünnes, homogenes Häutchen beschrieben, welches dem Keimhautblastem von außen aufliegt und unter dem Na-

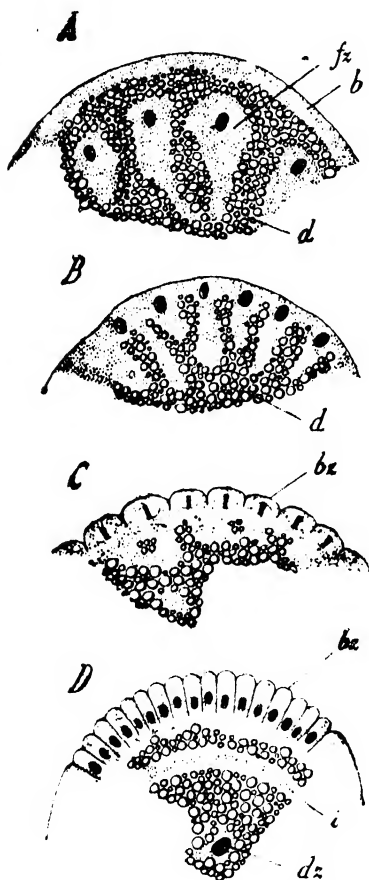


Fig. 3.

Musca, Fragmente von Querschnitten durch Eier, die in Furchung begriffen sind. A-D Stadien steigenden Alters; b Keimhautblastem; bz Zellen des Oberflächenepithels, d Dotter, dz Dotterzelle; fz an die Oberfläche des Eies emporsteigende Furchungszellen; i sog. inneres Keimhautblastem (aus Korschelt u. Heider nach Blochmann).

dankt, ist bei manchen Insekten ausnahmsweise ziemlich dick und dann deutlich wahrzunehmen, wie z. B. auf Fig. 4. Nun wurde aber neuerdings seitens Strindberg behauptet, daß bei den Termiten und Ameisen keine Membrana vitellina vorhanden ist, und die Meinung ausgesprochen, daß das Keimhautblastem mit der Membr. vitellina identisch ist. Dieser Anschauung ist entgegenzuhalten, daß sie auf

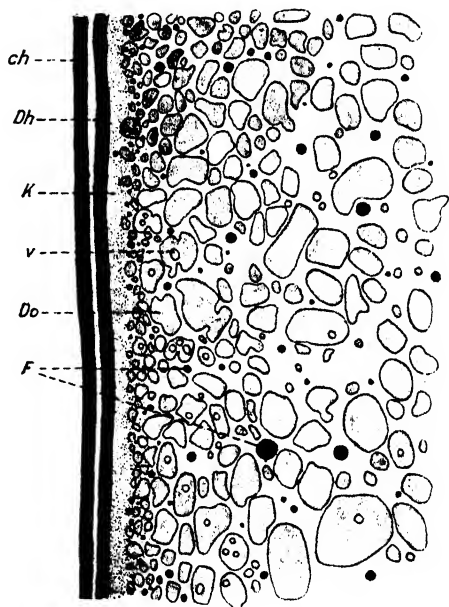


Fig. 4.

Dytiscus, Fragment von einem Sagittalschnitte durch ein Ei; ch Chorion, Dh membrana vitellina, K Keimhautblastem; Do Dotterschollen, F Fettkugeln (nach Blunck).

men Membrana vitellina bekannt ist. Dieses Häutchen, welches seine Entstehung der Eizelle ver-

keine Allgemeingültigkeit rechnen kann; denn in vielen Fällen wurde über dem Keimhautblastem noch ein Dotterhäutchen nachgewiesen, so daß sein Fehlen bei manchen Arten eher als Ausnahme zu betrachten ist.

Der eigentliche Furchungsvorgang wird durch die Teilung des Eikernes eingeleitet; auf diese Weise entsteht meist ein zweikerniges und durch wiederholte Teilungen dieser Kerne ein vielkerniges Stadium, wobei eine Blastomerenbildung nicht zustande kommt und uns somit der junge Insektenembryo eine vielkernige Zelle darstellt. Die Furchungskerne liegen meist sämtlich im Dotter, sind mit einer dickeren Schicht von Bildungsdotter, den sog. Plasmahöfen umgeben und zeigen in den meisten Fällen, nach unserem heutigen Wissen, keine bestimmte Anordnung (Fig. 2 und Fig. 5), wodurch die ganze Ent-

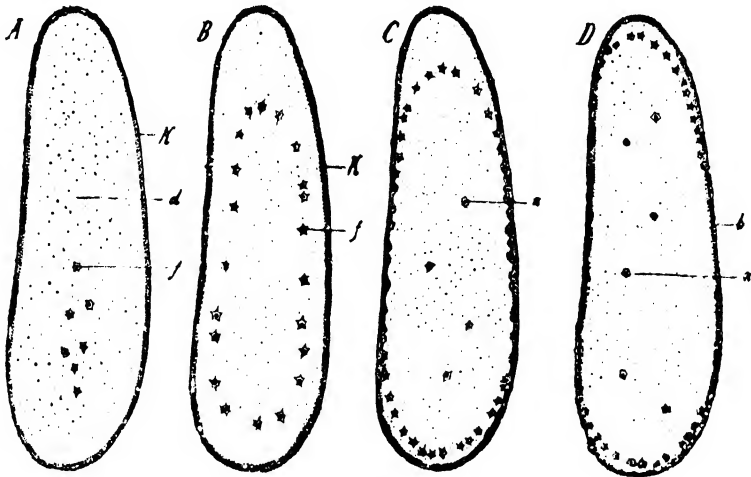


Fig. 5.

Hydrophilus, Sagittalschnitte durch Eier. A-D Stadien steigenden Alters; K Keimhautblastem; d Dotter, f Furchungszelle, z Dotterzelle, b Zelle des Oberflächenepithels (aus Korschelt u. Heider nach Heider).

wicklung des Insekteneies dem indeterminierten Entwicklungstypus zu entsprechen scheint. Durch weitere Teilungen wird die Zahl der Furchungskerne allmählich vermehrt, und ihr Verhalten gestaltet sich bei den Insekten in älteren Entwicklungsstadien auf zweierlei Weise: In manchen und zwar in den meisten Fällen bleibt ein Teil der Furchungskerne im Dotter zurück, während ein anderer gegen die Eioberfläche wandert und sich hier im Keimhautblastem einlagert; daneben sind uns aber auch Fälle bekannt, in welchen sämtliche Furchungskerne die Eioberfläche erreichen und die zentrale Nahrungsdottermasse vorübergehend kernfrei erscheint.

Das erstere Verhalten, welches seitens Heymons trefflich als intravitelline Sonderung bezeichnet wurde, stellt uns in vielen Insekteneiern den ersten Differenzierungsvorgang dar. Fig. 5, welche uns diesen Differenzierungsvorgang bei *Hydrophilus* (nach Heider) veranschaulicht, läßt folgendes erkennen: Aus dem Stadium A, in welchem sämtliche Furchungskerne unregelmäßig im Dotter verstreut liegen, geht der Embryo in das Stadium B über, in welchem die Dotterkerne kranzförmig angeordnet sind, und von diesem in das Stadium C,

in welchem der genannte Differenzierungsvorgang stattgefunden hat; ein Teil der Kerne liegt hier im Eizentrum, ein anderer dagegen hat die Eioberfläche schon erreicht oder ist im Begriffe, sie zu erreichen. Ein ähnliches Bild ist auch auf Fig. 6 (nach Strindberg) zu sehen, die uns einen Medianschnitt durch ein *Formica*-Ei darstellt: Ein Teil der Furchungskerne liegt kranzförmig eingeordnet mehr oder weniger nahe der Eioberfläche, während einige Furchungskerne im Eiinnern zurückgeblieben sind. Die kranzförmig angeordneten Furchungskerne zeigen uns hier kometenartige Plasmahöfe, deren Schwänze gegen den Dotter gerichtet sind, was wohl darauf hinweist, daß der wandernde Furchungskern auch seinen Plasmahof gegen die Eioberfläche mit-schleppt und daß er in diesem ganzen wandernden Gebilde das aktive Element darstellt. Dieses Verhältnis des Furchungskernes zu seinem Plasmahofe ergibt sich auch aufs deutlichste aus Fig. 3, die uns ein Schnittfragment durch ein *Musca*-Ei darstellt: Wir sehen hier (Stadium A) vier Furchungskerne, die exzentrisch und zwar gegen die Eioberfläche verschoben, in ihren Plasmahöfen gelegen sind, während letztere gegen das Eiinnere schwanzförmige Auswüchse entsenden, eine Erscheinung, die aus dem vorher genannten mechanischen Verhältnisse der Furchungskerne zu ihren Plasmahöfen zu erklären ist. Handelt es sich dagegen um Eier, bei denen kein Keimhautblastem vorhanden ist, so wird dieses erst inselweise durch die Furchungskerne angelegt, indem ihre Plasmahöfe dieser Bildungsdotterschicht ihren Anfang geben.



Fig. 6.

Formica, Sagittalschnitt durch ein in Furchung begriffenes Ei (nach Strindberg).

Während nun in den meisten Fällen, wenn es sich um dotterreiche Eier handelt, nämlich bei den Coleopteren, Lepidopteren, Dipteren, manchen Orthopteren und Hymenopteren und auch bei manchen Apterygoten (Heymons, Uzel: *Lepisma*; Heymons: *Machilis*), eine intravitelline Sonderung, wie sie eben geschildert wurde, vorhanden ist, kennen wir eine Reihe von Insektenarten, welche auch dotterreiche Eier besitzen, bei welchen aber sämtliche Furchungskerne an die Eioberfläche gelangen. Dieses Verhalten wurde bei *Gryllotalpa* (Heymons, Korotneff), bei *Mantis* (Giardina), *Neophylax* (Patten) und bei der apterygoten *Campodea* (Uzel) festgestellt. Fig. 1 gibt uns über dieses Verhalten der Furchungskerne einen näheren Aufschluß. Wir sehen, daß hier sämtliche Furchungskerne mit-samt ihren sternförmigen Plasmahöfen (sternförmige Plasmahöfe wurden auch bei intravitelliner Sonderung beobachtet) gegen die Eioberfläche wandern, wobei sich hernach die Plasmahöfe mit dem Keimhautblastem vereinigen, wodurch der Dotter (vorübergehend) vollkommen kernfrei geworden ist.

Nachdem wir nun einen Teil der Furchungsvorgänge und zwar ihre frühesten Stadien, bei den dotterreichen Eiern kennen gelernt haben, wenden wir uns den dotterarmen, resp. „dotterlosen“ Eiern zu. Diesem Eitypus gehören neben anderen die sich parthenogenetisch entwickelnden Sommereier der Aphiden an, welche mir aus eigener Erfahrung bei den Arten *Aphis rosae* und *Rhopalosiphum nymphaeae*

bekannt sind. Die ausgereifte Eizelle besitzt an ihrer Oberfläche ein verhältnismäßig dickes Keimhautblastem (Fig. 7), welches entweder in sich den Eikern beherbergt oder gegen das Innere dünne Plasmafortsätze entsendet, die mit dem den Eikern enthaltenden Plasmahofe zusammenhängen. Im Einnern sind hier überhaupt gar keine Dotterkugeln vorhanden, so daß die Räume, die zwischen dem Plasmareticulum gelegen sind, nach Sublimat- und Carnoyfixierung

ganz wie leer aussehen. Der Verlauf der Furchung scheint hier von der Lage des Eikernes abzuhängen, indem man zweikernige Stadien trifft, in denen entweder beide Furchungskerne im Keimhautblastem oder peripher zu liegen kommen, oder solche, in denen ein Furchungskern peripher, der andere dagegen zentral gelagert ist. Diesen beiden Varianten begegnen wir auch in älteren Stadien, in welchen vier, acht oder auch mehr Furchungskerne vorhanden sind (Fig. 7). Auf Grund dieser Bilder bin ich nun der Ansicht, daß diejenigen Furchungsstadien, in welchen sämtliche Kerne an der Eioberfläche gelegen sind, von solchen Eiern abstammen, bei welchen der Eikern schon eine nämliche

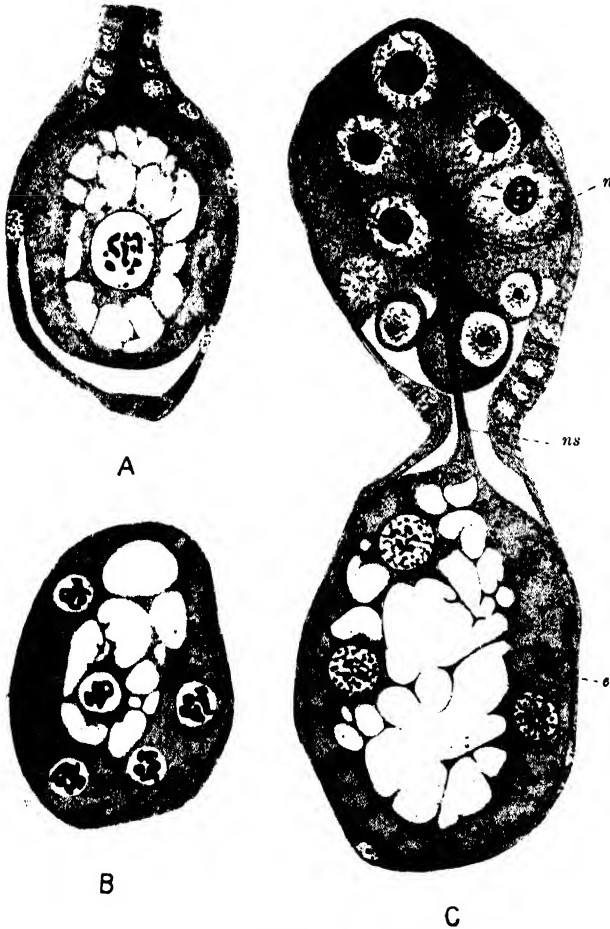


Fig. 7.

Rhopalosiphum, A Eizelle im Eifollikel, B junges Furchungsstadium, C junger in Furchung begriffener Embryo mittels dem Nährstrange mit den Nährzellen verbunden. n Nährzellen; ns Nährstrang; e Embryo (nach Hirschler).

Lage hatte, während diejenigen Furchungsstadien, in welchen ein Teil der Kerne im Innern zu finden ist, von Eiern abstammen, in welchen schon der Eikern eine zentrale Lage hatte; wir hätten somit im letzteren Falle mit einer intravitellinen Sonderung zu tun, während wir sie im ersteren Falle entbehren, wobei beide Varianten in ein und derselben Art (*Rhopalosiphum nymphaeae*) vorkommen. Diese Variabilität der Furchungsvorgänge ist hier dadurch begünstigt, daß

die Eier im allgemeinen klein sind, wodurch die Kernwanderung, inwiefern eine solche (wie im Falle einer intravitellinen Sonderung) vorkommt, aufs Minimum reduziert ist.

Eine andere Insektengruppe, bei welcher im dotterarmen Ei eine rein superficielle Furchung beschrieben wurde, stellen uns nach den Untersuchungen vornehmlich Marchal's die *Platygastridae* dar. Bei *Synopeas rhanis* unterliegt bloß der Eikern einer Teilung, woraus ein zwei und hernach ein vierkerniges Stadium entsteht; während der weiteren Entwicklung wandern sämtliche Kerne, die den Embryo aufbauen, an die Eioberfläche, an welcher sich die Furchen einschneiden, während das Eiinnere ungefurcht bleibt und eine kleine Menge Dotter beherbergt. Eine intravitelline Sonderung findet hier also nicht statt. Ähnlich gestalten sich die Verhältnisse auch bei *Platygaster ornatus*; im jüngsten Stadium, welches Marchal angetroffen hat, findet er acht Furchungskerne im Eiplasma gelegen, ein Beweis, daß die Furchung zuerst nur auf Kernteilung beruht; hernach wandern sämtliche Furchungskerne an die Eiperipherie, an welcher es zur Entwicklung von Furchen kommt, indem das Eiinnere durch ein dotter-

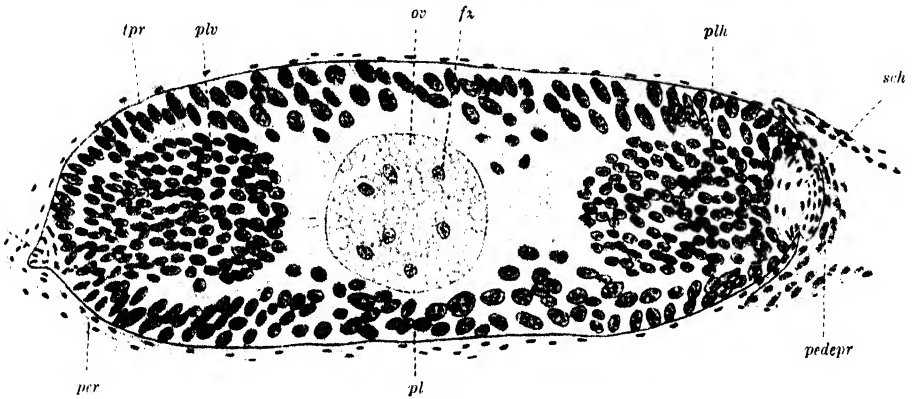


Fig. 8.

Hemimerus, Sagittalschnitt durch ein Eifollikel. *tpv* Tunica propria, *plv* vordere, *plh* hintere mütterliche Placentarmasse; *ov* Ei in Furchung begriffen, *fz* Furchungszelle, *sch* Verschlußscheibe; *pedepr* Epithelverdickung des Pedunculus; *per* Tunica peritonealis; *pl* Follikel-epithel in Placentargewebe umgewandelt (nach Heymons).

artiges Gerinsel erfüllt ist. Es kommt also auch hier zu keiner intravitellinen Sonderung.

Ein dritter Fall, in welchem ein „dotterloses“ Ei keine totale Furchung durchmacht, ist uns, nach der Darstellung Heymons', in der Entwicklung einer auf der afrikanischen Hamsterratte (*Cricetomys*) schmarotzenden Dermaptäre *Hemimerus talpoides* gegeben. Über die Furchung dieses Eies schreibt Heymons folgendes: „In Fig. 8 ist ein Schnitt durch ein . . . in Furchung begriffenes Ei abgebildet . . . Die meisten Furchungskerne nehmen eine periphere Lage ein, einige wenige sind dem Eizentrum etwas genähert. In Größe und Form konnte ich keine nennenswerten Unterschiede zwischen den verschiedenen Furchungskernen bemerken. Die Zahl der an die Peripherie gelangten Kerne ist besonders groß an der einen Seite des Eies . . . Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die dort gelegenen Furchungskerne . . . den eigentlichen . . . Keim bilden. Die mehr in der Nähe des

Eizentrums gelegenen Kerne gehören dagegen den embryonalen Trophozyten an. Von einer Beschreibung der weiteren Vorgänge bei der Furchung muß ich Abstand nehmen . . .“; (das Material war nämlich zu lückenhaft). Dieser Darstellung ist zu entnehmen, daß bei *Hemimerus* Heymons eine intravitelline Sonderung plausibel erscheint. Auf Grund dieser Angaben, die sich auf dotterarme und dotterlose Eier mit superfizieller Furchung beziehen, kommen wir nun zum Schlusse, daß sich hier, ebenso wie bei den dotterreichen Eiern, das Verhalten der Furchungskerne zweifach gestaltet, indem in manchen Fällen eine intravitelline Sonderung vorhanden (eine Vari-

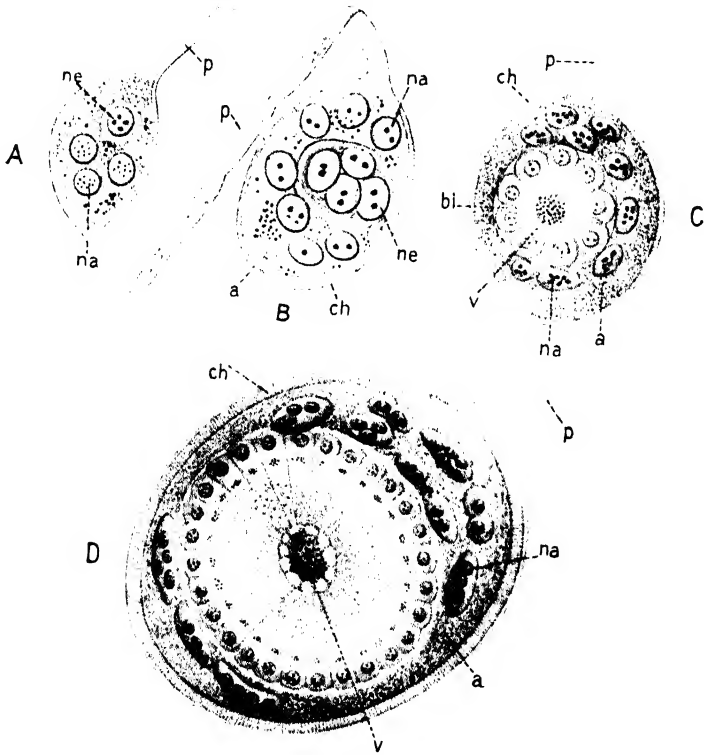


Fig. 9.

Synopeus, Schnitte durch Furchungsstadien steigenden Alters (A—D). *p* „pedicle“ des Eies; *ch* Chorion, *ne* Embryonalzelle; *na* Amnionkern; *a* Amnion; *bl* Zellen des Oberflächenepithels; *v* unsegmentierte Zentralmasse (nach Marchal).

ante der Aphiden-Furchung, *Hemimerus*), während sie in anderen Fällen (zweite Variante der Aphiden-Furchung, *Platygastridae*) nicht zu beobachten ist.

Nachdem wir nun die frühesten Furchungsvorgänge kennen gelernt haben, wollen wir uns der Frage nach der Differenzierung der frühesten Furchungsprodukte zuwenden. Einen von diesen Differenzierungsvorgängen haben wir schon besprochen; er liegt uns in der intravitellinen Sonderung vor, die bei den meisten Insekten erst in Stadien zu erkennen ist, in welchen die Furchungskerne schon bedeutend an Zahl zugenommen haben; in solchen Stadien kommt es bei manchen Insekten zur Differenzierung der Geschlechtszellen, die wir

aber einstweilen beiseite lassen, um uns damit in einem besonderen Kapitel zu beschäftigen und hier nur auf diejenigen Differenzierungen einzugehen, die im Bereiche der somatischen Elemente beobachtet wurden. Für diese Frage liegt uns einstweilen nur eine ganz geringe Zahl von Tatsachen vor, indem bei den meisten Insekten die ersten Furchungsvorgänge einen indeterminierten Verlauf haben sollen. Aus der älteren Literatur sind hier vor allem die Angaben Weißmann's (1882) hervorzuheben, die sich auf die Furchung zweier Gallwespen (*Rhodites* und *Biorhiza*) beziehen. Bei diesen Arten sind schon die zwei ersten Furchungskerne in bezug auf ihre Lage und ihr weiteres Benehmen determiniert. Beide liegen im Dotter, der eine in der Nähe des vorderen, der zweite in der Nähe des hinteren Eipoles. Sämtliche Kerne, die dem ersteren entstammen, bleiben im Dotter ohne sich an die Eioberfläche zu begeben, während sämtliche Ab-

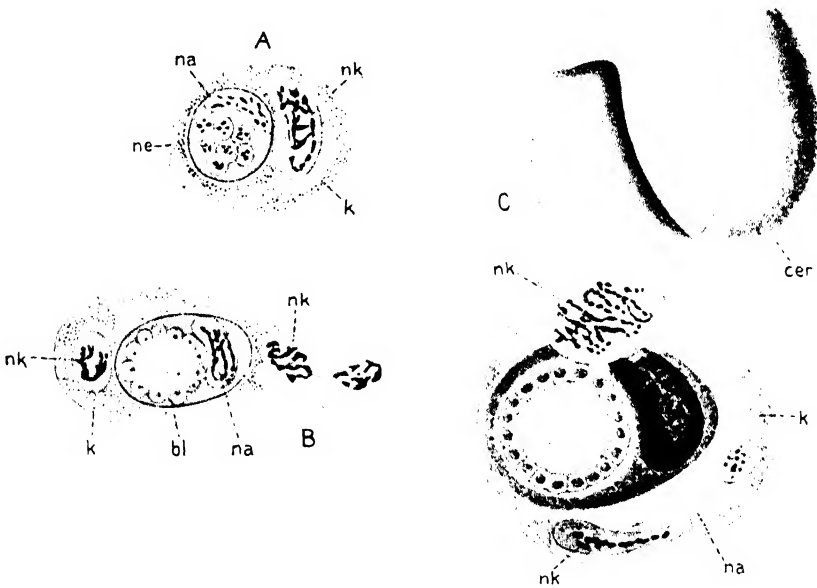


Fig. 10.

Platygaster, Schnitte durch Furchungsstadien steigenden Alters (A—C). na Amnion; ne Embryonalzellen; bl Zellen des Oberflächenepithels; k Cyste; nk Cystenkern; cer Gehirn des Gastwirts (*Cecidomyia renophila*) (nach Marchal).

kömlinge des zweiten an der Eioberfläche Platz nehmen. Die intravitelline Sonderung ist also in diesem Falle schon im zweikernigen Stadium determiniert. Weitere wertvolle Tatsachen für diese Frage geben dann die Untersuchungen Marchal's an *Platygasteriden*-Eiern ab. Bei *Synopeas rhanis* kommt es schon im vierkernigen Furchungsstadium zu einer Differenzierung (Fig. 9), die darauf beruht, daß sich um einen Furchungskern herum ein helles Protoplasma ansammelt, sich hernach vom übrigen Plasma abfurcht und uns als einkernige Zelle die Anlage des künftigen Embryos darstellt, während das übrige Plasma mit den in ihm gelegenen drei Furchungskernen zur Anlage des künftigen Amnions wird. Das weitere Verhalten beider Bestandteile ergibt sich aus den Figuren: Wir sehen, daß sich der Kern im

Bereiche des embryonalen Plasmas teilt, und dasselbe machen auch die im amnionalen Plasma gelegenen Kerne; hernach wandern die embryonalen Kerne, was schon vorher gesagt wurde, an die Eioberfläche, und es kommt hier zur Entwicklung von Furchen, während das amnionale Plasma auch seine Dimensionen vergrößert und gleichzeitig damit kernreicher wird. Ähnliche Verhältnisse, wie bei *Synopeas* wurden seitens Marchal auch bei *Platygaster ornatus* beobachtet. Im achtkernigen Furchungsstadium (Fig. 10) begegnen wir hier einem besonders großen Kerne, welcher die Anlage des Amnions darstellt, während sich aus den sieben kleineren Kernen die Kerne des embryonalen Körpers entwickeln. Das weitere Verhalten beider Bestandteile zeigt eine große Ähnlichkeit zu demjenigen bei *Synopeas* und ergibt sich aus der Fig. 10; es kommt hier nur noch, schon frühe, zur Entwicklung einer Cyste, die nach Marchal aus den Zellen des Wirtstieres aufgebaut ist. Die Entwicklung des Amnions bei *Synopeas* erinnert an die Entstehung des Trophamnios bei *Ageniaspis* (Silvestri); nach der Darstellung Marchal's handelt es sich aber bei *Synopeas* um ein Furchungsprodukt, während der Trophamnios (was später eingehend geschildert ist) einen riesenförmigen Richtungskörper darstellt.

Eine weitere Frage, die uns bei der Besprechung der ersten Furchungsvorgänge interessieren muß, ist die nach dem Teilungsmodus der Furchungskerne und nach dem zeitlichen Verhältnisse der einzelnen Kernteilungen. Wheeler gibt für *Phyllodromia* an, daß die Furchungsteilungen durchwegs auf amitotischem Wege verlaufen, und dasselbe behaupten für die Lepidopteren Schwartz und Schwangart. Strindberg ist geneigt, eine amitotische Teilung für das sich furchende *Eutermes*-Ei anzunehmen; und er weist auf die lappenförmigen Furchungskerne, die Lecaillon bei Coleopteren und Schwartz bei Lepidopteren beobachtet haben, hin, die seiner Ansicht nach eine solche Deutung der mikroskopischen Bilder berechtigen. Demgegenüber konnte Heymons sowohl bei *Forficula*, wie auch bei *Gryllus* und *Phyllodromia* (gegen Wheeler) ausschließlich mitotische Teilung während der Furchungsvorgänge feststellen, welches Verhalten auch dem *Miastor*-Ei, nach der Darstellung Kahle's, und dem Ameisenei nach Strindberg eigen ist. Für das sich furchende Sommer-ei der Aphiden, wie auch für das *Musca*-Ei, kann ich angeben, daß in ihnen ausschließlich mitotische Teilung wahrzunehmen ist. Es wäre überhaupt, wie uns scheint, etwas befremdend, wenn wir für die Furchung mancher Insekteneier eine amitotische Teilung annehmen wollten und zwar deswegen, weil die Furchungsteilungen doch bei allen anderen Tiergruppen nur auf mitotischem Wege verlaufen; amitotische Teilung kann durch knappes Aneinanderliegen zweier Kerne vorgetäuscht werden, während lappenförmiges Aussehen der Furchungskerne vielleicht auf eine etwas mangelhafte Konservierung oder Kernwanderung zurückzuführen ist.

Eine bestimmte Orientierung der Kernspindeln in den jüngsten Furchungsstadien wurde, so viel ich weiß, bislang nicht beobachtet. Ähnlich ungenau sind wir darüber unterrichtet, ob die Furchungsteilungen synchron oder heterochron verlaufen. Bei *Miastor* (Kahle) verlaufen die ersten Teilungen synchron, wonach Heterochronie eintritt. Strindberg berichtet, daß er im Ameisenei gleichzeitig oft 50 Teilungsspindeln beobachten konnte. Beim Studium der

Aphidenentwicklung (Sommerei) habe ich dieser Frage eingehender meine Aufmerksamkeit gewidmet. Es ließ sich hier feststellen, daß die zweite und dritte Furchungsteilung an den zwei, respective an den vier Eikernen synchron verläuft, während in den älteren Entwicklungsstadien schon eine ziemlich große Variabilität im Verhalten der Furchungskerne zu beobachten ist. Fig. 11 A stellt uns einen Schnitt durch ein achtkerniges Furchungsstadium dar; neben sieben Ruhekernen, von denen im Bilde vier zu sehen sind, tritt hier ein Kern auf, der in Teilung begriffen ist und sich im Asterstadium befindet. Dieser Kern eilt in seiner vierten Furchungsteilung anderen Furchungskernen bedeutend voran. Daneben kann man aber ebenso oft achtkernige Entwicklungsstadien auffinden, in welchen sämtliche Kerne ihre Teilung durchmachen und sich sogar streng in derselben Mitosenphase befinden. Diesen Fall haben wir in Fig. 11 B abgebildet; wir sehen hier fünf (die drei übrigen sind in den Nachbarschnitten gelegen) Mitosen, die uns alle Asterstadien darstellen. In den älteren Furchungs-

stadien wird Teilungsheterochronie zur Regel, wobei in gleich-älteren Stadien sich das Zahlenverhältnis der Mitosen zu den Ruhekernen sehr verschieden gestaltet, was der Entwicklung einen indeterminierten Charakter aufprägt. Um der Frage nach dem zeitlichen Verhältnisse der Furchungsteilungen noch an einer anderen Art nachzugehen, seien hier die Angaben Heymons' betreffs des *Forficula*-Eies ange-

führt: In Stadien, in welchen ein Teil der Furchungskerne unter dem Keimhautblastem liegt, während ein anderer im Dotterinnern zurückgeblieben ist, finden wir die ersteren sämtlich in Teilung begriffen, wobei die Kernspindeln tangential orientiert sind, während letztere uns als Ruhekerne erscheinen; beiderlei Kerne weisen hier also verschiedene physiologische Zustände auf.

Nachdem wir nun eine Reihe von Einzelheiten, die sich auf die frühesten Furchungsstadien beziehen, kennen gelernt haben, wenden wir uns dem weiteren Verhalten derjenigen Furchungskerne zu, die die Eioberfläche erreichten. Dieses Verhalten ist besonders gut an Musciden-Eiern zu studieren, die ein dickes Keimhautblastem besitzen. Wir sehen hier (Fig. 3 B) an der Eioberfläche, in annähernd gleichen Abständen, die Furchungskerne im Keimhautblastem gelegen, welche sich hernach (C) mitotisch teilen und ihre Spindeln tangential zur Eioberfläche orientieren, wodurch sie an Zahl bedeutend zunehmen. Nachdem ihre Zahl im Keimhautblastem schon ziemlich stark zugenommen hat, bemerkt man an der Eioberfläche deutliche Einkern-

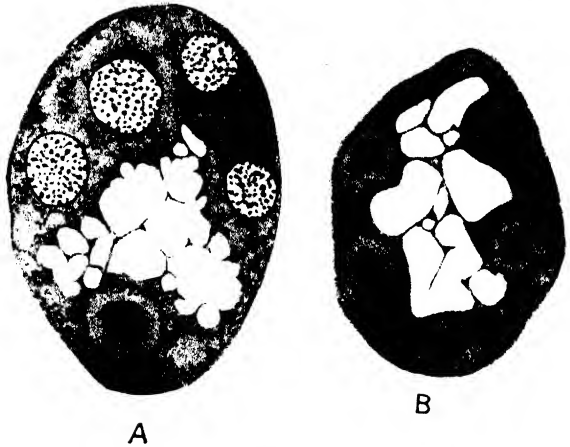


Fig. 11.
Rhopalosiphum. A u. B junge Furchungsstadien
(nach Hirschler).

bungen, die uns die Anlagen der superfiziellen Furchen darstellen. Indem die Furchen, die zwischen zwei Kernen gelegen sind, tiefer in das Keimhautblastem einschneiden, kommt es an der Eioberfläche (Stadium D) zur Entwicklung der Blastomeren, die eine epithelartige Anordnung aufweisen und einstweilen noch nicht gegen den Dotter abgegrenzt sind. Erst etwas hernach erfolgt die genannte Abgrenzung, wodurch ein echtes Epithel hergestellt ist. Dieses Epithel wird in der Literatur verschieden (Blastoderm, Ektoderm) bezeichnet, was davon kommt, daß sein morphologischer Wert strittig ist; da wir nun die Frage nach seinem morphologischen Werte in einem besonderen Kapitel behandeln und einstweilen nichts voraussagen wollen, nennen wir es kurzweg Oberflächenepithel. Inwiefern es sich um eine Art handelt, bei welcher ein Teil der Furchungskerne im Dotter zurückgeblieben ist, hat die intravitelline Sonderung durch die Entwicklung dieses Oberflächenepithels ihren Abschluß erfahren. Von nun an bezeichnet man die im Dotter gelegenen Kerne allgemein als Dotterzellen, obwohl ihnen die Bezeichnung Dotterkerne vielleicht mehr entsprechen würde.

Die Entwicklung des Oberflächenepithels zeigt bei verschiedenen Insektenarten eine Reihe von Besonderheiten, auf die demnächst einzugehen ist: Bei manchen Arten, z. B. bei *Forficula*, nach Heymons, erscheint es annähernd gleichzeitig an der ganzen Eioberfläche, während es bei anderen Arten zuerst in einer bestimmten Region entwickelt wird und von hier aus allmählich auf der ganzen Eioberfläche auftaucht. Welcher Entwicklungsmodus im Gange ist, hängt von der Gestalt des Eies, wie auch von der Lage der Furchungskerne ab. Bei kugelförmigen oder leicht ovalen Eiern (z. B. *Forficula*, *Campodea*) erscheint es gewöhnlich gleichzeitig an der ganzen Eioberfläche, während es in länglichen Eiern gewöhnlich an verschiedenen Stellen der Eioberfläche zu verschiedenen Zeiten entwickelt wird (z. B. bei *Hydrophilus* Fig. 5).

Solch' längliche Eier besitzt z. B. eine Reihe von Colepterenarten, bei welchen die Entwicklung des Oberflächenepithels folgendermaßen verläuft: Bei *Hydrophilus* (Heider), *Doryphora* (Wheeler), *Tenebrio* (Saling), *Lina*, *Clythra*, *Gastrophysa* und *Agelastica* (Lecaillon) entwickelt sich das Oberflächenepithel zuerst in der mittleren (äquatorialen, wenn wir uns den vorderen und hinteren Eipol mittels einer Achse verbunden denken) Eiregion und greift von hier auf die beiden Eipole über, während es sich bei *Meloe* (Nusbaum) zuerst in der Nähe des hinteren Eipols anlegen soll, um von hier aus die ganze Eioberfläche einzunehmen. Die Entwicklung des Oberflächenepithels verläuft bei *Donacia* (Hirschler) folgender Art: „Zuerst entwickelt es sich an der Ventralseite in der Äquatorialzone, später verbreitet es sich längs der Ventralseite bis an die beiden Pole und erscheint gleichzeitig auch in den seitlichen und dorsalen Partien der Äquatorialzone, zuletzt aber kommt es zum Vorschein an der Dorsalseite in der Nähe beider Pole.“

Bei den Orthopteren hat die Entwicklung des Oberflächenepithels (nach Heymons) folgenden Verlauf: Bei *Gryllus* und *Periplaneta* beginnt seine Bildung am hinteren Pole und setzt sich von dort nach vorn fort. Die Epithelzellen liegen anfangs in weiten Abständen voneinander und senden pseudopodienartige Fortsätze aus, die sich auf der Oberfläche des Eies ausbreiten. Bei *Gryllotalpa* ent-

wickelt sich das Oberflächenepithel nur an der Ventralseite des Eies und läßt die ganze Dorsalseite des Eies unbedeckt, wodurch die Furchung hier einer discoidalen nahe kommt. Bezüglich der Hymenopteren seien hier folgende Beispiele erwähnt: Bei *Chalicodoma* erscheint das Oberflächenepithel (nach Carrière) zuerst in der mittleren Region des Eies, zunächst am vorderen und zuletzt am hinteren Eipole. Für *Formica* gibt Strindberg an, daß die Furchungskerne zuerst die Eioberfläche in der Vorderhälfte des Eies erreichen, wo sie eine gürtelförmige Zone nahe am Vorderpol einnehmen. „Der Vorderpol und die Hinterhälfte des Eies sind somit noch nicht von Kernen bedeckt. Dies findet erst allmählich statt, zuerst am Vorderpol und dann über den Rest der Eioberfläche . . .“ Bei *Vespa* (Strindberg) soll das Oberflächenepithel zuerst am micropylaren Pole erscheinen und erst hernach in den übrigen Teilen der Eioberfläche auftauchen. Ähnlich wie bei *Gryllotalpa* kommt es auch bei den Strepsipteren (nach Hoffmann) zur Entwicklung des Oberflächenepithels nicht an der ganzen Eioberfläche, indem ein Eipol unbedeckt von ihm bleibt (Fig. 12).

Bezüglich des inneren Baues der Zellen, aus denen das Oberflächenepithel zusammengesetzt ist, können bei den Insekten zwei Haupttypen unterschieden werden, nämlich Oberflächenepithel, dessen Zellen schon von Anfange an nur aus Bildungsdotter bestehen, und Oberflächenepithel, dessen Zellen in ihrem Plasma kleinere Dotterkugeln enthalten. Der erste Fall kommt den meisten Insekten zu, während der zweite nur bei einigen Arten beobachtet wurde, wobei seine Genese darauf zurückzuführen ist, daß bei manchen Arten, die von der Eioberfläche einschneidenden Furchen nicht nur das Keimhautblastem in Zellen zerlegen, sondern zentralwärts etwas auch in den Dotter eindringen, wodurch die am oberflächlichsten gelegenen Dotterkugeln im Bereich der Epithelzellen zu liegen kommen. Diese Anwesenheit von Dotterkugeln in den Zellen des Oberflächenepithels konnte ich in den Musciden-Eiern beobachten, während Strindberg ganz ähnliche Verhältnisse im Aneisen-Ei (*Camponotus*, *Myrmica*) angetroffen hat. Bemerkt sei noch dabei, daß die Bezeichnung Oberflächenepithel für die meisten Insekten zutrifft, indem wir an der Eioberfläche einer Schicht von Zellen begegnen, deren Zellgrenzen deutlich zu sehen sind, wofür hauptsächlich das Musciden-Ei als Vorbild anzuführen ist; daneben sind uns aber auch Fälle bekannt, in welchen die Abgrenzung der Zellen nicht so deutlich wahrzunehmen ist, wodurch dann dieses oberflächlich gelegene Gebilde, wie z. B. im Sommerei der Aphiden (Fig. 18), weniger dem Begriffe eines Epithels entspricht. Einen ähnlichen syncytialen Charakter hat dieses Epithel auch in manchen Regionen anderer Insekteneier, worüber bald ausführlicher gehandelt wird.

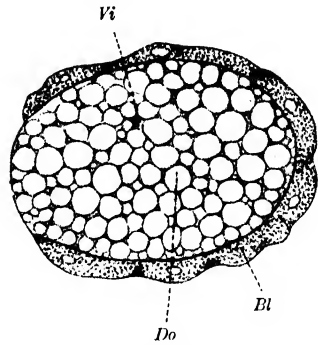


Fig. 12.

Xenos, Stadium mit entwickeltem Oberflächenepithel im Längsschnitte. *Bl* Oberflächenepithel; *Do* Dotter. *Vi* Dotterzelle (nach Hoffmann).

Das frisch angelegte Oberflächenepithel löst nach den einstimmigen Angaben vieler Autoren, die sich auf die Embryogenese verschiedener Arten beziehen, einen gewissen Entwicklungsvorgang aus, der eine Bildung von Dotterzellen zur Folge hat. Dieser Vorgang äußert sich dadurch, daß aus dem Oberflächenepithel einzelne Zellen austreten, sich in den Dotter begeben und dort zu Dotterzellen werden. Dieser Vorgang ist hauptsächlich für diejenigen Insekten wichtig, bei welchen es zu keiner intravitellinen Sonderung kommt, wo also bis zur Entwicklung des Oberflächenepithels keine Dotterzellen vorhanden sind; bei diesen Insekten werden die Dotterzellen eben nur

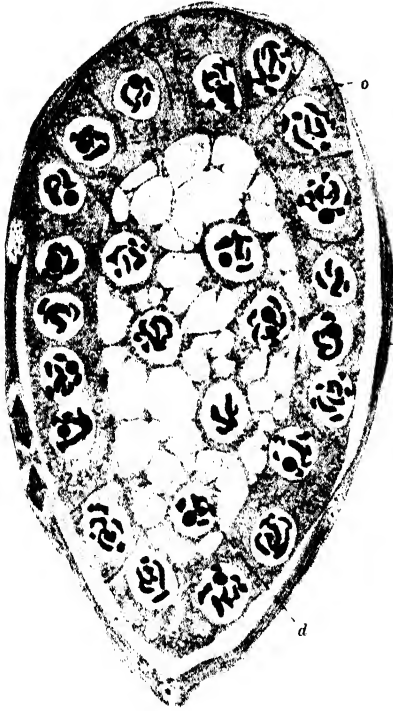


Fig. 13.

Rhopalosiphum, Längsschnitt durch ein Stadium mit entwickeltem Oberflächenepithel. o Oberflächenepithel; d Dotterzellen; f Follikel epithel (nach Hirschler).

durch diesen Vorgang gebildet, und es lassen sich somit bei den Insekten zwei Entwicklungsmodi der Dotterzellen unterscheiden, einer nämlich, der durch die intravitelline Sonderung und ein zweiter, der durch das Auswandern von Zellen aus dem Oberflächenepithel in den Dotter zustandekommt. Bei den meisten Insekten sind beide Entwicklungsmodi vorhanden, während bei manchen Arten (die schon vorher aufgezählt wurden) nur der zweite beobachtet wurde. Ob es daneben auch Arten gibt, bei welchen die Dotterzellen nur nach dem ersten Entwicklungsmodus entstehen, scheint mir einstweilen fraglich zu sein, obwohl eine Reihe älterer Autoren (Bobretzki, Blochmann, Kowalewski, Schmidt) dafür eintritt. Im Zusammenhange mit dem Gesagten ist noch hervorzuheben, daß dieses Einwandern von Epithelzellen in den Dotter nicht mit ähnlichen Vorgängen, nämlich nicht mit der Paracytenbildung zu verwechseln ist, die in älteren Stadien stattfindet, nachdem es schon zur Ausdifferenzierung

der Keimregion im Bereiche des Oberflächenepithels gekommen ist. Das Einwandern von Zellen in den Dotter, um welches es sich hier handelt, wurde vor allem genau seitens Heymons studiert, dessen Angaben folgendermaßen kurz zusammenzufassen sind: Für *Forficula* gibt er an, daß manche Epithelzellen ganz von der Oberfläche abgedrängt werden, ob sie aber zu Dotterzellen werden, scheint ihm fraglich zu sein. Bestimmter drückt er sich dagegen für das *Gryllus*-Ei aus; er hält es nämlich für sehr wahrscheinlich, daß durch Rückwanderung einzelner Epithelzellen die Dotterzellen einen nachträglichen Zuwachs erfahren. „Hierfür spricht die ursprünglich sehr geringe Zahl von im Dotter befindlichen Zellen, welche später dort sehr zahlreiche anzu-

treffen sind.“ Bei *Gryllotalpa* stammen sämtliche Dotterzellen aus dem Oberflächenepithel, aus welchem sich nachträglich Zellen loslösen, was schon vorher richtig seitens Korotneff erkannt war und was Heymons auch für *Periplaneta* annimmt. Aus der neueren Literatur ist herauszugreifen, daß Strindberg bei *Eutermes* im Oberflächenepithel Teilungsspindeln beobachten konnte, die radiär orientiert sind. Aus solchen Mitosen entstehen zwei Kerne, von welchen einer im Epithel zurückbleibt, der zweite dagegen in den Dotter geschoben wird. Für diesen zweiten Kern ist somit anzunehmen, daß er zu einer Dotterzelle wird. Aus den älteren Arbeiten sind hier noch diejenigen Patten's und Giardina's anzuführen, von denen ersterer für *Neophylax* und letzter für *Mantis* eine Einwanderung von Zellen aus dem Oberflächenepithel in den Dotter beobachten konnte. Bevor wir die Frage nach der Herkunft der Dotterzellen aus dem Oberflächenepithel abschließen, möchten wir noch auf eine Äußerung Schwangart's eingehen, die sich auf diese Frage bezieht; auf Grund der Literatur und mit Berufung hauptsächlich auf die Arbeiten Noack's (Musciden), Dickel's (*Apis*) und Will's (*Aphis*) wie auch auf eigene Untersuchungen an Lepidopteren (*Eudromis*) kommt Schwangart zum Schlusse, daß es bei den pterygoten Insekten zwei Typen giebt, inwiefern die genannte Wanderung in Betracht kommt; bei den einen sollen die Zellen nur von einer bestimmten Stelle des Oberflächenepithels in den Dotter einwandern, während bei den anderen dieser Vorgang diffus im Bereiche des ganzen Oberflächenepithels stattfindet. Wir haben, nach Schwangart, in dieser Beziehung „einen . . . schroffen Gegensatz in der Bildungsweise der Dotterzellen. Maßgebend ist dabei, daß Übergänge zwischen diesen beiden Bildungsweisen nicht gefunden sind.“ Gegen diese Schlußfolgerung sprechen aber eben sowohl die Angaben Schwangart's, wie auch die Angaben Dickel's, indem beide Autoren annehmen, daß die Kernanhäufung, die unter der Eioberfläche liegt, nicht im Begriffe ist, in zentripetaler, sondern im Gegenteil in zentrifugaler Richtung zu wandern und dadurch das Oberflächenepithel an einer Stelle zu bilden, an welcher es noch nicht entwickelt ist. Auf Grund dieser Angaben ist es also schwer anzunehmen, daß es bei den Pterygoten einen Typus giebt, der nur durch eine unipolare und lokalisierte Einwanderung von Zellen aus dem Oberflächenepithel in den Dotter charakterisiert ist, wobei auch Dickel gegen eine Unterscheidung von zweierlei Insektentypen eintritt und auf die Untersuchungen Noack's hinweist, welcher bei ein und derselben Art, nämlich bei *Calliphora*, sowohl das lokalisierte wie auch das diffuse Einwandern von Zellen aus der Oberfläche in den Dotter, miteinander kombiniert, beobachten konnte.

Ein weiterer Vorgang, der sich am Oberflächenepithel abspielt und für den Verlauf der Embryogenese von ganz besonderer Bedeutung ist, beruht auf einer Ausdifferenzierung von zwei Regionen, von denen die eine, wenn wir das Ei in toto von der Oberfläche betrachten, ihrer Form nach scheiben- oder streifenförmig erscheint und uns größtenteils die Anlage des eigentlichen Embryos darstellt, während die zweite die erstere allseits umgibt, bloß am Aufbaue der Eihülle des Embryos nicht teilnimmt und die übrige Oberfläche des Eies bedeckt. Beide Regionen des Oberflächenepithels, von denen die erstere aus dem Keim-epithel, die zweite dagegen aus dem Hülleneithel aufgebaut ist, unterscheiden sich von einander sowohl ihrem Bau, wie auch ihren

Dimensionen nach. Die Keimregion nimmt gewöhnlich einen kleineren Teil der Eioberfläche ein, liegt an der Ventralseite des Eies (d. h. an der Seite, an welcher die Bauchseite des entwickelten Embryo gelegen ist) gegen den hinteren Eipol verschoben, und ihr Epithel besteht aus höheren, oft cylinderförmigen Zellen, während die Hüllenregion einen gewöhnlich größeren Teil der Eioberfläche umfaßt und aus mehr oder weniger abgeplatteten Zellen aufgebaut ist; diese Differenzen lassen sich zwischen der Keim- und Hüllenregion, respektive zwischen dem Keim- und Hüllenepithel bei den meisten Insekten wahrnehmen und sie bilden das allgemeinste und wichtigste davon, was durch die genannte Differenzierung des Oberflächenepithels geschaffen wurde.

Die relative Größe der Keimregion oder kurzweg der Keimanlage unterliegt in der Insektenwelt ziemlich bedeutenden Schwankungen. Im großen und ganzen kann man zwei Typen hinsichtlich der Keimanlage unterscheiden; nämlich Arten mit kleiner ventral gelegener und zumeist polar (hinterer Eipol) verschobener Keimanlage, die die Gestalt eines runden oder ovalen Schildchens besitzt, und zweitens Arten mit großen Keimanlagen, die sich auf eine bedeutende Strecke der Eioberfläche verbreiten und sich gewöhnlich nicht nur auf die Ventralseite beschränken. Es wären also, kurz gesagt, kleinkeimige und großkeimige Arten zu unterscheiden, welche Bezeichnungen nicht mit den tany- und brachyblastischen Arten (Graber) zu verwechseln sind (durch die letzteren Termini versuchte nämlich Graber die Insektenkeimstreife nach erfolgtem größten Längenwachstum zu systematisieren). Zu den kleinkeimigen Arten gehören unter den Pterygoten *Oecanthus* (Ayers), *Mantis* (Graber), *Stenobothrus* (Graber), dessen Keimanlage eine sehr eigentümliche Lage am vorderen Eipole aufweist, weiter *Gryllus* (Heymons), *Periplaneta* (Heymons), *Lepidoptera* (Tichomiroff, Graber, Hirschler), gewissermaßen auch *Melolontha* (Graber), *Hydrophilus* (Heider) und *Meloe* (Nusbaum), unter den Apterygoten *Lepisma* (Heymons) und wahrscheinlich auch *Machilis* (Heymons). Dagegen weisen große Keimanlagen folgende Insektenarten auf: *Forficula* (Heymons), *Gryllobatalpa* (Heymons), *Phyllodromia* (Cholodkowsky, Heymons), *Xiphidium* (Wheeler), *Chalicodoma* (Carrière), *Muscidae* (Weismann, Graber), *Doryphora* (Wheeler), *Clythra*, *Chrysomela*, *Agelastica*, *Gastrophysa*, *Lina* (Lecaillon), gewissermaßen *Tenebrio* (Saling), *Donacia* (Hirschler), *Gastroidea* (Hirschler), unter den Apterygoten die *Apterygota anamnia* (Lemoine, Claypole u. a.). Ein fast allgemeines Merkmal für alle großkeimigen Formen ist eine Zonenbildung im Bereiche des Keimepithels (der Keimanlage), die in der Differenzierung einer Mittelplatte und zweier Seitenplatten ihren Ausdruck findet. Auf diese Zonenbildung machte zuerst Wheeler bei *Doryphora* und hernach Heymons bei *Forficula* aufmerksam.

Um die Verhältnisse bei den großkeimigen Insekten näher kennen zu lernen, besprechen wir sie eingehender beispielsweise bei *Forficula*. „Der weiter fortschreitende Teilungsprozeß innerhalb des Oberflächenepithels führt hier (nach Heymons) zu einer ungleichartigen Verdickung desselben. Bei einem 22 Tage alten Ei zeigte es sich, daß zwei Längsstreifen des Eies von zylindrischen Epithelzellen eingenommen werden, die voneinander durch zwei Längsstreifen von kubischen Zellen getrennt sind. Die beiden verdickten, aus zylindrischen Zellen bestehenden Streifen entsprechen den späteren Seitenflächen

des Embryos, welche somit gewissermaßen isoliert von einander angelegt werden und nur am Hinterende in der ventralen Mittellinie ineinander übergehen. Der Querschnitt eines Eies in dem betreffenden Stadium ist in Fig. 14 wiedergegeben. Wie an derselben erkennbar, beginnen jetzt in den Seitenteilen einzelne Zellen sich gegen das Innere vorzuwölben, sie werden birnförmig und schnüren sich ab (*par*). . . . Die Zellen mögen den Namen Paracyten führen, sie gehen später in einem bestimmten Entwicklungsstadium sämtlich zugrunde. . . . Bemerkenswert ist hierbei die Größe der Embryonalanlage, die anfänglich annähernd die gesamte Eioberfläche umspannt und sich erst nach und nach an der Ventralseite zusammenzieht.“

Ähnlich, wie bei dem Vertreter der Dermapteren (*Forficula*), gestalten sich die Verhältnisse auch bei den großkeimigen Orthopteren z. B. bei *Gryllotalpa*. „In etwas fortgeschrittenem Stadium lassen sich hier (nach Heymons) zwei verdickte Zellenstreifen, im Querschnitte, unterscheiden (Fig. 15), die an den lateralen Seiten des Eies sich befinden und . . . durch eine ventrale, verdünnte Epithelschicht weit voneinander getrennt sind. Hinten

konvergieren die beiden Streifen und gehen in eine entsprechend verdickte mediane Epithelpartie über. Letztere umgreift den hinteren Eipol und schiebt sich, wie die Weiterentwicklung lehrt, auf die Dorsalfläche des Eies nach vorn fort.“

Um noch die Vorgänge am Oberflächenepithel eines großkeimigen Vertreters der Coleopteren kennen zu lernen, führen wir die Angaben Hirschler's an, die sich auf das *Donacia*-Ei beziehen: An Stadien, bei welchen es zur Entwicklung des Oberflächenepithels gekommen ist, erkennt man an der Dorsalseite des Eies in der Nähe des vorderen Poles „ein . . . rundliches Feld, welches durch größere und weiter voneinanderliegende Kerne vom übrigen Oberflächenepithel differiert. Dieses Feld erweitert sich in älteren Stadien gegen den vorderen Eipol, je weiter nach vorn, desto breiter wird es, endlich kommen wir zu einem Stadium, wo es kappenartig den vorderen Eipol umgreift, nur aber ganz wenig auf die Ventralseite übergeht. Am übrigen Epithel sind an diesen Stadien keine deutlichen Veränderungen wahrzunehmen, obwohl seine Kerne oft etwas näher zusammengedrückt

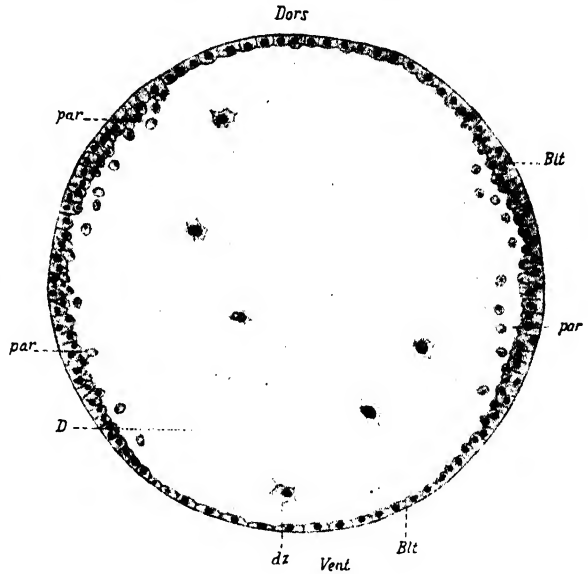


Fig. 14.

Forficula, Querschnitt durch ein Ei, an welchem das Oberflächenepithel beiderseits verdickt ist. *Dors* Dorsalseite des Eies, *Vent* Ventralseite desselben; *par* Paracyten; *D* Dotter; *dz* Dotterzelle; *Blit* Oberflächenepithel (nach Heymons).

erscheinen. Erst am nächstfolgenden Stadium, an welchem das genannte Feld ganz unbedeutend lateralwärts erweitert erscheint, kann man zu beiden Seiten des Eies, etwas ventralwärts, zwei schwach erhobene Wülste erkennen, die auf der Höhe der Äquatorialzone am besten zum Vorschein kommen, nach vorn aber und nach hinten immer undeutlicher werden, um in den circumpolaren Regionen vollkommen zu verschwinden. Dieses Stadium haben wir auf Fig. 16 abgebildet, schematisch ist es auch auf Fig. 17 A dargestellt. Fig. 16 zeigt uns das Ei von seiner rechten Seite, während wir es auf der Fig. 17 A von der linken sehen. Wir erkennen hier (Fig. 17 A) außer der Genitalanlage (die uns später interessieren wird) eine Zone mit größeren und weiter voneinander liegenden Kernen, die den vorderen Eipol umgreift und spitzig gegen die Mitte der Dorsalseite ausläuft (Fig. 17 B, *h*), eine zweite ventrale Zone *m*, die bis fast an den vorderen Eipol reicht und

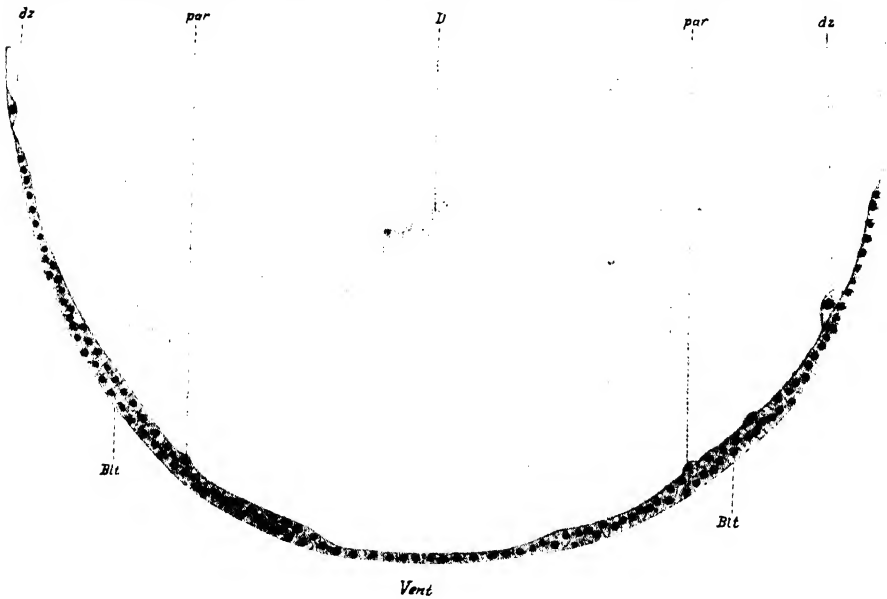


Fig. 15.

Gryllotalpa. Fragment von einem Querschnitte durch ein Ei mit beiderseits verdicktem Oberflächenepithel. *Vent* Ventralseite des Eies; *dz* Dotterzelle; *par* Paracysten; *D* Dotter; *Blt* Oberflächenepithel (nach Heymons).

von beiden Seiten durch die Wülste begrenzt wird, und eine dritte Zone (*s*), die sich dorsal und lateral bis an die Wülste erstreckt, nach hinten aber ohne Grenze in die Ventralzone übergeht.“

Wir haben also schon hier „im Bereich des Oberflächenepithels einige Zonen angedeutet, von denen uns die ventrale (*m*) die sog. Mittelplatte darstellt, die dorsolaterale (*s*) aber den späteren paarigen Seitenplatten entspricht, die derzeit noch sehr breit sind und längs der Dorsalseite ineinander übergehen, während die dorsopolar gelegene Zone (*h*) als Hüllenanlage zu betrachten ist. Interessant ist nun an diesem Stadium das Größenverhältnis der Hüllenanlage zur Keimanlage, von denen die erstere auf eine ziemlich kleine Strecke beschränkt ist, dagegen die letztere den weit größeren Teil der Eioberfläche umfaßt. Einer jeden der beiden Zonen, die die Keimanlage

ausmachen, kommt eine bestimmte Kernanordnung zu (Fig. 16): „In der Ventralzone, nämlich in ihrer mittleren Partie, sind die Kerne ganz unregelmäßig nebeneinander gelagert, nur in der Nähe der Eipole, wo die Grenze zwischen der Ventral- und der Dorsolateralzone verwischt ist, besitzt die erstere ihre Kerne in quer gegen die Eilängsachse orientierten Reihen angeordnet. Die Dorsolateralzone zeigt eine sehr deutliche reihenartige Kernanordnung: In den seitlichen Regionen, auf der Höhe der Äquatorialgegend, verlaufen die Kernreihen parallel zur Längsachse, in der dorsalen Partie aber quer zur letzteren. Dasselbe sehen wir auch in den hinteren Partien der Dorsolateralzone, wo ihre Kernreihen in die Ventralzone übergehen und gürtelartig das Ei umgeben. Interessant erscheint auch die Kernanordnung rings um den hin-

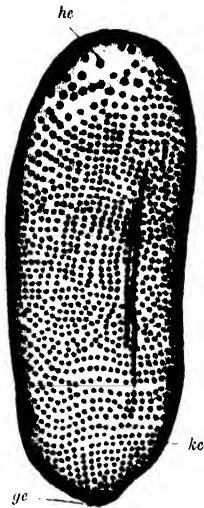


Fig. 16.

Donacia, Totalansicht eines Eies von der rechten Seite, an welchem die Differenzierung des Oberflächenepithels in ein Hüllen- und Keimepithel eingeleitet ist. *he* Hüllenepithel; *ke* Keimepithel; *ge* Geschlechtszellen (nach Hirschler).

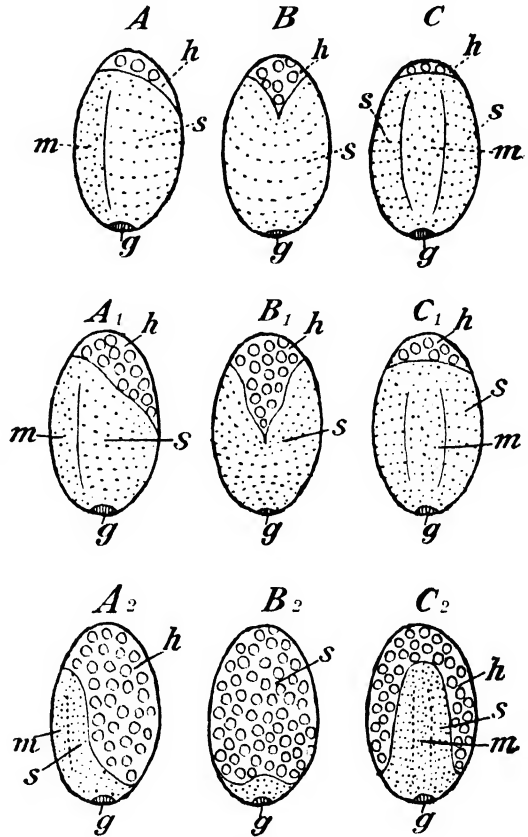


Fig. 17.

Donacia, Schematische Totalansichten dreier Entwicklungsstadien (*A—C*, *A₁—C₁*, *A₂—C₂*) steigenden Alters zur Erläuterung der gegenseitigen Beziehung des Hüllen- zum Keimepithel. *A*, *A₁*, *A₂* von der linken Seite; *B*, *B₁*, *B₂* von der Dorsal-; *C*, *C₁*, *C₂* von der Ventralseite; *h* Hüllenepithel; *s* Seitenplatte; *m* Mittelplatte; *g* Geschlechtszelle (nach Hirschler).

teren Eipel (die Genitalanlage) Hier sehen wir sowohl Längs- wie Querreihen von Kernen, die senkrecht zu einander orientiert sind und sehr an die Kernanordnung im Bereiche des metanauplialen Ekto- und Mesoderms gewisser Crustaceen erinnern.“

„In einem älteren Stadium (Fig. 17 *A₁—C₁*) ist das Hüllenepithel im ganzen breiter geworden und reicht weiter auf die Ventralseite

(C₁ h); gleichzeitig hat es sich auch auf der Dorsalseite streifenartig gegen den hinteren Eipol erweitert und tiefer in die Dorsolateralzone eingekellt. Hand in Hand damit unterliegt sämtliches Keimepithel einer Flächenbeschränkung. Die Mittelplatte (m) wird von dem vorderen Eipol zurückgedrängt; die Dorsolateralzone weicht teilweise von der Dorsalseite Durch die vorher erwähnte Einkeilung des Hüllenepithels in die Dorsolateralzone erscheint die letztere in ihrer vorderen Partie paarig.“ An einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 17 A₂—C₂) „sehen wir das Hüllenepithel noch einen größeren Teil der Eioberfläche einnehmen, während das Keimepithel noch stärker reduziert erscheint. Das Hüllenepithel umgreift jetzt den ganzen vorderen Eipol und reicht ventralwärts fast bis ans zweite Drittel der Ventralseite; gleichzeitig erstreckt es sich etwa über die ersten zwei Drittel der Dorsalseite und geht auf die lateralen Regionen des Eies über, die es größtenteils besetzt. Dagegen finden wir das Keimepithel nur in den zwei hinteren Dritteln der Ventralseite und etwas lateral, wobei es kappenartig auch den hinteren Eipol und ein wenig auch die Dorsalseite bedeckt. Im Bereiche des Keimepithels wurden die Seitenplatten schnäler, auch konnte ich in diesem Stadium die Wülste nicht mehr deutlich erkennen; die Grenze zwischen der Mittelplatte und den Seitenplatten tritt hier in Form einer stumpfen Kante auf. Auch der histologische Charakter einzelner Zonen im Bereiche des Keimepithels unterlag inzwischen bedeutenden Veränderungen. Die reihenartige Anordnung der Kerne in den Seitenplatten, wie wir sie am jüngeren Stadium (Fig. 17 A—C) sehen, ist undeutlich geworden; meistens sind die Kerne eng aneinander und unregelmäßig gelagert. Dasselbe kann auch von der vorderen Partie der Mittelplatte und von der circumgenitalen Region gesagt werden.“ . . . Die ganze Hüllenanlage ist aus einem platten Epithel aufgebaut, die Seitenplatten aus einem cylindrischen, die Mittelplatte dagegen und die circumgenitale Region aus einem kubischen Epithel, was schon Friederichs an Querschnittserien feststellen konnte.

Es wäre hier noch am Platze, auf die Frage einzugehen, wie wir uns die starke Streckung des Hüllenepithels und die allmähliche Schrumpfung des Keimepithels vorstellen sollen. Es sind hier wahrscheinlich zwei Faktoren tätig: Einer von ihnen wirkt mechanisch, und er äußert sich einerseits in der Dehnung des Hüllenepithels, andererseits in der Schrumpfung des Keimepithels; es ist aber leicht ersichtlich, daß Schrumpfung und Dehnung allein nicht imstande wären, solche Verhältnisse zwischen dem Hüllen- und dem Keimepithel herbeizuführen; es würde sonst eine viel größere Abplattung des ersteren stattfinden, während das letztere nicht nur zylindrisch, sondern auch mehrschichtig geworden wäre, was aber nicht stattfindet; angesichts dessen nehmen wir einen zweiten Faktor an, dessen Wirkung folgendermaßen aufzufassen ist: Während dieser Entwicklungsvorgänge kommt eine allmähliche Umdifferenzierung des Keimepithels zu gunsten des Hüllenepithels zustande, welche gemeinsam mit dem vorher genannten, mechanischen Faktor zu einem Flächenverhältnis beider Hauptzonen (Keim- und Hüllenzonen) führt, wie wir es auf Fig. 17 A₂—C₂ abgebildet haben.

Die kleinkeimigen Arten unterscheiden sich von den großkeimigen vor allem dadurch, daß die Keimanlage von ihrem Anfange an einen kleinen Teil der Eioberfläche einnimmt und es hier somit nicht zu

einer sekundären Reduktion der Keimanlage kommt. Einige Beispiele werden uns darüber näher unterrichten: *Gryllus campestris* und *domesticus* gehören nach Heymons zu den kleinkeimigen Arten. Die Anlage des Keimes erfolgt hier nach diesem Autor folgendermaßen: „Während . . . die Vermehrung der Blastodermzellen im allgemeinen einen Stillstand erfährt, gehen am hintersten Abschnitt des Eies die Teilungen noch weiter vor sich und führen dort zur Anlage des Keimstreifs. Derselbe ist im Verhältnis zur Größe des Eies relativ klein, er liegt an der konvexen Ventralseite und erstreckt sich über kaum $\frac{1}{3}$ der Länge derselben. Seine Gestalt und Lage zeigen die Fig. 18 Man bemerkt, daß das Hinterende des Keimstreifs gerade bis zum Eipol reicht.“ Ähnlich wie *Gryllus* gehört auch *Stagomantis*, nach Wheeler (Fig. 19), zu den Kleinkeimern. Die Keimanlage, die hier eine ovale Form besitzt, nimmt nur einen kleinen Teil der Eioberfläche ein. Von dem umgrenzenden Hüllenepithel unterscheidet sie sich, bei Toto-Besichtigung, dadurch, daß in ihrem

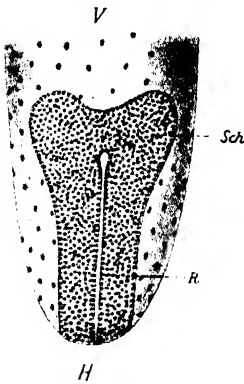


Fig. 18.

Gryllus, Totalansicht; Hinterende des Eies von der Ventralseite. V Vorder-; H Hinterende des Eies; Sch Kopflappen des Keimstreifs; R mediane Rinne durch die Entwicklung des unteren Blattes verursacht (nach Heymons).

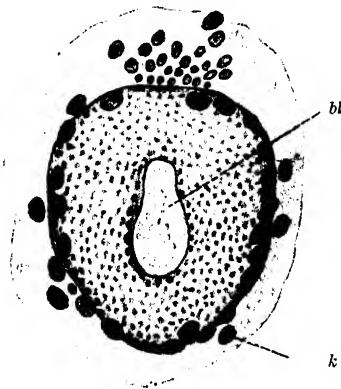


Fig. 19.

Stagomantis, Totalansicht der Keimscheibe. bl Einstülpung durch die Entwicklung des unteren Blattes verursacht; k größere Zellkerne am Rande der Keimscheibe (nach Wheeler).

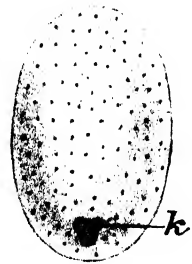


Fig. 20.

Lepisma, Totalansicht des Eies von der Ventralseite. k Keimscheibe (nach Heymons).

Bereiche die Zellkerne klein und viel dichter nebeneinander gelagert sind, wie im Bereiche des Hüllenepithels. Um noch einen ganz besonders extremen Kleinkeimer anzuführen, sei auf die Entwicklung eines Apterygoten, nämlich auf die Embryogenese von *Lepisma* (Heymons) hingewiesen: Ein Blick auf Fig. 20, unterrichtet uns ohne weiteres von der, man könnte sagen, ganz enormen Kleinheit der Keimanlage bei diesem Insekt.

So kleine Keimanlagen scheinen auch bei den Pterygoten eine Seltenheit zu sein, weswegen ich auf die Entwicklung von *Eutermes* hindeuten möchte, die zuletzt seitens Strindberg studiert wurde. Wenn wir hier auf Sagittalschnitten junge Entwicklungsstadien besichtigen, bei welchen das Oberflächenepithel einen noch sehr primitiven Charakter trägt, so finden wir in der Nähe des hinteren Eipoles, im Dotter, eine Kernstraße, die ventralwärts (Fig. 21 A) die Eioberfläche erreicht. Aus dieser Kernstraße bildet sich hernach ein kleiner Zellenkomplex,

der ventro-posterio-polar gelegen ist und uns die junge Keimscheibe darstellt. Ihre Größe (Fig. 21 B) ist im Verhältnis zur Eigröße äußerst gering und erinnert an die Verhältnisse bei *Lepisma*. Nach Strind-

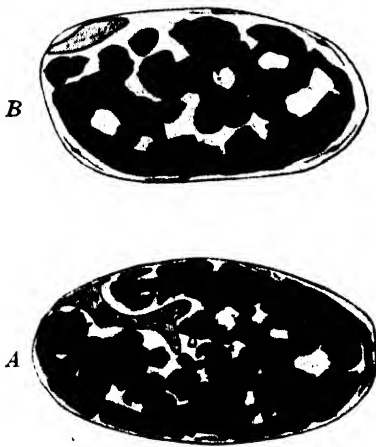


Fig. 21.

Eutermes. Sagittalschnitte durch zwei Entwicklungsstadien (A u. B) steigenden Alters zur Erläuterung der Genese der Keimanlage (nach Strindberg).

lateral und am hinteren Eipole ist. Im Bereiche dieses Epithels

berg soll sie schon vom Anfange an mehrschichtig sein, was bei anderen Insekten nicht zu beobachten ist.

Bei einigen Kleinkeimern, nämlich bei einigen Ameisenarten hatte Strindberg eine äußerst reiche und frühe zustandekommende Differenzierung des Oberflächenepithels beobachtet, die deswegen eine besondere Beachtung verdient, weil hier die Zonen des Oberflächenepithels nicht etwa wie bei den Orthopteren und Coleopteren in Form von Längsstreifen auftreten, sondern meistens gürtelartig das Ei umgeben und eine metamere Anordnung aufweisen. Einfach gestalten sich die Verhältnisse bei dem Genus *Formica*. Wie der Fig. 22 A zu entnehmen, ist hier die Eioberfläche dorso-anterio-polar nicht von einem echten Epithel, sondern von „einer Plasmaschicht mit Kernen, dem sog. Dorsalsyncytium“, bedeckt, während ventral, ein echtes Epithel schon anzutreffen ist. Fig. 22 B, lassen sich vier Querzonen unterscheiden, die nacheinander zu liegen kommen. Die zweite (*ke*)

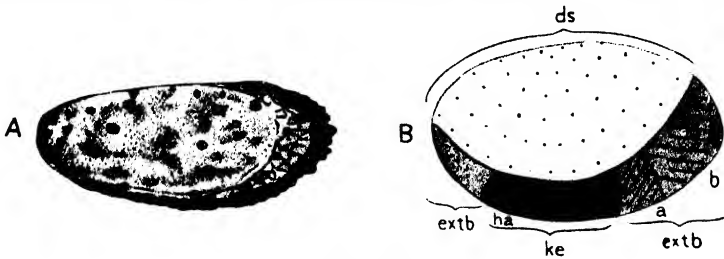


Fig. 22.

Formica. A Sagittalschnitt durch ein Stadium mit entwickeltem Oberflächenepithel. B schematische Totalansicht desselben Entwicklungsstadiums; *ds* Dorsalsyncytium; *extb* Hüllanlage, *ke* Keimepithel (nach Strindberg).

von ihnen „besteht aus hohen, dicht gedrängten Zellen, deren scharf umschriebene Kerne . . . ganz an die Zellspitze geschoben sind; die erste (*extb*) ist aus kubischen Zellen aufgebaut, deren Kerne in der Mitte gelagert sind; die dritte (*extb a*) ist ebenfalls aus kubischen, aber vacuolenreichen Zellen zusammengesetzt, während die vierte (*extb b*), die den hinteren Eipol umfaßt, aus höheren, locker aneinandergesetzten Zellen besteht, die mit ihrer Außenfläche höckerartig hervorragen. Die zweite Zone stellt uns die Keimanlage, alle übrigen dagegen mit-

Noch viel prägnanter, wie bei *Formica*, treten diese vier Querzonen bei *Camponotus* (nach Strindberg) auf: Fig. 23 A stellt uns einen Sagittalschnitt durch ein junges *Camponotus*-Stadium vor, Fig. 23 B zeigt uns schematisch die Verteilung der vier Querzonen bei der Betrachtung des Eies in toto. Ähnlich wie bei *Formica*, ist die Keimanlage durch die zweite ventral gelegene Querzone (A b, B ke) repräsentiert, während die übrigen drei Querzonen mitsamt dem Dorsalsyncytium (ds), dessen Lage derjenigen bei *Formica* entspricht, als Hüllenanlage zu betrachten sind. Viel einfacher, als bei *Camponotus* und auch *Formica*, verläuft die Differenzierung des Oberflächenepithels bei *Myrmica rubra* (Strindberg). Fig. 24 A, B geben uns darüber einen näheren Aufschluß: Fig. 24 A stellt uns einen Sagittalschnitt durch ein junges Entwicklungsstadium dar; man bemerkt, „daß die Fur-

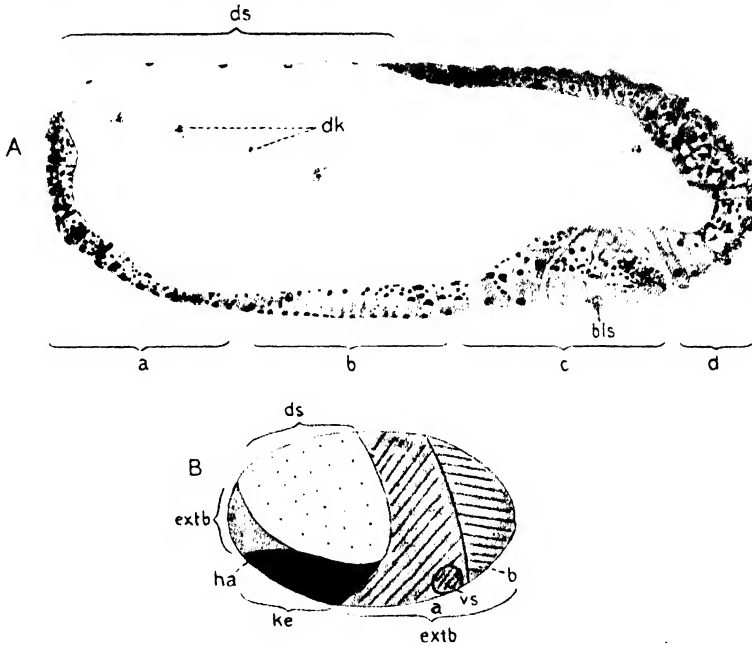


Fig. 23.

Camponotus. A Sagittalschnitt durch ein Stadium mit entwickeltem Oberflächenepithel; B schematische Totalansicht desselben Entwicklungsstadiums; ds Dorsalsyncytium; dk Dotterzellen; extb Hüllenanlage; ke Keimanlage; a, b, c, d die vier Querzonen des Oberflächenepithels (nach Strindberg).

chungszellen verschiedener Größe sind, indem es sich am Vorderpol des Eies um wahre Riesenzellen handelt, die eine . . . langgestreckte Gestalt besitzen, während die übrigen Zellen . . . viel niedriger sind und nach hinten allmählich verkürzt werden.“ Dorsal, in der Nähe des hinteren Eipoles, ist das Ei mit einem Dorsalsyncytium bedeckt, welches allseits mit dem Oberflächenepithel zusammenhängt. In einem älteren Stadium (Fig. 24 B) kommt es zur Differenzierung der Keim- und Hüllenanlage; die Keimanlage (ke) ist hier im Vergleiche mit *Formica* und *Camponotus* groß, so daß *Myrmica* vielleicht sogar als Bindeglied zwischen den Groß- und Kleinkeimern zu betrachten ist. Wenn wir die Lage des Dorsalsyncytioms bei *Myrmica* mit dem-

jenigen bei *Formica* und *Camponotus* vergleichen, so sehen wir, daß es im ersteren Falle gegen den hinteren, im letzteren gegen den vorderen Eipol verschoben ist; ähnlich bemerken wir, daß die langgestreckten Zellen der Hüllenanlage bei *Myrmica* am vorderen, bei *Formica* dagegen und *Camponotus* am hinteren Eipole, also grundverschieden gelagert sind. Da eine Verwechslung des vorderen Eipoles mit dem hinteren auszuschließen ist, so weisen diese Tatsachen nur daraufhin, daß die Differenzierung des Oberflächenepithels bei den Ameisen besonders variabel ist.

Ähnlich, wie die Querzonen der Ameisen, wenn wir junge Stadien an Schnitten studieren, sich untereinander durch ihren histologischen Bau unterscheiden, ähnlich verhalten sich auch an Schnitten die Längszonen der Großkeimer (der Dermapteren, Orthopteren und Cole-

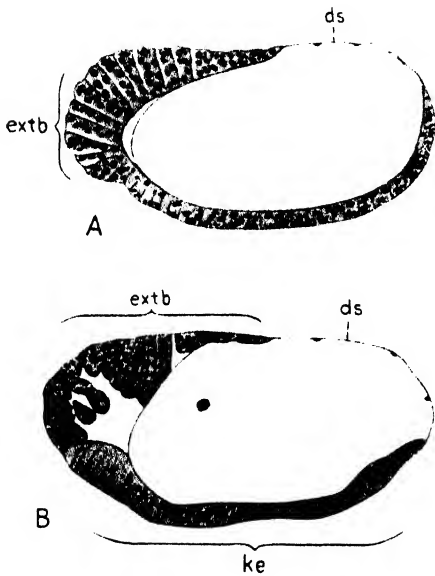


Fig. 24.

Myrmica, Sagittalschnitte durch zwei Entwicklungsstadien (A u. B) mit entwickeltem Oberflächenepithel zur Erläuterung seiner Differenzierung. ds Dorsalsyneytium; extb Hülleneipithel; ke Keimepithel (nach Strindberg).

opteren), worauf schon früher hingewiesen wurde. An dieser Stelle möchten wir nur noch anhangsweise bemerken, daß während bei *Gryllotalpa*, *Forficula* und *Donacia* die Mittelplatte aus einem dünneren, die Seitenplatten dagegen aus einem dickeren (höheren) Epithel aufgebaut sind, bei *Doryphora* (nach Wheeler) die Verhältnisse umgekehrt liegen und eben die Mittelplatte aus höheren, die Seitenplatten dagegen aus niedrigeren Zellen bestehen sollen. Es herrscht also bezüglich des Aussehens der Längszonen auch bei den Großkeimern eine gewisse Variabilität, auf die wir vorher bezüglich der Ameisenquerzonen aufmerksam machten.

Am Ende dieses Kapitels angelangt, könnte man sich noch die Frage aufstellen, ob die Veränderungen, denen die Keimanlage bei den Großkeimern unterliegt, nicht phylogenetisch zu verwerten sind und

ob es sich hier nicht um Wiederholungen von Zuständen handelt, die während der Phylogenese der Insekten nacheinander erfolgten. Auf diese Frage trachtet Hirschler folgende Antwort zu geben: „Bei den Myriopoden und den Apterygota anamnia wird, wie bekannt, das gesamte Oberflächenepithel, mit Ausnahme eines kleinen Bruchstückes, welches nach der Entwicklung des Dorsalorgans degeneriert, zur Haut der fertigen Form; mit der Zeit stellte sich aber im Bereiche des Oberflächenepithels eine Differenzierung in ein Hüllen- und Keimepithel ein; Hand in Hand damit, wie das erste wuchs, verkleinerte sich das letztere so, daß es . . . bis auf eine kleine Scheibe oder Streifen zusammengeschmolzen ist. Diesen vermutlichen phyletischen

Vorgang haben wir eben aufs deutlichste in der Ontogenie der großkeimigen Formen abgespiegelt, wo an jungen Stadien sich das Keimepithel, wie bei den Myriopoden und Poduriden, fast auf die ganze Eioberfläche erstreckt und sich erst allmählich während der weiteren Entwicklung bis auf eine kleine Fläche zurückzieht“. (Dieser Deutung könnte jedenfalls entgegengehalten werden, daß Philiptschenko bei *Isotoma* eine Degeneration des „Hüllenectoderms“ beobachten konnte.)

„Auch das zweite Moment, das ist das Zustandekommen von Zonen im Bereich des Keimepithels, die uns die Anlagen der Hauptbestandteile des fertigen Tieres vorstellen, scheint . . . wichtig zu sein, denn es erlaubt, bei den Insekten gewissermaßen organbestimmende Keimbezirke anzunehmen“, die, wie bekannt, eine Eigenschaft derjenigen Tiergruppen bilden, deren Entwicklung einen determinierten Charakter trägt (Nematoden, Anneliden, Mollusken u. a.).

2. Eier mit kombinierter Furchung, totaler und superfizieller.

Die kombinierte Furchung, die mit einer totalen beginnt und mit einer superfiziellen endet, wurde bislang nur bei wenigen Insektenarten beobachtet und scheint vor allem den Collembolen eigen zu sein, obwohl auch hier reine superficielle Furchung (*Anurophorus*-Uljanin, *Tetrodontophora gigas*-Heymons) vorzukommen pflegt. Diese Eigentümlichkeit des Collembolen-Eies aufgedeckt zu haben, ist vor allem das Verdienst Uljanin's, dessen Untersuchungen hernach an einer Reihe von Collembolenarten bestätigt und vertieft wurden (siehe hierher die Arbeiten Claypole's über *Anurida maritima*, Folsom's über *Anurida maritima*, Uzel's über *Tomocerus vulgaris*, Philiptschenko's über *Isotoma cinerea*). Um diesen Furchungsmodus näher kennen zu lernen, greifen wir ein Beispiel heraus und entnehmen es einer neueren Arbeit, in welcher sich Philiptschenko mit der Entwicklung des *Isotoma*-Eies befaßt. „Betrachtet man (sagt dieser Autor), ein frisch abgelegtes Ei, bei welchem die Furchung noch nicht begonnen hat (Fig. 25 A), so fällt es auf, daß in seinem Mittelpunkt eine centrale Protoplasmaanhäufung (die sogenannte Plasmainsel — *pi*) in Gestalt eines dunklen Fleckens hindurchschimmert. Auf Schnitten durch dieses Stadium (Fig. 26 A) bemerken wir, daß die Hauptmasse des Bildungsdotters in der Mitte in Gestalt einer . . . mit einem Kern versehenen Plasmainsel (*pi*) angehäuft ist“, während die übrigen Eiregionen größtenteils mit Dotterkugeln erfüllt sind. Die Furchung ist hier zuerst eine totale und wenigstens auf den ersten Stadien eine äquale. Über die erste Teilung unterrichtet uns Fig. 26 B, C: diese Teilung geht, wie auch alle nachfolgenden, auf koryokinetischem Wege vor sich. „Das Ergebnis der ersten Teilung ist ein Zerfall der centralen Plasmaanhäufung in zwei Zellen, welche in einer gewissen Entfernung von einander im Dotter liegen. . . . Der Dotter hat um diese Zeit noch keine Furchung erlitten, allein sobald eine jede dieser Zellen eine neue Teilung eingeht, tritt in dem Dotter eine Furche auf, welche denselben in zwei Hälften teilt“. Aus dieser Vorstellung geht hervor, daß die erste Furchung zuerst auf einer Kernteilung beruht, so daß ein zweikerniges, nicht wie Philiptschenko es bezeichnet, ein zweizelliges Stadium vorübergehend zustande kommt, welches erst durch die nachträgliche Furchung des Dotters in ein zweizelliges umgewandelt

wird. Das zweizellige Stadium ist bei Philiptschenko nicht abgebildet, während das vierzellige folgendes Aussehen hat (Fig. 25 B): „Sowohl der Dotter wie auch das Protoplasma sind durch zwei Fur-

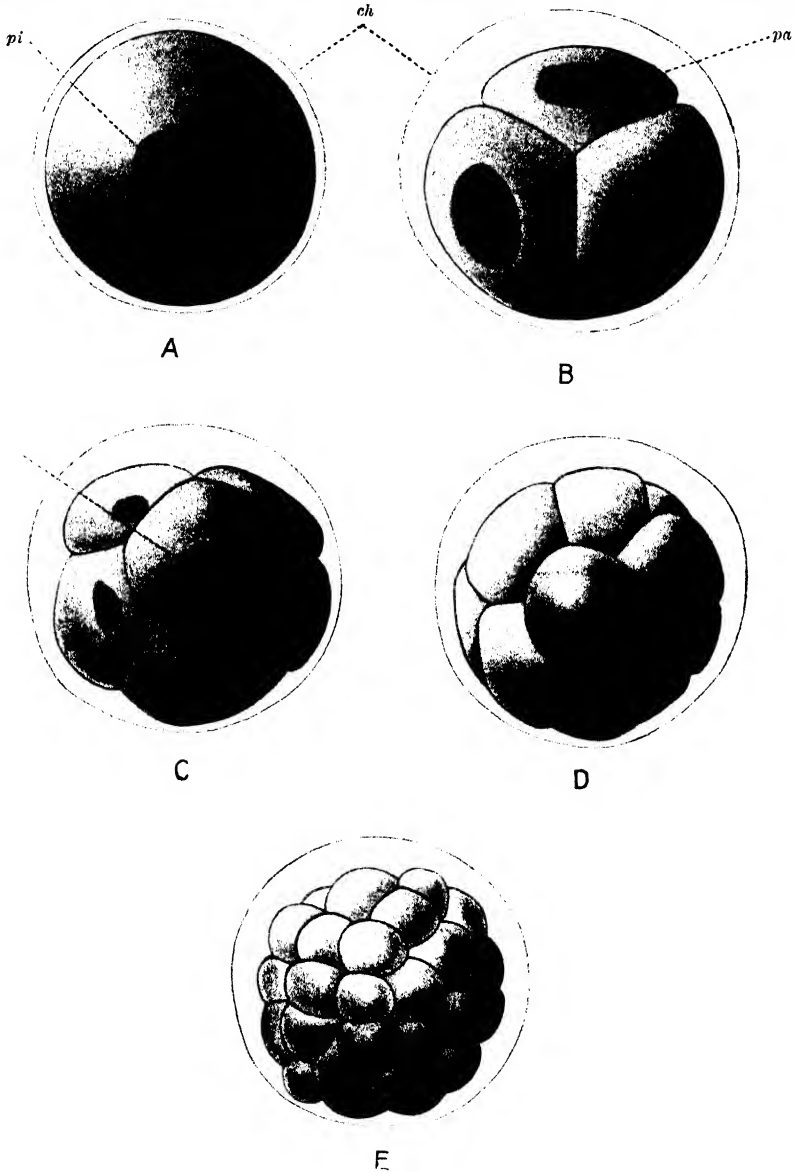


Fig. 25.

Isotoma, Totalansichten. A Ei; B—E vier Furchungsstadien steigenden Alters; *ch* Chorion; *pi* und *pa* Plasmahof (nach Philiptschenko).

chen in vier gleiche Teile abgegrenzt“; diese Furchen, die mit einer „Breachfurche“ kombiniert sind, bezeichnet der Verfasser als meridionale, indem er das achtzellige Stadium, welches eine kleine Furchungshöhle aufweist, (Fig. 25 C), aus zwei Zellquartäten aufgebaut

findet, die übereinander gelagert sind und durch eine senkrecht zu den zwei ersten Furchen verlaufende Furche, die er Äquatorialfurche nennt, entstanden sind. Die Bezeichnungen Meridional- und Äquatorialfurche sind hier nur in einem gewissen Grade berechtigt, indem man bei dem *Isotoma*-Ei weder von Eipolen, noch von einer Beziehung der Furchen zu den Regionen des ausgebildeten Embryos (Vorder-, Hinterende, Symetrieebene) sprechen kann. „Bis zu diesem Zeitpunkt war die Furchung auffallend regelmäßig verlaufen, allein von Beginn des 16zelligen Stadiums an geht diese Regelmäßigkeit verloren, wo-

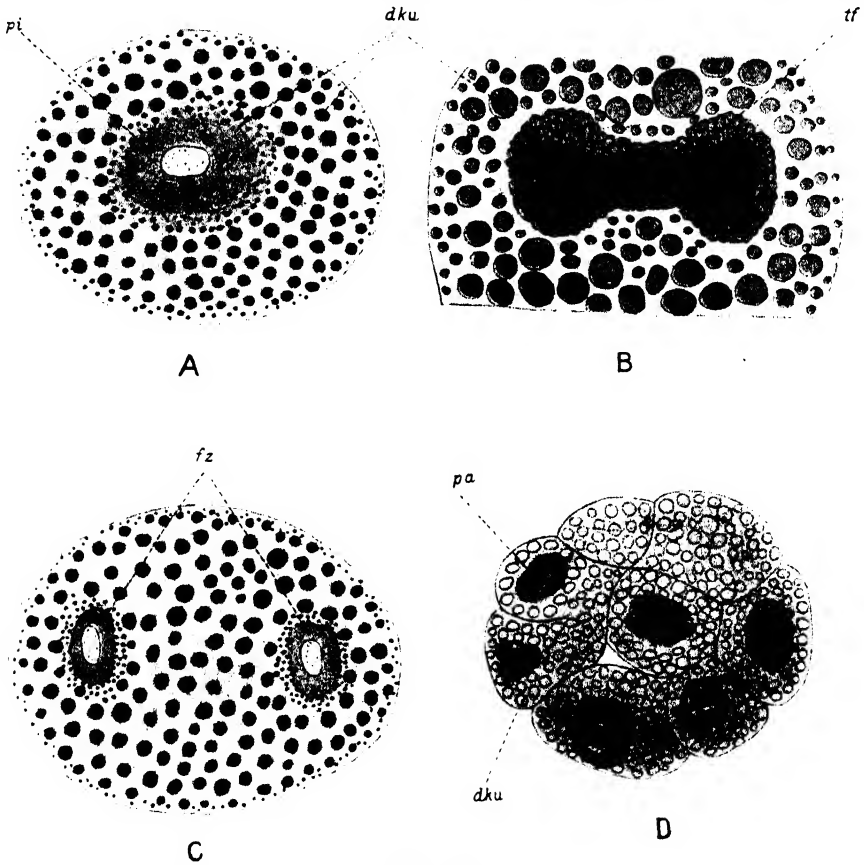


Fig. 26.

Isotoma, Axialschnitte. A Ei; B erste Teilungsspindel; C zweikerniges Stadium; D Furchungsstadium; pi und pa Plasmahof; dku Dotterkugeln; fz Furchungskerne; tf Mitose (nach Philiptschenko).

von man sich . . . schon durch das äußere Aussehen des Eies (Fig. 25 D, E) überzeugen kann. Auf Schnitten durch dieses Stadium (Fig. 26 D) können wir erkennen, daß hier außer den peripheren Zellen auch schon innere Zellen vorhanden sind und daß die kleine Furchungshöhle, die vorher vorhanden war, verschwunden ist.

Die Schnitte durch das 32zellige Stadium (Fig. 27 A) unterscheiden sich von denen des 16zelligen Stadiums ausschließlich durch die größere Anzahl von Zellen: gewöhnlich sieht man deren auf . . . centralen Schnitten acht bis neun an der Peripherie und drei bis vier im

Innern. Der Charakter einer jeden Zelle bleibt der gleiche (wie in den vorangehenden Stadien) : eine centrale Plasmaanhäufung mit Kern und der dieselbe in Gestalt von Kügelchen umgebende Dotter. Späterhin (fährt Philiptschenko fort) wird das Zählen der Zellen sogar auf Schnitten sehr schwierig: so kann man z. B. für das auf das 32 zellige folgende Stadium, dessen äußere Gestalt in Fig. 25 E wiedergegeben ist, nur annäherungsweise angeben, daß dasselbe aus einer 64 nahestehenden Zahl von Zellen besteht“. . . . Auf Schnitten stoßen wir hier auf eine neue Erscheinung (Fig. 27 B): Die plasmatische An-

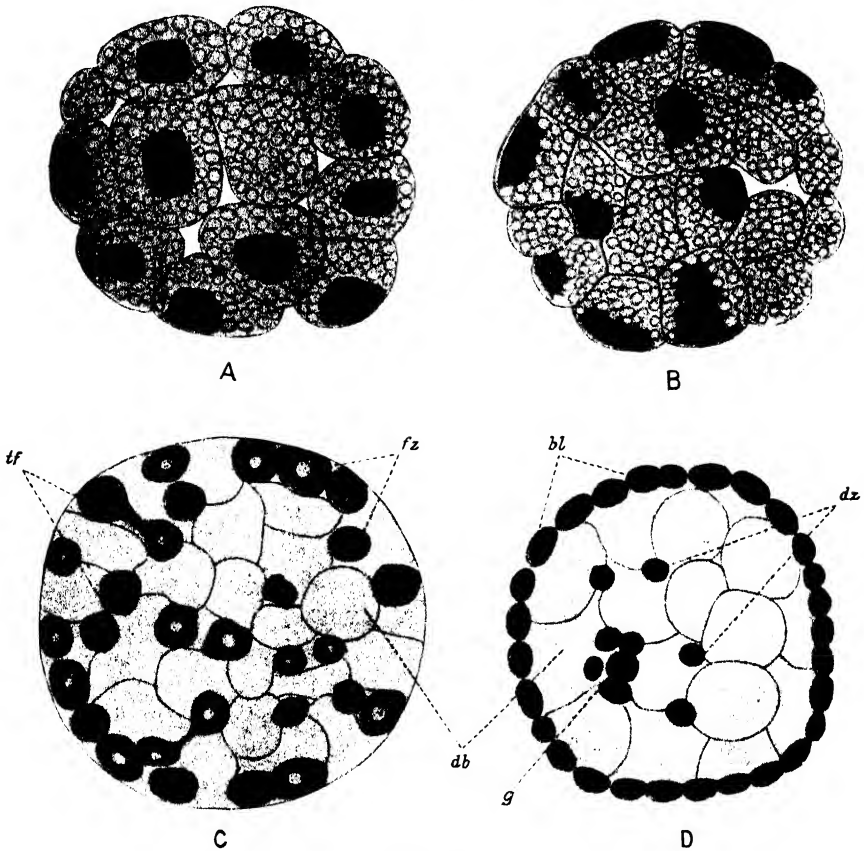


Fig. 27.

Isotoma, Axialschnitte. A—D vier ältere Furchungsstadien steigenden Alters; *tf* Teilungsfigur; *fz* Furchungszellen; *db* Dotterballen; *dz* Dotterzellen; *bl* Zellen des Oberflächenepithels; *g* Geschlechtszellen (nach Philiptschenko).

häufung liegt nicht mehr in den Zellen, in der Mitte der Dottermasse, „sondern ist stets bei den peripheren Zellen nach dem äußeren Rande, bei den inneren Zellen nach einem beliebigen Rande verlagert“. Auf diesem Stadium erreicht die totale Furchung ihr Ende und geht in eine superficielle Furchung über; zu diesem Zwecke muß eine jede Plasmaanhäufung sich von dem umgebenden Dotter befreien und nachdem sie aus demselben herausgetreten ist, sich in eine unabhängige Furchungszelle verwandeln. In der Tat kann bei dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 27 C) schon von selbständigen Furchungs-

zellen die Rede sein, welche zum Teil an der Eioberfläche, zum Teil dagegen im Dotter gelegen sind, was durch die aus der Entwicklung anderer Insekten bekannte, intravitelline Sonderung zustandekommt. Durch wiederholtes Herauswandern von Furchungszellen aus dem Dotter an die Eioberfläche wird das Oberflächenepithel inselartig an verschiedenen Stellen derselben zugleich angelegt; durch die Vermehrung der oberflächlich gelagerten Zellen werden diese Zelleninseln vergrößert und konfluieren schließlich zu einem Epithel (dem Oberflächenepithel), welches lückenlos die ganze Eioberfläche bedeckt (Fig. 27 D) und welches eine Anzahl von Zellen an den Dotter abgibt, die mitsamt den im Dotter zurückgebliebenen Zellen die Dotterzellen darstellen.

Ähnlich wie bei *Isotoma* verläuft die Furchung nach Uzel bei einer anderen Collobole, nämlich bei *Tomocerus* (*Macrotoma*) *vulgaris* (Fig. 28). Die Furchung wird hier durch eine reine Kernteilung eingeleitet, welcher erst hernach eine totale und annähernd äquale Zerklüftung folgt. Das jüngste Entwicklungsstadium haben wir auf Fig. 28 A abgebildet; Wir sehen hier im Eiinnern die ersten zwei Furchungskerne, jeder von einem aus Bildungsdotter aufgebauten Plasmahofe umgeben, während sonst das Ei mit Nahrungsdotter erfüllt ist. Das nächstfolgende Stadium (B) zeigt uns im Dotter vier Furchungskerne; von einer Furchenanlage und Zellenbildung ist noch nichts zu sehen. Erst während der weiteren Entwicklung kommt es zur Anlage von Furchen, die das Ei in deutlich individualisierte Zellen zerlegen. Fig. 28 C stellt uns schon ein solches Entwicklungsstadium dar; der Embryo besteht hier aus 16 Blastomen, die eine kleine Furchungshöhle umfassen und je einen Zellkern in sich enthalten.

Ähnliche Bilder liefert auch das 32zellige Stadium (D). Hernach schlägt aber die totale Furchung in eine superfizielle um, indem es zum Schwund der Zellgrenzen kommt. Stadium E stellt uns schon ein Ei dar, dessen Furchung nach dem superfiziellen Typus sich abspielt; an der Peripherie kommen hier Kerne mit ihren Plasmahöfen zu liegen, zwei Kerne scheinen in der Wanderung von der Eiperipherie gegen den Dotter begriffen zu sein, im Eizentrum ist noch die Furchungshöhle (*fh*) zu sehen, obwohl schon die Zellgrenzen verschwunden sind. Durch Teilungen, welche die oberflächlich gelegenen Zellen

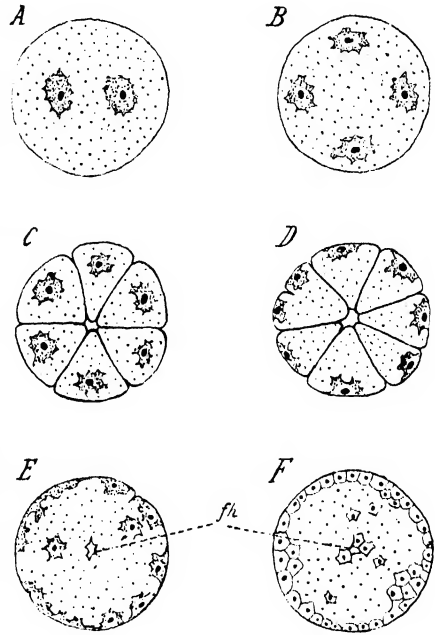


Fig. 28.

Macrotoma, Durchschnitte durch Eier steigenden Alters (A—F), schematisch. A Stadium mit 2, B mit 4 Furchungskernen, C Stadium aus 16, D aus 32 Blastomeren zusammengesetzt; E Entwicklung des Oberflächenepithels; F stellenweise mehrschichtiges Oberflächenepithel; *fh* Furchungshöhle (aus Korschelt u. Heider nach Uzel).

eingehen, wird allmählich das Oberflächenepithel (Stadium F) aufgebaut, welches an einigen Stellen mehrschichtig erscheint.

Im Zusammenhange mit diesen zwei Beispielen möchten wir noch folgendes hervorheben: Philiptschenko betont, daß die seitens Claypole an *Anurida* angestellten Untersuchungen mit den seinigen gut übereinstimmen, und weist darauf hin, daß, obwohl Claypole für *Anurida* das Vorhandensein einer Furchungshöhle leugnet, sie dennoch auf den betreffenden Figuren zu sehen ist. Bei *Isotoma* und *Tomocerus* wurde eine äquale Furchung beobachtet, während Uzel für *Achorutes armatus* eine echte inäquale Furchung feststellen konnte, wodurch es zur Entwicklung von Micro- und Macromeren kommt. Diese Angaben werden seitens Philiptschenko bezweifelt und es wird die Vermutung ausgesprochen, daß es sich bei dieser Art nur scheinbar um eine inäquale Furchung handelt, während in Wirklichkeit auch hier eine äquale Furchung vorzukommen scheint, die hernach in eine superficielle umschlägt.

Es fragt sich nun noch, ob dieser kombinierte Furchungsmodus doch nicht ausnahmsweise auch bei den Pterygoten anzutreffen ist.

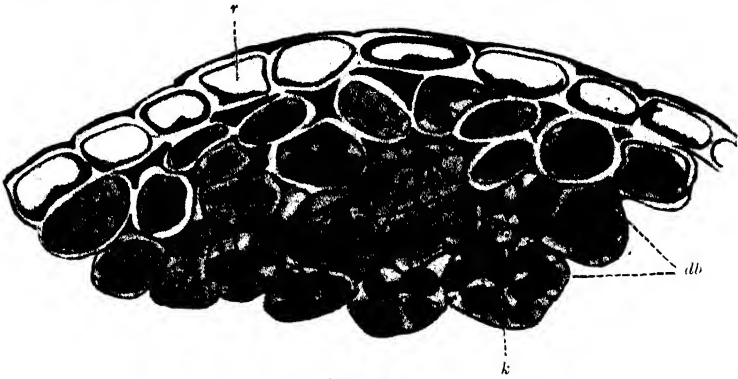


Fig. 29.

Azteca. Fragment von einem Sagittalschnitte. Furchungsstadium; *r* randständige; *db* mittelständige Blastomeren; *k* Zellkern (nach Strindberg).

Die Aufstellung dieser Frage wird durch ein gewisses Entwicklungsstadium verursacht, das Strindberg Gelegenheit hatte, bei einer nicht näher bestimmten, südamerikanischen dotterreichen *Azteca*-Art aufzufinden. Dieses Stadium stellt uns eine Art von Morula dar, die aus einer großen Anzahl von Blastomeren aufgebaut ist (Fig. 29). An der Eioberfläche schließen die Blastomeren annähernd wie in einem einschichtigen Epithel aneinander an, während sie im Eiinneren ganz unregelmäßig nebeneinander gelagert sind. Dieses Bild deutet darauf hin, daß hier eine totale Furchung stattgefunden hat, die an die „sekundäre Dotterfurchung“ der Pterygoteneier erinnert; sie ist nach Strindberg vermutlich auf die Weise zustande gekommen, daß die Furchungskerne ziemlich gleichmäßig über den Dotter verteilt wurden, hernach ist die Eifurchung eingetreten und die Dotterkugeln wurden in den Blastomeren eingeschlossen. Die epithelförmig an der Eioberfläche angeordneten Blastomeren sind (nach Strindberg) mit dem Oberflächenepithel, die im Eiinneren gelegenen Blastomeren dagegen mit den Dotterzellen anderer Insekten zu vergleichen. Wegen Mangel an späteren und früheren Entwicklungsstadien kann man sich

über den Verlauf der Furchung keine genauere Vorstellung machen; es ist aber vielleicht zu vermuten, daß diese totale Furchung, ähnlich wie bei den Collembolen, hernach in eine superficielle umschlägt. Wir haben hier auf diesen eigentümlichen Fall hingewiesen, um zu zeigen, daß auch die dotterreichen Pterygoteneier gelegentlich eine Tendenz zur totalen Furchung zeigen. Näheres darüber muß abgewartet werden.

3. Eier mit rein totaler Furchung.

Rein totale Furchung gehört in der Insektenwelt zur Seltenheit; bislang wurde sie nur bei einigen parasitären Hymenopteren beobachtet, bei welchen Marchal zuerst die höchst interessante Polyembryonie, eine Art von Vermehrungsweise auf ungeschlechtlichem Wege, entdeckt hat. Obwohl die Arbeit Marchal's eine lange Reihe von neuen und wertvollen Tatsachen zutage bringt, läßt sie uns, wenn es sich um den Verlauf der Furchung handelt, gewissermaßen im Stich, indem ihr zu entnehmen ist, daß die Furchung der *Ageniaspis*-Eier keine rein totale vom Anfang ist. Für diese Frage geben uns eine genauere Aufklärung die Arbeiten Silvestri's und Martin's, auf welche wir unsere Darstellung stützen wollen.

Bei einem Chalcidier *Ageniaspis fuscicollis* (Dalm.), der in zwei Rassen auftritt, von denen die eine ihre Eier in die Eier von *Hyponomeuta*, die andere aber ihre Eier in die Eier von *Prays* ablegt, verläuft die Furchung nach Silvestri und Martin folgendermaßen: Nachdem die Eizelle ihre beiden Reifungsteilungen vollendet hat, begegnen wir in ihrem Plasma drei Chromosomenkomplexen (Fig. 30 A, p_2 , p_1), von denen der eine (p_2) dem zweiten Richtungskerne, die zwei anderen dagegen dem ersten Richtungskerne (p_1) entsprechen, welcher hernach, wie dies oft im Tierreiche vorkommt, noch eine Teilung durchgemacht hat. Der Eikern (o_3) hat die Gestalt eines bläschenförmigen Ruhekernes, welchem von außen ein rundlicher Körper (nl s) aufliegt. Dieser Körper, welchen Silvestri als Nucleolus bezeichnet, soll dem Eikerne entstammen, obwohl Martin keine bindenden Beweise für diese Anschauung gefunden hat. Hernach bemerkt man am Ei plasma eine ganz eigentümliche Differenzierung: Es zerlegt sich nämlich in zwei Teile (Fig. 30 B), von denen der eine den Eikern und den Nucleolus beherbergt und die Form einer Kugel annimmt (bl), während der zweite den ersteren allseits mantelartig umgibt und die Chromosomenkomplexe der Richtungskerne enthält. Auf diese Weise ist es zur Isolierung der „eigentlichen“ Eizelle gekommen (Fig. 30 B, bl), die in einem kernhaltigen Plasmamantel (tr) eingeschlossen liegt, welcher seiner Funktion wegen seitens Marchal als Trophamnios bezeichnet wurde. Hernach quellen die Chromosomenkomplexe des Trophamnios zu Ruhekernen auf (Fig. 30 C) und verschmelzen zu einem Riesenkern, dem sog. Paranucleus (pn), während sich die Eizelle zur ersten Furchungsteilung anschickt, welche eine totale und äquale ist. Fig. 30 D stellt uns eben das Zweizellenstadium dar: Die beiden ersten Blastomeren erscheinen als gut individualisierte Zellen, nur eine enthält in ihrem Plasma den Nucleolus, woraus folgt, daß dieser ungeteilt in eine der Nachkommenzellen übergeht; im Trophamnios ist der große Paranucleus (pn) zu sehen. Wegen einer Heterochronie in den Zellteilungen geht das Zweizellen- in ein Dreizellenstadium über; die Zelle, welche des Nucleolus entbehrt (Fig. 30 E, bl_1), eilt der

nucleolushaltigen in der Teilung voraus, welche ähnlich, wie die erste und wie die folgenden Furchungsteilungen, eine mitotische ist. Das Dreizellenstadium haben wir in Fig. 31 A abgebildet; im Innern des Trophamnios liegen drei individualisierte Blastomeren, ein Beweis, daß auch diese Teilung eine totale war. Die weiteren Teilungen, die alle total sind, verlaufen nach Silvestri folgendermaßen: Durch die Teilung der nucleolushaltigen Blastomere entsteht das Vierzellenstadium, in welchem zwei Blastomeren Nucleolusderivate enthalten,

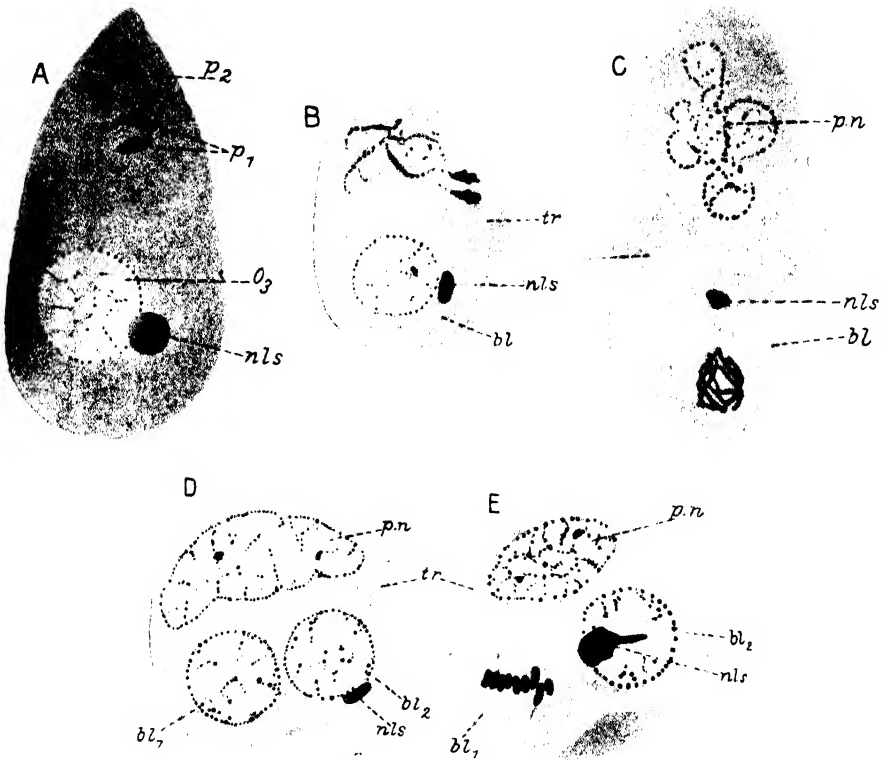


Fig. 30.

Acanthamoeba. A reifes Ei mit den zwei Richtungskörperchen im Plasma; B Beginn der Paranucleusbildung, das Ei ist vom trophamnionalen Plasma isoliert; C erste Furchungsspindel, Paranucleus im Trophamnion; D zweizelliges Furchungsstadium; E Übergangsstadium vom zwei- zum dreizelligen; p_1 , p_2 erster, zweiter Richtungskörper; o_2 weiblicher Vorkern; nls Nucleolus; tr Trophamnion; bl Eizelle, bl_1 , bl_2 erste, zweite Blastomere; pn Paranucleus (nach Martin).

was durch eine Teilung des Nucleolus zustande gekommen ist; durch die Teilung der beiden nucleolusfreien Blastomeren des Vierzellenstadiums entsteht ein Sechszellenstadium, welches aus vier nucleolusfreien und zwei Nucleolusderivate enthaltenden Blastomeren besteht; die nächste Teilung verläuft zum ersten Male, während der Furchung, in allen Zellen synchron, wodurch ein 12-Zellenstadium entsteht, in welchem acht Zellen nucleolusfrei sind, vier dagegen Nucleolusderivate einschließen. Durch weitere totale Furchungsteilungen wird der Embryo allmählich zellenreicher, und gleichzeitig damit wächst auch der Trophamnion zu einem ansehnlichen bläschenförmigen Gebilde heran,

dessen Lumen nicht mehr rundlich ist, sondern aus einigen größeren und kleineren Buchten besteht, die mit zusammenhängenden Nestern von Furchungszellen (Fig. 31 B) erfüllt sind. Zu dieser Zeit unterliegt der Paranucleus einer Fragmentation, so daß im Trophamnios nicht

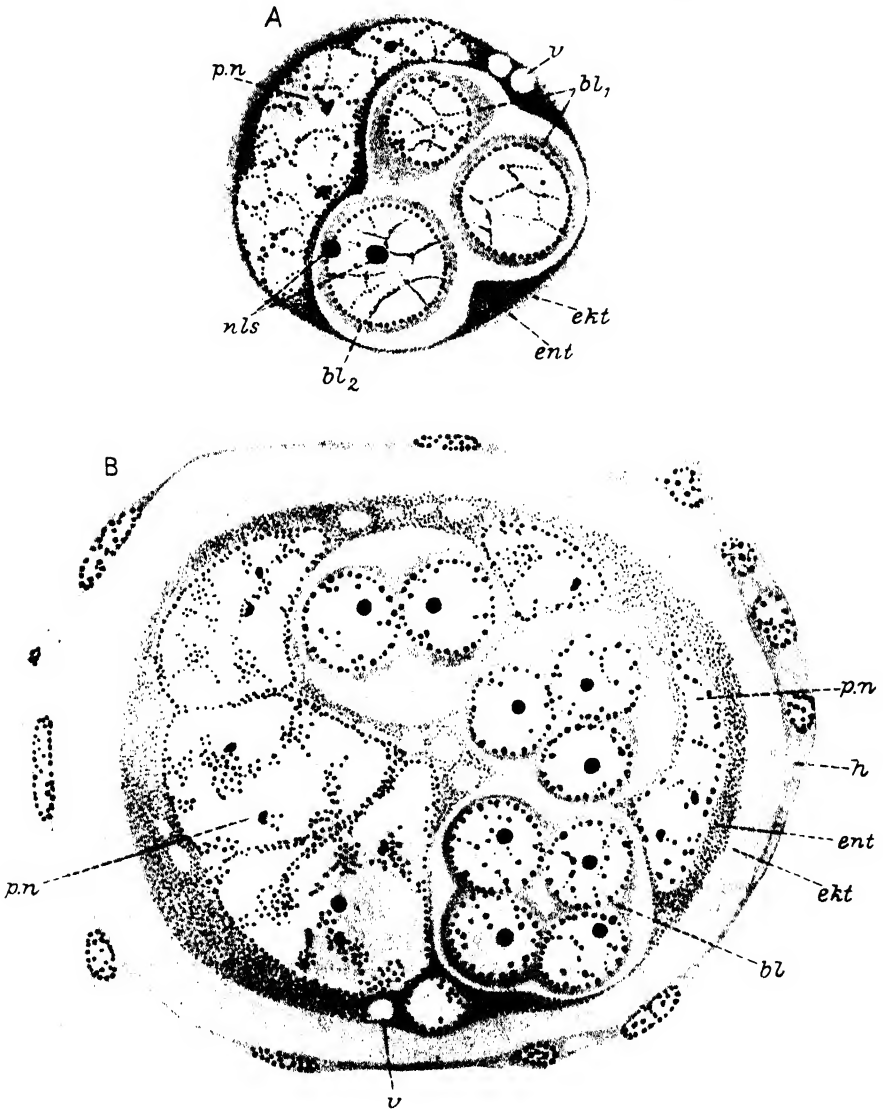


Fig. 31.

Ageniaspis. A dreizelliges Stadium; B vielzelliges Stadium in mehrere Blastomerenkomplexe zerfallen; ekt Ekto-, ent Entoplasma; v Vacuole; h peritoneale Hülle; die übrigen Buchstaben bedeuten dasselbe, wie auf der vorangehenden Figur (nach Martin).

mehr ein Riesenkern, sondern mehr Kerne (pn) zu finden sind. Hernach verwandelt sich der ganze Keim in ein bis 0,5 mm langes schlauchförmiges Gebilde, welches von außen eine trophamnionale Hülle besitzt und dessen Inneres mit aneinander gepreßten Furchungszellen

vollgestopft ist. Dieser Furchungszellenkomplex zerfällt in einem älteren Entwicklungsstadium in einige kleinere Zellennester, die primären Morulae Marchal's; und diese zerfallen wieder um insekundäre Morulae, von denen jede einen Embryo aus sich entwickelt und die voneinander durch trophamnionale Einwüchse geschieden sind. Durch diese Fragmentation des primären Embryo (des sog. Polyembryo), die uns bislang die einzig bei den Insekten bekannte Vermehrungsweise auf ungeschlechtlichem Wege darstellt und die seitens Marchal eben als Polyembryonie bezeichnet wurde, wird die Produktion der Individuenzahl ganz bedeutend erhöht, was der betreffenden Spezies nur zugute kommen kann und im Kampfe ums Dasein äußerst wertvoll ist.

Viel gemeinsames mit der Furchung, die wir bei *Ageniaspis* kennen lernten, haben die Furchungsvorgänge bei zwei anderen Chalcidiern, nämlich *Litomastix truncatellus* und *Copidosoma Buyssoni*, die auch seitens Silvestri untersucht wurden. Da nun die Zahl der Fälle, in denen bei Insekten eine rein totale Furchung sicher beobachtet wurde, einstweilen noch eine sehr geringe ist, wollen wir die Furchungsvorgänge, die bei *Litomastix* besonders genau verfolgt wurden, ausführlicher darstellen:

Dieser Chalcidier legt seine Eier in die Eier eines gemeinen Nachschmetterlings *Plusia gamma*, die sich hernach in den Embryonen und Raupen dieses Schmetterlings weiter entwickeln. Im ausgereiften Ei läßt sich eine Polar- und Embryonalregion (regione polare und embrionale Silvestri's) unterscheiden. Die erstere beherbergt die Teilungsabkömmlinge des ersten und den zweiten Richtungskern, die zweite den Eikern, in dessen Nähe, ähnlich wie bei *Ageniaspis*, der sog. Nucleolus gelegen ist. Aus der ersten Furchungsteilung, die eine totale ist, gehen zwei Blastomeren hervor, von denen die eine den Nucleolus einschließt und die gegen die Polarregion deutlich abgegrenzt sind: während es in dieser inzwischen zur Vereinigung der drei Chromosomenkomplexe zu einem Polarkern (nucleo polare) gekommen ist. Bei der zweiten Teilung geht der Nucleolus wiederum ungeteilt nur in eine Blastomere über, ist aber nach der dritten Teilung in den beiden Abkömmlingen dieser Blastomere und nach der vierten Furchungsteilung auf vier Blastomeren verteilt. Inzwischen unterliegt der Polarkern, der mit dem Paranucleus Marchal's identisch ist, wiederholt mitotischer Kernteilung, die aber keine Plasmateilung im Bereiche der Polarregion zur Folge haben. Sobald die Furchung so weit fortgeschritten ist, daß sich der Embryo aus ca. 20—25 Blastomeren zusammensetzt und die Polarregion ca. 8 oder etwas mehr Polarkerne besitzt, wird der erstere durch die letztere, die die Form eines membranösen Gebildes (membrana nucleata Silvestri's) annimmt, allseits umgeben. An älteren Embryonen, die aus etwa 160 Zellen aufgebaut sind, lassen sich zweierlei Zellen unterscheiden, größere und kleinere, von denen die ersten an einem Ende und perifer, die zweiten an dem anderen Ende gelegen sind. Aus dem Komplex der kleineren Blastomeren entwickelt sich ein Individuum (nämlich eine geschlechtslose Larve), während der Komplex der größeren Blastomeren in mehrere Hundert von Zellnestern zerfällt, von denen jedes sich zu einer geschlechtslosen oder Geschlechtslarve entwickelt.

Der Verlauf der Furchung in den *Ageniaspis*- und *Litomastix*-eiern, den wir eben kennen gelernt haben, wurde mancherseits nicht

als rein total, sondern als partuell-total bezeichnet, indem man darauf hinwies, daß der Trophamnios respective die Membrana nucleata, die auch von der Eizelle herkommen, keiner Zerlegung in Zellen unterliegen und es in ihnen nur zu einer Kernvermehrung kommt; dieser Behauptung gegenüber ist im Auge zu behalten, daß der Trophamnios in sich die Richtungskerne beherbergt und somit als eine riesenhafte Richtungszelle zu betrachten ist, deren Entwicklung nach den allgemein herrschenden Anschauungen zu den Reifungsvorgängen der Eizelle gehört und somit mit den Furchungsteilungen der ausgereiften Eizelle nicht zu vermengen ist.

Bei *Ageniaspis* und *Litomastix* ist die rein totale Eifurchung mit Polyembryonie kombiniert; Polyembryonie kommt nach der Zusammenstellung von Silvestri und Martin bei den Proctotrupiden (*Polygnotus minutus* schmarotzend in *Cecidomyia destructor* und *C. avenae*) und sehr wahrscheinlich bei *Ageniaspis testaceipes* und *Pteromalus puparum* vor; ob auch bei diesen Insekten die Eifurchung eine rein totale ist, ist fraglich. Bemerkt sei dabei, daß bei anderen parasitären Hymenopteren, nämlich den Platygastriiden, denen eine Polyembryonie abkommt, die Eier, nach Marchal, eine rein superfizielle Furchung durchmachen.

Auf die Frage nach dem morphologischen Werte des Nucleolus, dessen Verhalten wir bei der Schilderung der Furchungsvorgänge bei *Ageniaspis* und *Litomastix* berücksichtigten, wird im Kapitel über die Genese der Geschlechtszellen näher eingegangen werden.

4. Genese der Geschlechtszellen.

Bei vielen Insektenarten, sowohl Pterygoten wie auch Apterygoten, wurde eine frühe Sonderung der Geschlechtszellen, die mit den Furchungsvorgängen zeitlich zusammenfällt, beobachtet, weswegen wir sie auch den Furchungsvorgängen einreihen können. Diese Sonderung stellt uns, wie bekannt, den allerwichtigsten Differenzierungsvorgang der ganzen Embryogenese dar, denn durch ihn wird der embryonale Organismus in zwei Teile zerlegt, in das Soma und in das Blastos (Weismann), von denen das erste zur Erhaltung des individuellen, das zweite aber zur Erhaltung des Artlebens bestimmt ist. Bei den Insekten fällt die Differenzierung des Blastos, oder der Geschlechtszellen, mit verschiedenen Phasen des gesamten Furchungsvorganges zusammen, und es scheint mir in dieser Hinsicht aus praktischen Gründen angezeigt, zwei Fälle zu unterscheiden, die miteinander allerdings durch Zwischenglieder verbunden sind; nämlich den einen, in welchem die Differenzierung der Geschlechtszellen der Entwicklung des Oberflächenepithels vorangeht, und den zweiten, in welchem sie gleichzeitig mit der Entwicklung des Oberflächenepithels oder knapp danach zustande kommt.

Wenn wir in Betracht ziehen, daß die Entwicklung des Insektenkörpers im großen und ganzen keine determinierte ist, so muß es gewissermaßen erstaunen, daß es dennoch Insektenarten gibt, bei welchen die Zerlegung der Furchungselemente in somatische und propagatorische auf einem fast so frühen Entwicklungsstadium stattfindet, wie wir ihr nur bei den klassischen Objekten in dieser Hinsicht (den Nematoden) begegnen, deren Entwicklung eben eine streng determinierte ist. Solche wertvolle Tatsachen gibt uns vor allem die Entwicklung

der Dipteren ab. Bei diesen Insekten, nämlich in der Gattung *Chironomus*, konnte schon eine Reihe älterer Autoren (Robin, Weismann, Grimm, Balbiani, Ritter, Brandt) an ganz jungen Furchungsstadien, die von der Entwicklung des Oberflächenepithels weit entfernt sind, am hinteren Eipole eine Differenzierung besonderer Zellen, der sog. Polzellen, beobachten, die als Geschlechtszellen angesprochen wurden, wofür eine Reihe neuerer Untersuchungen einen zweifellosen Beweis erbracht hat. Nach einem neueren Studium Hasper's verläuft die Entwicklung der Geschlechtszellen bei *Chironomus* (wahrscheinlich bei der Spezies *confinis*) folgendermaßen: „Die ersten Entwicklungsvorgänge geben sich in einer Kontraktion des (länglichen) Eikörpers, dem dadurch bedingten Auftreten der Polräume an beiden Enden des Eies und der Verdickung des Keimhautblastems kund. Die ersten Furchungsteilungen erfolgen . . . im Innern des Dotters, wo die beiden ersten Teilungsschritte keine Besonderheiten bieten.

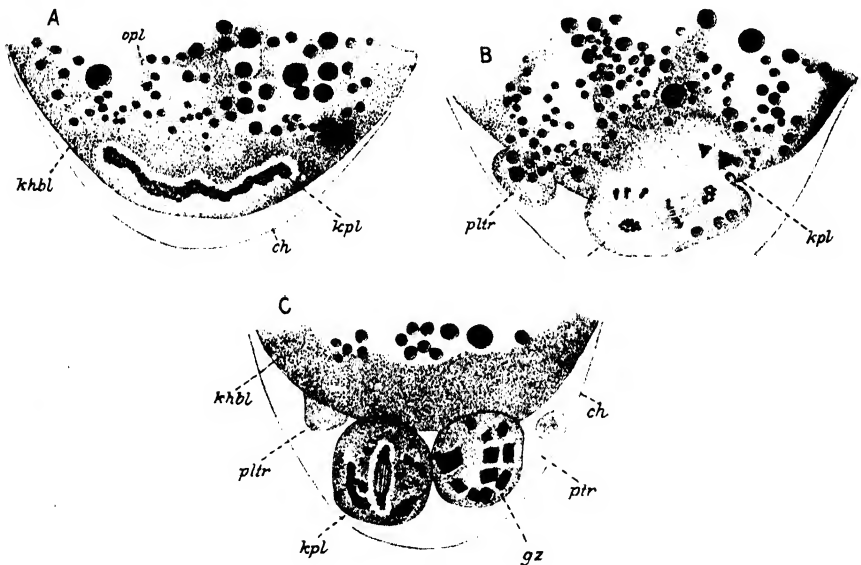


Fig. 32.

Chironomus, Fragmente von Längsschnitten durch Stadien steigenden Alters (A—C); alles hintere Eipole; *khbl* Keimhautblastem; *kpl* Keimplasma; *ch* Chorion; *pltr* Plasma-vorwölbungen; *ptr* Polarraum, *gz* Geschlechtszellen (nach Hasper).

Zur gleichen Zeit gehen aber auch Veränderungen in der Struktur des Keimbahnplasmas (einer am hinteren Eipole gelegenen und noch aus der Ovogenese stammenden chromophilen Substanz) vor sich, die im allgemeinen auf eine Auflockerung auslaufen“; sein Aussehen wurde durch Fig. 32 A, *kpl* wiederzugeben versucht. Von den vier ersten Furchungskernen zeigt nämlich einer ein eigentümliches Verhalten. „Er rückt . . . auf die oben erwähnte chromophile Substanz zu . . ., macht aber, an der Eioberfläche angelangt, nicht halt, sondern buchtet diese immer weiter vor, um sich schließlich ganz abzuschnüren. Dieser Vorgang ist am lebenden Ei unter dem Mikroskop leicht mit größter Deutlichkeit zu beobachten.“ Die Details, die mit diesem Vorgange einhergehen, sind folgende (Fig. 32 B): Während dieser Kern das

Plasma am hinteren Eipole ausbuchtet, unterliegt er einer mitotischen Teilung, wodurch zugleich zwei Zellen, die sog. Polzellen, die nicht weiter als Urgeschlechtszellen sind, vom Zelleibe abgeschnürt werden und frei zwischen dem Chorion und der Eioberfläche, im hinteren Polraume, zu liegen kommen; während dieses Abschnürens geht sämtliches Keimbahnplasma in die Polzellen über und verteilt sich in ihnen flockenartig, ohne seine Chromophilie einzubüßen. „Die Selbständigkeit der Keimbahn gegenüber dem Soma dokumentiert sich . . . hauptsächlich in der Unabhängigkeit des Teilungsvorganges.“ Während die somatischen Elemente zunächst einen Ruhezustand aufweisen, finden wir die Polzellen in Teilung begriffen (Fig. 32 C). „Ihre Teilungen erfolgen . . . unter sich nicht durchaus synchron, so daß vorübergehend 5, 6 oder 7 Polzellen vorhanden sein können. Auch im ganzen macht sich ein Ermatten des Teilungsvermögens in den Elementen der Keimbahn fühlbar. Während die ersten Teilungen rasch aufeinander folgen, kommt die letzte gar nicht mehr zur Vollendung, d. h. sie erstreckt sich nur auf die Kerne, so daß schließlich 8 zweikernige Genitalzellen im hinteren Polraum liegen. Und damit ist die Entwicklung der Keimbahn für lange Zeit überhaupt abgeschlossen; denn während der nun folgenden Embryonalperiode ist sie durch ein durchaus passives Verhalten ausgezeichnet.“ Gleichzeitig mit den Polzellen werden hier von dem Ei auch blasig vorgetriebene, kernlose Plasmafragmente abgeschnürt, die sowohl im vorderen wie im hinteren Polraume zu finden sind, ein Beweis, daß dieser Vorgang keineswegs nur auf den hinteren Eipol beschränkt ist.

Wir gehen nun zu einem zweiten Beispiele, das wir auch der Dipterenembryologie entnehmen, über; dieses Beispiel verdient eine ganz besondere Beachtung, denn es wurden bislang einzig in diesem Falle für die ganze Insektenwelt Diminutionsvorgänge nachgewiesen, durch welche es zu einer Differenz im Chromatingehalt zwischen den somatischen und Keimbahnzellen kommt, also Vorgänge, die auch sonst im ganzen Tierreiche nur für einige wenige Arten (*Ascaris*) mit Sicherheit festgelegt sind. Diese Angaben verdanken wir Kahle, und sie beziehen sich auf die Entwicklung von *Miastor metralous*, einer sich pädogenetisch und parthenogenetisch fortpflanzenden *Cecidomyiide*. Der Darstellung Kahle's folgend, gestaltet sich hier die Sonderung der Furchungsprodukte in somatische und propagatorische folgendermaßen: Das Ei dieser *Miastor*-Art ist oval; am vorderen Eipole ist ein Zellenkomplex gelegen (Fig. 33 A), der uns die Nährkammer darstellt, welche während der weiteren Entwicklung degeneriert und sich in ein Corpus luteum umwandelt. Annähernd in der Mitte der Zelle finden wir den Eikern, welcher zuvor eine Reifungsteilung durchgemacht hat. Der Richtungskörper liegt rechts an der Eioberfläche und schiebt sich ähnlich wie der Eikern zu einer Teilung an. Die Reifungsteilung war eine mitotische Äquationsteilung, der die erste Furchungsteilung antretende Eikern entwickelt ca. 22 Chromosomen, und dieselbe Chromosomenzahl ist somit auch im Richtungskörper zu finden. Der Eikern liegt in einem großen, aus Bildungsdotter bestehenden Plasmahofe, welcher nach vorn an die Nährkammer angrenzt. Am hinteren Eipole ist, ähnlich wie bei *Chironomus*, eine chromophile Substanz zu bemerken, die uns das Keimbahnplasma darstellt. Die erste Furchungsteilung ist eine eumitotische Teilung, der Kernteilung folgt eine Teilung des Plasmahofes, so daß jeder von den zwei ersten Furchungs-

kernen seinen eigenen Plasmahof besitzt. Diese zwei Furchungskerne gehen hernach die zweite Furchungsteilung ein, die ebenso wie die

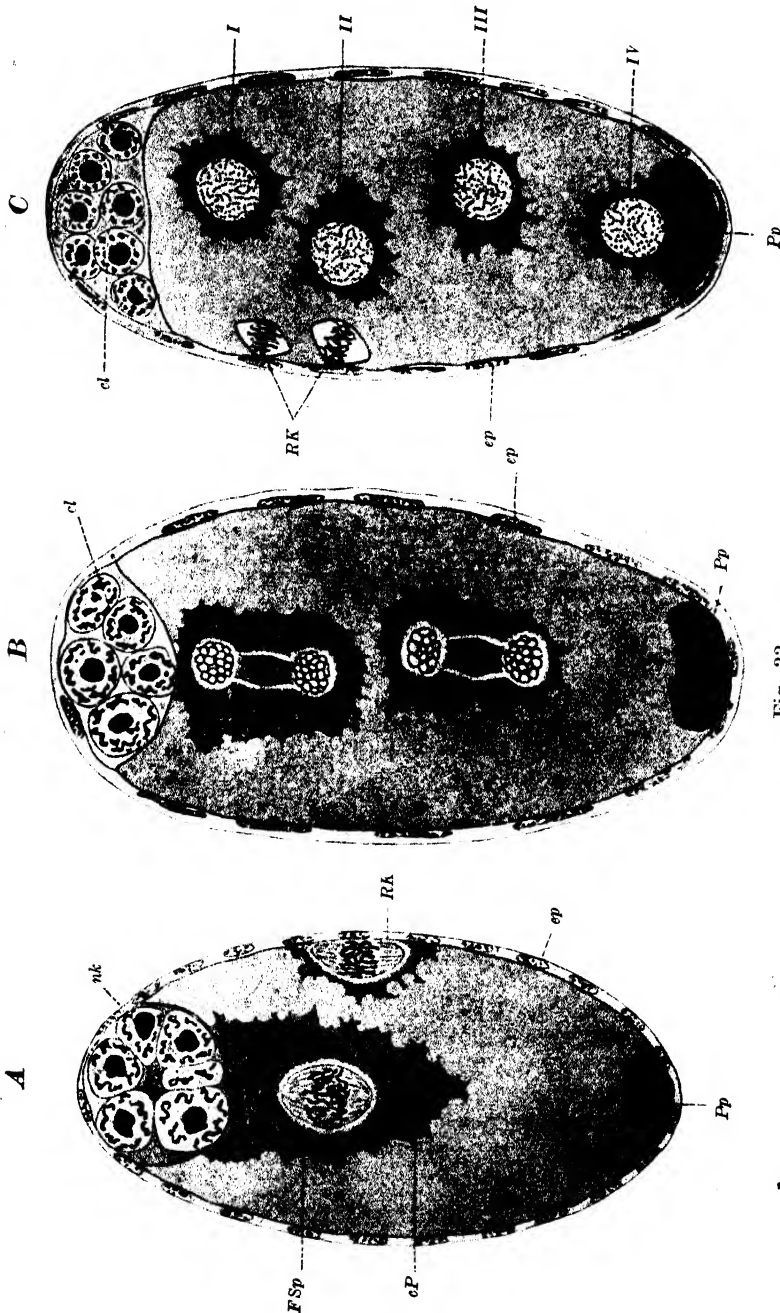


Fig. 33.

Miastor, wirkliche und optische Längsschnitte. A erste Furchungsspindel; B die zweite Furchungsteilung geht zu Ende; C vierzelliges Stadium; nk Nährzellen; RK Richtungskörper; FSp Furchungskörper; cP Plasmahof; Pp Keimbahnplasma; cl Corpus luteum; ep Follikelepithel; I-IV Furchungskernkerne (-kerne) (nach Kahle).

erste auf eumitotischem Wege zustande kommt. Diese Kernteilungen sind auf Fig. 33 B im Telophasestadium abgebildet. Jede von den zwei Teilungsfiguren ist in einem besonderen Plasmahofe gelegen, die

Entwicklung der vier Ruhekerne ist im Gange, an dem Keimbahnplasma sind keine Änderungen wahrzunehmen. Fig. 33 C zeigt uns ein Stadium nach vollendeter zweiter Furchungsteilung: Es sind hier vier Furchungskerne zu sehen, von denen die drei oberen isolierte Plasmahöfe besitzen, während der am nächsten des hinteren Epithels gelegene gegen das Keimbahnplasma verschoben erscheint, wodurch es zu einer Vereinigung seines Plasmahofes mit diesem gekommen ist. Links an der Eioberfläche sind zwei Teilungsfiguren zu sehen, die den Abkömmlingen des Richtungskörpers angehören.

Nun macht das Ei die dritte Furchungsteilung durch, die sich durch besondere Vorgänge auszeichnet: Alle drei oder nur einer oder nur zwei von den drei oberen Furchungskernen entwickeln eine mitotische Figur, in welcher, im Telophasestadium, zwischen den chromosomalen Tochterplatten noch eine chromosomale Mittelplatte zu sehen ist (Fig. 34a). Diese Mittelplatte kommt auf die Weise

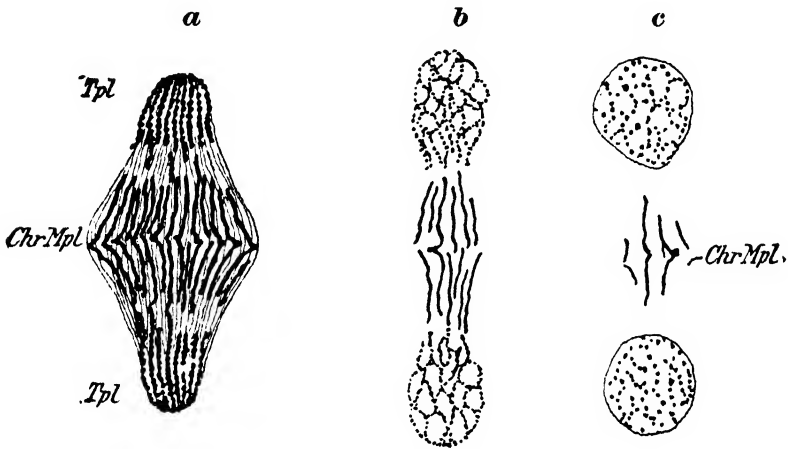


Fig. 34.

Miastor, Diminutionsmitose in drei auf einander folgenden Stadien (a—c); *Chr Mpl* Chromosomen-Mittelplatte; *Tpl* polare Tochterplatte (nach Kahle).

zustande, daß die Chromosomen, die gegen die Pole der Kernspindel wandern und dort die Tochterplatten aufbauen, Teile von sich in der Äquatorialebene der Kernspindel zurücklassen, welche an der Rekonstruktion der Ruhekerne (Fig. 34 b, c) nicht teilnehmen, sondern im Plasma gelegen, allmählich in Degeneration verfallen. Auf diese Weise kommt es in allen drei oder nur in einer oder nur in zwei Teilungen zu einer Chromatindiminution, wobei aber die ursprüngliche Chromosomenzahl erhalten bleibt. Im Gegensatz zu den Diminutionsvorgängen, die sich während der Teilung der drei oberen (oder besser gesagt, der drei vorderen) Furchungskerne beobachten lassen, ist die Teilung des vierten, teilweise im Bereiche des Keimbahnplasmas gelegenen Kernes eine gewöhnliche Eumitose, bei der es niemals zu einer Chromatindiminution kommt. Die Unterschiede, die im Aufbaue zwischen der hintersten und den vorderen Teilungsfiguren wahrzunehmen sind, veranschaulicht uns Fig. 35 A, in welcher rechts noch eine kleine Teilungsfigur zu sehen ist, die vom Richtungskörper herührt. Die beiden Abkömmlinge des hintersten (des vierten) Fur-

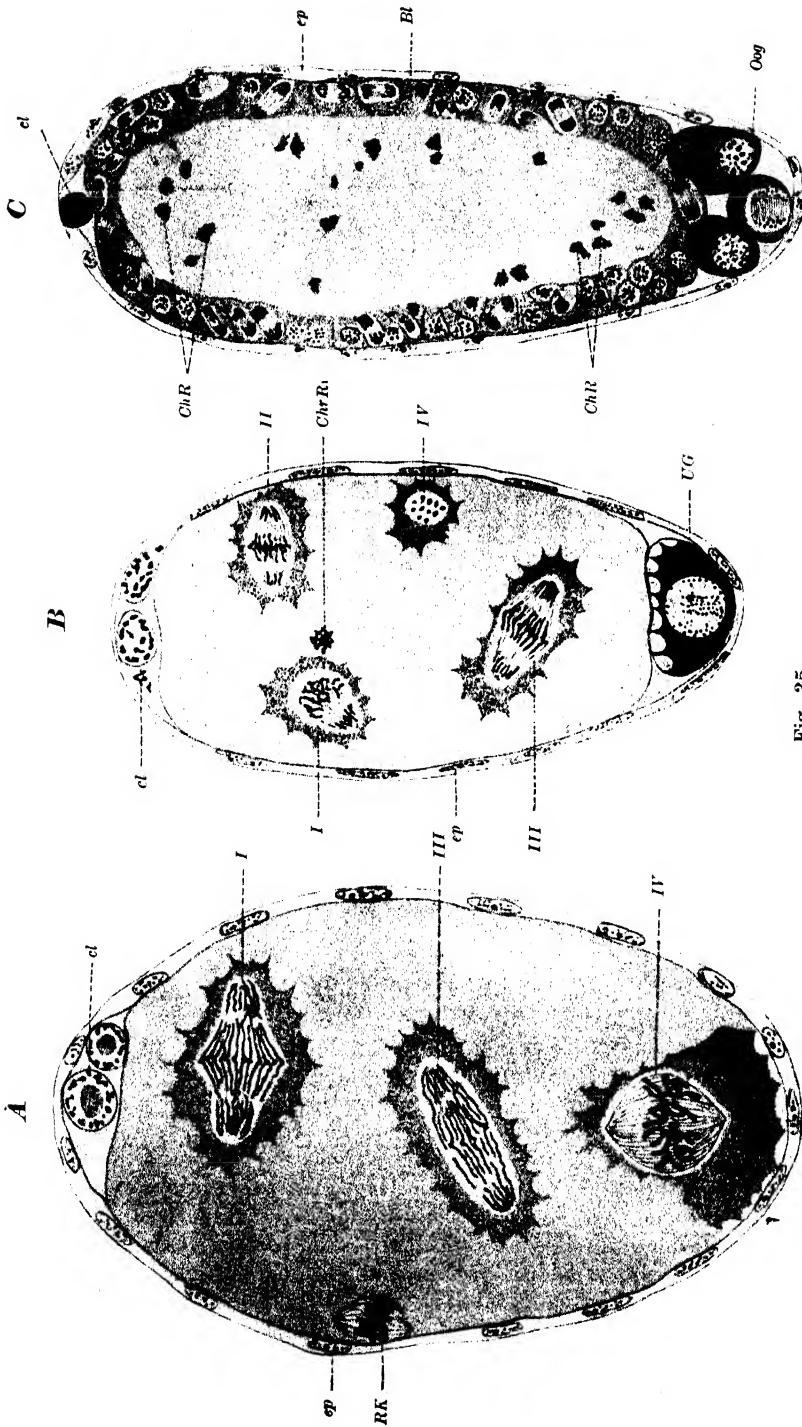


Fig. 35.

Miaslor, Längsschnitte. *A* erster Diminutionsvorgang; *B* zweiter Diminutionsvorgang; *C* Stadium mit entwickeltem Oberflächenepithel; *ChrR*, *ChrR*₁ Chromatinreste; *Oog* Oogonien; *Bl* Oberflächenepithel; die übrigen Bezeichnungen bedeuten dasselbe, wie auf den zwei vorangehenden Figuren (nach Kahle).

chungskernes verhalten sich nun recht verschieden: Der nach vorn gelegene wandert mit seinem Plasmahofe etwas gegen die Eimitte, während der nach hinten gelegene sich mitsamt dem Keimbahnplasma (welchem etwas Nahrungsdotter beigemischt ist) vom Ei abschnürt, wodurch es zur Anlage der ersten Urgeschlechtszelle kommt. Nach der dritten Furchungsteilung ist somit der Embryo aus 7 somatischen Furchungskernen und aus einer Urgeschlechtszelle zusammengesetzt. Von diesen somatischen Kernen enthält nur einer immer den vollen Chromatingehalt, ähnlich wie der Kern der Urgeschlechtszelle, während die übrigen 6 in ihrem Chromatingehalte diminuiert sein können. Den Diminutionsvorgang, der während der dritten Furchungsteilung stattfindet, bezeichnet Kahle als den ersten; seine Besonderheit liegt darin, daß er nicht für die drei vorderen Kerne des vierkernigen Stadiums unbedingt obligatorisch ist. Diesem Diminutionsvorgange folgt nun unmittelbar bei *Miastor* ein zweiter, welcher während der Teilung aller 7 somatischen Kerne immer zustande kommt und dazu noch mit einem Reduktionsvorgange verbunden auftritt. Die Chromosomen der 7 somatischen Kerne sollen, nach Kahle, eine Tendenz haben, Dyaden zu bilden (die uns aus der Spermato- und Ovogenese bekannt sind); während des Telophasestadiums (Fig. 35 B) werden zwei Tochterplatten und eine Mittelplatte entwickelt, deren Schicksal demjenigen der Mittelplatte entspricht, die während des ersten Diminutionsvorganges gebildet wird. Tochterplatten, an Querschnitten beobachtet, zeigen eine um die Hälfte verminderte Chromosomenzahl, was auf eine stattgefundene Chromosomenreduktion hinweist, womit gut die Tendenz der Chromosomen zur Dyadenbildung zusammenpaßt. Während bis zu diesem Stadium in den Tochterplatten ca. 22 Chromosomen nachzuweisen waren, beträgt die reduzierte Chromosomenzahl ca. 11. Durch die dritte Furchungsteilung wird also die Zahl der somatischen Kerne von 7 auf 14 erhöht; jeder von diesen 14 Kernen besitzt ein diminuiertes Chromatin und eine zur Hälfte reduzierte Chromosomenzahl, wodurch erst in diesem Stadium, was den Chromatingehalt anbelangt, eine allgemein geltende Differenz zwischen dem Soma und der ersten Urgeschlechtszelle (Fig. 35 B, *UG*) hergestellt wird. Da die erste Urgeschlechtszelle keine Teilung gleichzeitig mit der dritten Furchungsteilung der somatischen Kerne mitmacht, so sind in diesem Stadium im ganzen 15 Zellkerne vorhanden, von denen nur einer, nämlich jener der Urgeschlechtszelle, ein vollwertiges Chromatin enthält, was von einem Keimbahnelemente im voraus zu erwarten ist.

Während der weiteren Entwicklung ist ein großer Unterschied im Teilungstempo zwischen den somatischen Kernen und der Urgeschlechtszelle wahrzunehmen. Die rasch an Zahl zunehmenden Somakerne wandern alle an die Eioberfläche, teilen sich dort noch wiederholte Male und bauen auf diese Weise das Oberflächenepithel auf (Fig. 35 C), aus welchem erst nachträglich Zellen in den Dotter eintreten, wodurch es zur Bildung von Dotterzellen kommt. Unterdessen lassen sich am Blastos nur drei Teilungen feststellen, die erste Urgeschlechtszelle teilt sich nämlich in zwei Zellen, diese zwei in vier und diese vier in acht Geschlechtszellen. Damit hört die Vermehrung der Geschlechtszellen auf lange Zeit auf, um erst in viel älteren Entwicklungsstadien von neuem zu beginnen. Während der eben geschilderten Entwicklungsvorgänge läßt sich beständig zwischen den Soma- und Keimbahnkernen, was die Chromosomenzahl betrifft, die

vorher schon zustande gekommene Differenz wahrnehmen: Somakerne entwickeln die reduzierte (also ca. 11 Chromosomen), Geschlechtskerne dagegen die volle Chromosomenzahl (also ca. 22 Chromosomen). Da dem zweiten Diminutionsvorgange keine weiteren folgen, so ist damit der Unterschied im Chromatin- und Chromosomengehalt zwischen den Soma- und Geschlechtskernen, der beim Übergange vom 8- in das 15kernige Stadium zustande gekommen ist, auch während der weiteren Entwicklung erhalten; sämtlichen Somakernen kommt der diminuierte Chromatin- und reduzierte Chromosomengehalt, sämtlichen Keimbahnzellen dagegen der volle Chromatin- und Chromosomengehalt zu.

Wenn wir die Differenzierung der Geschlechtszellen bei *Chironomus confinis* und *Miastor metraloas* miteinander vergleichen, so ist ihnen folgendes gemeinsam: Bei diesen beiden Arten findet die Isolierung des Blastos vom Soma auf den jüngsten Furchungsstadien (bei *Chir. confinis* nach der zweiten, bei *Miastor metraloas* nach der dritten Furchungsteilung) statt, in beiden Fällen stammen sämtliche Geschlechtszellen von einem Furchungskerne ab. Anders verhalten sich in dieser Beziehung andere Insektenarten, für welche es sehr wahrscheinlich gemacht wurde, daß die Geschlechtszellen (die Polzellen) ihre Entstehung nicht einem, sondern mehreren Furchungskernen verdanken; solche Angaben machte für *Musca* Noack, für die Chrysomeliden (Coleopteren) Lécaillon und Hegner, für *Chironomus riparius* Hasper. Diese Verhältnisse deuten darauf hin, wie Hasper bemerkt, daß „der Prozeß der Polzellenbildung . . . in den verschiedenen Insektengruppen zu einem sehr verschiedenen Grad von Präzision gediehen (ist).“

Die Entwicklung der Geschlechtszellen, wie wir sie bei *Chir. confinis* und *M. metraloas* kennen gelernt haben, hat aber noch etwas Interessantes an sich: Wir sehen, daß sie am hinteren Eipol stattfindet, an welchem eine chromophile Substanz, das sog. Keimbahnplasma, gelegen ist. Dieses Keimbahnplasma wird in die Geschlechtszellen aufgenommen und verleiht ihnen, dem Soma gegenüber, eine dunklere Färbung. Es ist nun zu bemerken, daß ein ähnliches Keimbahnplasma auch bei anderen Insekten beobachtet wurde: Die erste Angabe darüber stammt von Metschnikoff, der bei einer Cecidomyide eine „dicke, dunkle Dottermasse gesehen hat, die seitens der Polzellen aufgenommen wird“; ähnlich gelegen und ähnlich in ihrer Beziehung zur Entwicklung der Geschlechtszellen sind die „Polscheibengranulationen“, die Noack bei *Musca* gefunden hat. Ein typisches, polar gelegenes Keimbahnplasma wurde weiter, seitens Hegner, bei den Chrysomeliden beschrieben. Dieser Autor konnte es bei *Leptinotarsa* und *Calligrapha* beobachten, während Wieman in dieser Frage eine andere (wie uns scheint, wenig zutreffende) Stellung einnimmt und es nur als eine Nähr-, nicht aber als eine Keimbahnsubstanz betrachtet. Zu den Keimbahnplasmen gehören auch fast gewiß diejenigen Gebilde, die Silvestri bei einer Reihe parasitischer Hymenopteren (*Oophthora semblidis*, *Ageniaspis fuscicollis*, *Encyrtus aphidivorus*, *Litomastix truncatellus*) unter dem Namen „Nucleolus“ beschrieben hat. Dieser Beweis wurde vor allem lückenlos für *Oophthora semblidis* erbracht, wo sich 2 mit dem Nucleolus vergesellschaftete Genitalkerne in gemeinschaftlichem Protoplasma, nach Art der Polzellen, von der noch im Ei zerstreuten Masse der Furchungskerne sondern. Die Ver-

folgung der durch den Nucleolus gekennzeichneten Zellen durch die ganze Embryogenese hindurch ergab, daß sich aus ihnen die Elemente der jungen Geschlechtsdrüse entwickeln, wodurch ihre Keimbahn natur festgelegt wurde. Allen diesen verschiedenen genannten Keimbahn plasmen kommt dies Gemeinsame zu, daß sie im Ei noch während der Ovogenese angelegt werden, um schließlich am hinteren Eipole Platz zu nehmen und in die Geschlechtszellen überzugehen; sie stellen uns somit eine Art von Keimbahnbestimmern dar und sind, wie uns scheint, einstweilen nicht mit anderen Keimbahnbestimmern [den Ektosomen bei *Cyclops* (Häcker), dem Giardina'schen Ring bei *Dytiscus* und dem Keimbahnbestimmer bei *Sagitta* (Elpatiewsky, Buchner)] direkt zu homologisieren.

Um einen Überblick darüber zu gewinnen, wie weit die der Entwicklung des Oberflächenepithels vorangehende Differenzierung der Polzellen in der Insektenwelt verbreitet ist, lasse ich eine Zusammenstellung derjenigen Arten (nach Hasper) folgen und bezeichne mit einem Sternchen jene von ihnen, bei welchen die sexuelle Natur der Polzellen ohne Zweifel steht: Phryganidae (Weismann), Coleopteren (**Clytra laeviuscula*, **Gastrophysa raphani*, **Chrysomela menthastri*, **Lina populi*, *L. tremulae*, *Agelastica alni* — Lécaillon, **Calligrapha multipunctata*, *C. bigsbyana*, *C. lunata*, *Leptinotarsa decemlineata* — Heger, Hymenopteren (*Encyrtus aphidivorus*, **Oophthora semblidis* — Silvestri), Dipteren (**Chironomus* — Weismann, Balbiani, **Tanypus* — Hasper, *Simulia* — Metschnikoff, *Cecidomyia* sp. — Leukart, **Miastor metraloas* — Kahle, *Musca vomitoria* — Weismann, Kowalewski, *Lucilia caesar* — Escherich, *Lucilia illustris*, *L. regina*, *Calliphora erythrocephala* — Noack, Graber), Aphanipteren (*Pulex canis* — Packard); „möglicherweise gehören auch die Pediculiden und Mallophagen hierher (vgl. Melnikow).“ Bezüglich des weiteren Verhaltens der Geschlechtszellen bei denjenigen Insektenarten, bei denen sie nach sehr frühzeitiger Differenzierung außerhalb des Embryos gelegen sind, ist noch zu bemerken, daß sie während der weiteren Entwicklung, sekundär in eine innigere Beziehung zum Embryo treten und schließlich am Hinterende des Keimstreifens zwischen diesem und dem Dotter anzutreffen sind.

Wir gehen nun zu denjenigen Fällen über, in welchen die Differenzierung der Geschlechtszellen in späteren Entwicklungsstadien, also gleichzeitig mit der Entwicklung des Oberflächenepithels oder erst hernach zustande kommt; in dieser Hinsicht herrscht in der Insektenwelt eine große Variabilität, die an Hand von einigen seitens Heymons angeführten Beispielen folgendermaßen aussieht: Während bei *Forficula*, den Aphiden und Lepidopteren (*Vanessa antiopa*) die Geschlechtszellen schon bald nach vollendeter Entwicklung des Oberflächenepithels zum Vorschein kommen, ist bei *Periplaneta* und *Gryllus campestris* ihre Entwicklung auf das Stadium verlegt, in welchem es schon zur Abtrennung des unteren Blattes gekommen ist, bei *Phyllo-dromia* erscheinen sie noch später und zwar erst vor der Ausbildung der Cölomsäckchen, schließlich bei einer Reihe von Insektenarten findet ihre Differenzierung erst in den Wänden der Cölomsäckchen statt (z. B. bei *Hydrophilus* nach Heider, bei *Doryphora* nach Wheeler). In diesem Kapitel werden wir aber nur diejenigen Fälle berücksichtigen, in welchen die Differenzierung der Geschlechtszellen knapp an die Furchungsvorgänge anschließt, und wenden uns den

betreffenden Vorgängen bei *Forficula* zu: Sobald es im Bereiche des Oberflächenepithels zur Entwicklung der aus zylindrischen Zellen aufgebauten, seitlich gelegenen Längsstreifen gekommen ist, die uns die Anlage des Keimstreifens darstellen, findet am hinteren Eipole die Bildung der Genitalanlage statt. „Es schiebt sich dort (nach Heymons) eine größere Anzahl von Zellen in den Dotter ein, die sich zwar anfänglich noch nicht von den Blastodermzellen unterscheiden, aber bald durch ihre größer werdenden, hellen Kerne ein ganz charakteristisches Aussehen gewinnen: es sind die Geschlechtszellen. Dieselben vermehren sich lebhaft durch weitere Teilungen und bilden sodann einen kugeligen, als Geschlechtsanlage zu bezeichnenden Körper, der unterhalb des hinteren Eipoles anzutreffen ist. Ein

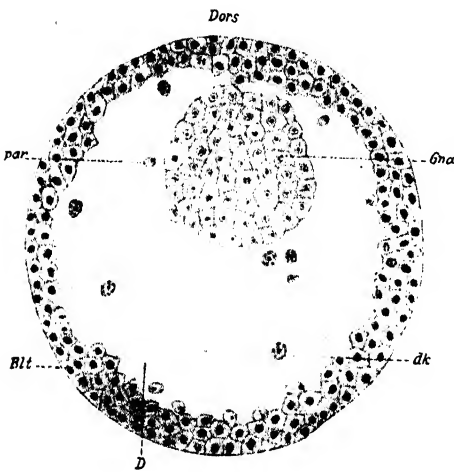


Fig. 36.

Forficula. Querschnitt durch ein Ei in der Nähe des hinteren Poles. *Dors* Dorsal-
seite des Eies; *Gna* Geschlechtszellen; *Blt*
Oberflächenepithel; *D* Dotter; *dk* Dotter-
kern, *par* Paracyten (nach Heymons).

Schnitt durch die Genitalanlage ist in Fig. 36 abgebildet. Was diesen Vorgang von der Entwicklung der Polzellen bei den Dipteren unterscheidet, das ist die große Zellenzahl, die an der Ent-

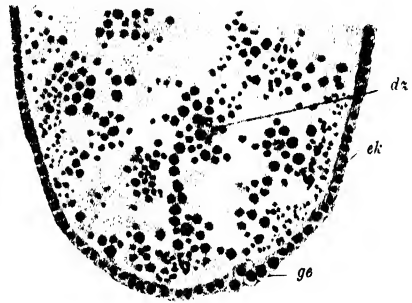


Fig. 37.

Donacia. Fragment von einem Sagittalschnitt. Stadium mit entwickeltem Oberflächenepithel; *dz* Dotterzellen; *ek* Oberflächenepithel; *ge* Geschlechtszellen (nach Hirschler).

wicklung der Genitalanlage beteiligt ist, wodurch eine Herleitung der Geschlechtszellen von bestimmten Furchungskernen unmöglich wird.

Ähnlich wie bei *Forficula*, nur etwas früher, findet die Entwicklung der Geschlechtszellen (nach Hirschler) bei einem Repräsentanten der Coleopteren, nämlich bei *Donacia crassipes*, statt. „Besichtigen wir ein Stadium mit vollkommen entwickeltem Oberflächenepithel (Fig. 37), so erkennen wir am hinteren Eipol, etwas ventralwärts, eine kleine Zellenanhäufung, die aus größeren Elementen aufgebaut ist als das übrige Oberflächenepithel. Sowohl an Quer-, wie auch an Längsschnitten durch das Ei hat diese Zellenanhäufung die Form eines ovalen Gebildes, welches ein wenig über das Blastoderniveau erhoben ist. . . . Bei der Besichtigung gefärbter Eier in toto erscheint diese Zellenanhäufung, die die Geschlechtsanlage vorstellt, als ein kleines vorgewölbtes Scheibchen, das auf seiner Oberfläche kleine höckerartige Auftreibungen zeigt, die durch das größere Vorragen mancher Geschlechtszellen verursacht werden. Die Entwicklung dieser Geschlechtsanlage wird aus dem Stadium jüngerer Stadien ersichtlich,

in welchen sich am hinteren Eipole eine Zellenanhäufung befindet, welche noch keine histologische Differenzierung zeigt. Erst nachdem das Oberflächenepithel an der Ventralseite des Eies angelegt ist, rückt diese Zellenanhäufung an die Oberfläche und zeigt an den Präparaten eine kleine farbige Differenzierung, die aber erst nach vollendeter Entwicklung des Oberflächenepithels deutlich hervortritt“. Auf Grund solcher Bilder kommt Hirschler für *Donacia* zum Schlusse: Die Genitalzellen sind ontogenetisch älter als die Keimblätter.

Diese zwei Beispiele genügen, wie uns scheint, um sich über diejenigen Fälle der Geschlechtszellenentwicklung eine Vorstellung zu machen, in welchen sie gleichzeitig mit der Entwicklung des Oberflächenepithels oder knapp nach seiner Anlage stattfindet. In all diesen Fällen, worauf schon Heymons hinweist, sind die Geschlechtszellen, ähnlich wie die Polzellen anderer Insekten, immer am hinteren Eipole, und zwar am hinteren Rande der Keimanlage gelegen, von wo sie erst nachträglich, während der weiteren Entwicklung, eine Wanderung nach vorn antreten. In allen Fällen, die wir bis jetzt kennen gelernt haben (von denjenigen abgesehen, wo die Geschlechtszellen erst im Mesoderm zum Vorschein treten), hatten die Geschlechtszellen bei ihrem ersten Erscheinen immer dieselbe Lage; sie waren nämlich nicht nur am oder in der Nähe des hinteren Eipoles anzutreffen, sondern sie waren noch dazu immer an der Eioberfläche gelegen. In dieser zuletzt genannten Beziehung weicht von einer Reihe von Insektenarten eine Collemböle, nämlich *Isotoma cinerea*, ab, bei welcher Philpitschenko die junge Genitalanlage tief im Dotter gelegen finden konnte. Die betreffenden Verhältnisse beschreibt er folgendermaßen: Bei Embryonen, bei welchen es schon zur Entwicklung des Oberflächenepithels gekommen, ist der Dotter „in einzelne Bezirke geteilt, aber es sind nur . . . sehr wenige Zellen in demselben enthalten . . . Die einen dieser im Dotter zurückgebliebenen Zellen liegen einzeln . . . und stellen Dotterzellen . . . dar. Außerdem befindet sich im Dotter, und zwar näher zum künftigen Hinterende des Embryos, ein kleines Häufchen dicht aneinanderliegender Zellen: diese . . . repräsentieren die Genitalanlage, welche bei *Isotoma* gleichzeitig mit dem Oberflächenepithel entwickelt wird“. Auf diesem Stadium sind zwischen den Zellen des Oberflächenepithels, den Dotter- und den Geschlechtszellen noch keine bemerkbaren Unterschiede vorhanden, sondern diese treten erst während der weiteren Entwicklung zum Vorschein. „Was nun den Ursprung dieser Genitalanlage anbetrifft, so konnte ich leider, sagt Philpitschenko, nicht mit Gewißheit feststellen, aus welcher Zelle oder aus welchen Zellen des vorhergehenden Stadiums sie hervorgeht. Allein die stets genau bestimmte Lage dieser Anlage im Dotter, sowohl auf diesem Stadium, wie auch auf den nachfolgenden, berechtigen mich zur Annahme, daß dieselbe vielleicht aus einer bestimmten inneren Zelle des 32-zelligen, vielleicht auch schon des 16-zelligen Stadiums hervorgeht.“ Wir haben hier also bei einem Apterygoten, ähnlich wie bei vielen Pterygoten, mit einer frühen Sonderung der Genitalanlage zu tun, die zuerst nicht an der Eioberfläche, sondern tief im Dotter zum Vorschein tritt und durch dieses Verhalten eigentümlich erscheint.

Nachdem wir nun die Haupttypen der Geschlechtszellendifferenzierung kennen gelernt haben, wollen wir uns einer allgemeineren, zuerst seitens Heymons aufgestellten Frage zuwenden, nämlich der

Frage, ob es beim heutigen Stande unseres Wissens angeht, bei den Insekten von einer Abstammung der Geschlechtszellen von bestimmten Keimblättern zu sprechen. Diese Frage findet ihre Berechtigung insofern, als wir doch wissen, daß es neben der Geschlechtszellenentwicklung, die der Bildung des Oberflächenepithels vorangeht oder gleichzeitig mit ihr stattfindet, auch Fälle gibt, in welchen die Geschlechtszellen erst nach der Abtrennung des unteren Blattes in dem äußeren, oder noch später, dann im Bereiche des metamer gegliederten Mesoderms zum Vorschein treten, weswegen man im vorletzten Falle von einer ektodermalen, im letzteren von einer mesodermalen Geschlechtszellenabstammung sprechen könnte. Auf diese Frage, die sich Heymons zuerst aufstellte, gab dieser Autor auch zuerst eine Antwort, welcher sich hernach sämtliche Insektenembryologen anschlossen. Zu dieser Antwort kommt Heymons auf folgende Weise: Er weist darauf hin, daß bei einer Reihe von Insekten (Diptera, Aphidae und andere, die schon vorher aufgezählt wurden) die Entwicklung der Geschlechtszellen der Entwicklung der Keimblätter vorangeht, und verknüpft damit die seinerseits bei *Forficula* beobachteten Verhältnisse, wo die Geschlechtszellen „am hinteren Ende des Eies von der noch völlig undifferenzierten Blastodermis aus zur Anlage kommen“. Indem er auf die Einfachheit der Organisation bei dieser Form hinweist, geht er zu den nahe verwandten Orthopteren über und hebt hervor, daß bei *Periplaneta orientalis* und *Gryllus campestris* die Geschlechtszellen sich als solche nach der Abtrennung des unteren Blattes, am Hinterende des Keimstreifens, im Bereiche des Ektoderms erkennen lassen, bei *Phyllodromia germanica* und *Gryllus* an derselben Stelle und zu derselben Zeit angelegt werden, sich aber als besondere Zellenart erst im Bereiche des Mesoderms manifestieren; dagegen bei einer Reihe anderer Insektenarten, die uns eben Beispiele für eine extrem verspätete Manifestation der Geschlechtszellen abgeben, sind sie als differente Zelle überhaupt erst in den Rändern der Cölomsäckchen wahrzunehmen. Auf Grund dieser Zusammenstellung kommt Heymons zu folgenden Schlüssen: „Je nachdem die Geschlechtszellen etwas früher oder später zur Differenzierung gelangen, gehören sie scheinbar dieser oder jener Schicht des Embryo an. . . die bisher gültige Anschauung, daß die Geschlechtszellen der Insekten durch Umwandlung von Mesodermzellen entstehen, muß als eine irrige fallen gelassen werden. Ebenso wenig werden wir die Geschlechtszellen von irgend einem anderen Keimblatte ableiten dürfen. . . Wir werden vielmehr zu der Annahme geführt, daß die Geschlechtszellen der Insekten Zellen sui generis sind, die insofern in einem bestimmten Gegensatz zu den übrigen Körperzellen stehen, als sie gleich von vornherein von der Gewebsbildung ausgeschlossen werden. Es würde vielleicht, lesen wir weiter, der Schluß berechtigt sein, daß auch in denjenigen Fällen, in welchen das Auftreten der Geschlechtszellen erst in relativ späten Stadien beobachtet werden konnte, die tatsächliche Trennung zwischen somatischen und Geschlechtszellen in Wirklichkeit doch schon sehr viel früher durchgeführt ist.“ Daraus folgt nun bei Heymons die Vermutung, daß es auch bei den Insektenvorfahren (den Onychophoren und Anneliden) gewiß gelingen wird, die Geschlechtszellen auf einem viel jüngeren Stadium zu entdecken, als dies bis jetzt geschehen ist, was im ganzen genommen keinen Zweifel darüber zu hegen erlaubt, daß Heymons einig mit allen späteren

Autoren die frühe Geschlechtszellendifferenzierung für eine primäre und phylogenetisch alte Erscheinung hält. Diesen Standpunkt Heymons' haben wir hier deswegen deutlich hervorgehoben, weil Philipstschenko behauptet, Heymons habe in seiner *Scolopendra*-Arbeit seine früheren Anschauungen „schröff“ geändert. Diese Behauptung Philipstschenko's beruht auf einem Mißverständnis, welches davon kommt, daß er die Frage nach dem phyletischen Werte der frühen, in manchen Fällen latenten und somit hypotetischen Differenzierung der Geschlechtszellen, welche Heymons in seiner Dermapteren- und Orthopterenarbeit behandelt, mit der Frage nach dem phyletischen Werte des wahrnehmbaren Auftretens der Geschlechtszellen, mit welcher sich Heymons in seiner *Scolopendra*-Arbeit befaßt, durcheinander gemengt hat. Es ist nämlich doch etwas anderes zu fragen, ist die frühe Differenzierung der Geschlechtszellen überhaupt eine primäre Erscheinung, und wiederum etwas anderes, wenn man fragt, ob das frühe, manifeste (wahrnehmbare) Auftreten der Geschlechtszellen eine primäre Erscheinung ist. Auf diese zweite Frage gibt nun Heymons eine Antwort auf Grund der Verhältnisse, die aus der Entwicklung der Insektenvorfahren (Myriopoden-*Scolopendra*, Anneliden) sich ergeben. „Erst längere Zeit nach Beendigung der Embryonalentwicklung kommt es, nach Heymons, bei *Scolopendra* zum Auftreten von deutlich erkennbaren Genitalzellen . . . Allerdings ist hervorzuheben, daß sich auch bei *Scolopendra* am Hinterende der Embryonalanlage eine Keimstelle vorfindet; „an ihr bildet sich gleichfalls eine Anhäufung von Zellen, die aber noch durch keine bestimmten Merkmale äußerlich gekennzeichnet sind, die aber durch Wanderung nach vorn schließlich in die Epithelschicht der . . . Cölomsäckchen eingeschlossen werden.“ An einer anderen Stelle lesen wir bei Heymons: „Beim Scolopender (muß) . . . schon verhältnismäßig frühzeitig noch innerhalb des Eies . . . eine bestimmte Verteilung des Keimplasmas stattgefunden haben . . . Diese Verteilung des Keimplasmas, welche freilich nur erschlossen, aber nicht mehr durch direkte Beobachtung festgestellt werden kann, muß zurzeit der Sonderung der Keimblätter erfolgen . . .“ Alle diese Aussagen Heymons' lassen nun keinen Zweifel darüber, daß er eine frühe Sonderung der Genitalzellen bei den Insektenvorfahren für sehr wahrscheinlich hält, obwohl diese nicht direkt zu beobachten, sondern nur theoretisch zu erschließen ist, was wohl seinen Grund darin hat, daß bei diesen Vorfahren das manifeste, wahrnehmbare Auftreten der Genitalzellen auf sehr späten Entwicklungsstadien erfolgte. Angesichts nun dessen, daß bei den Insektenvorfahren (denn ähnlich verhalten sich auch, nach unserem heutigen Wissen, die *O n y c h o p h o r a*) das Manifestwerden der Geschlechtszellen auf späten Entwicklungsstadien erfolgt, folgert Heymons, „daß es bei den . . . Insekten wohl erst sekundär zu einer . . . Beschleunigung in der deutlichen Absonderung und Differenzierung der Fortpflanzungszellen gekommen sein wird . . .“ Mit dieser Anschauung stehen nun, was hervorzuheben ist, die Tatsachen in einem weitgehendem Einklange, denn wir haben schon vorher angegeben (siehe die Zusammenstellung der betreffenden Insektenarten nach Hasper), daß die ganz besonders frühe Differenzierung der Geschlechtszellen bei den Dipteren, Hymenopteren und Coleopteren beobachtet wurde, also bei Insektengruppen, die den phyletisch jüngeren Pterygoten angehören, während bei den älteren Orthopteren und Dermapteren die

Geschlechtszellendifferenzierung zwar auch verhältnismäßig frühe, aber doch schon nach der Entwicklung des Oberflächenepithels zustande kommt; und ähnlich wie die letzteren verhält sich auch in dieser Beziehung *Lepisma* (Heymons), bei welcher die Geschlechtszellen gleichzeitig mit der Absonderung des unteren Blattes zum Vorschein treten. Mit dieser Anschauung würden auch weiter gut die Angaben zu vereinigen sein, die die Differenzierung der Geschlechtszellen bei *Isotoma* betreffen; es läßt sich hier zwar, nach Philiptschenko, in einem Stadium, welches schon ein Oberflächenepithel besitzt, im Dotter eine Zellenhäufung als die Genitalanlage erkennen, es sind aber in diesem Stadium (sagt Philiptschenko) „zwischen den Blastodermzellen, den Dotterzellen und den Zellen der Genitalanlage, wie aus der Abbildung zu ersehen ist, noch keine einigermaßen bemerkbaren Unterschiede vorhanden, sondern diese treten erst später auf.“

Fassen wir nun kurz das vorhergesagte zusammen, so kommen wir zu folgenden Schlüssen: Es ist anzunehmen, daß bei den Insekten allgemein die Sonderung der Keimbahn- von den somatischen Zellen in frühen Stadien stattfindet und der Entwicklung der Keimblätter vorangeht, woraus folgt, daß sie keine Keimblätterderivate darstellen; angesichts dessen aber, daß bei den Insektenvorfahren die Geschlechtszellen erst spät ein besonderes Aussehen gewinnen, ist ihre frühe cytologische Differenzierung bei den Insekten als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten.

II. Entwicklung des Keimstreifens und der Embryonalhüllen.

An Insekteneiern, bei welchen die Furchung abgelaufen ist, lassen sich folgende Bestandteile unterscheiden: Im Einnieren sind die Dotterzellen gelegen, von außen ist das Ei durch das Oberflächenepithel bedeckt, welches gewöhnlich die ganze, selten nur einen Teil seiner Oberfläche einnimmt; oberflächlich, am oder in der Nähe des hinteren Eipoles, ist in vielen Fällen die Genitalanlage zu finden. Im Bereiche des Oberflächenepithels ist es zur Entwicklung von zwei Regionen gekommen, die sich voneinander mehr oder weniger histologisch unterscheiden; von diesen ist die eine aus höheren Zellen aufgebaut und hat bei Außenbetrachtung die Form einer Scheibe oder eines Streifens, während die zweite, die die erstere allseits umringt, aus abgeplatteten Zellen besteht. Die erstere von ihnen stellt uns die Keim-, die zweite die Hüllenanlage vor.

Der weitere Schritt, den nun das Insektenei in seiner Entwicklung macht, kommt durch zweierlei Vorgänge zustande, die annähernd gleichzeitig verlaufen, nämlich durch die Ausbildung der Embryonalhüllen und des sog. unteren Blattes. Indem wir uns in diesem Kapitel dem ersteren zuwenden, ist zu bemerken, daß bei den Insekten, im allgemeinen, zwei Hüllen zu unterscheiden sind, nämlich die Serosa und das Amnion. Die Serosa ist ein Derivat der Hüllenanlage, während sich das Amnion aus der Randzone der Keimanlage entwickelt, deren zentrale Partie uns sodann den eigentlichen Embryo, oder den sog. Keimstreifen darstellt. Angesichts dessen, daß keine von den Hüllen dauernd dem Körper des Embryo eingefügt wird und sie schließlich,

ohne am Aufbaue des Embryos teilzunehmen, zu Ende der Embryonalentwicklung in Degeneration verfallen, ist die allgemein gebrauchte Bezeichnung „Keimanlage“ insofern unrichtig, daß sich aus ihr neben dem Keimstreifen auch ein rein provisorisches Organ, nämlich das Amnion, entwickelt.

In bezug auf die Zahl und Qualität, in welcher die Embryonalhüllen bei den Insekten auftreten, lassen sich ungezwungen einige Typen unterscheiden: Ein Typus nämlich, in welchem beide Hüllen (Serosa und Amnion) vorhanden sind, ein zweiter, welchem nur die Serosa und ein dritter, welchem nur das Amnion zukommt, schließlich ein vierter, in welchem überhaupt keine Hüllen entwickelt werden. Unter dem Namen *Insecta amniota* versteht man diejenigen Arten, welche ein Amnion besitzen, während man mit dem Namen *Insecta anamnia* diejenigen Arten bezeichnet, denen überhaupt eine Hüllenentwicklung abkommt.

1. Arten, bei denen es zur Entwicklung beider Embryonalhüllen kommt.

Um über die Entwicklung der Embryonalhüllen bei den diesem Typus angehörigen Arten ins klare zu kommen, betrachten wir die betreffenden Vorgänge bei den Coleopteren und zwar zuerst, wie sich die Ausbildung der Hüllen bei der Besichtigung des Eies in toto darstellt. In dieser Beziehung liegen uns neuere gründliche Beobachtungen vor, die am Ei von *Dytiscus marginalis* seitens Korschelt und Blunck angestellt wurden. Betrachten wir so ein Ei, von der Ventralseite, so begegnen wir hier (Fig. 38 A) der Keimanlage, die ein streifenförmiges Aussehen hat, gegen den hinteren Eipol verschoben liegt und am lebenden Ei als ein helleres Feld auf dunklerem Grunde erscheint, welcher uns die den übrigen Teil der Eioberfläche einnehmende Hüllenanlage darstellt. Eine kurze Strecke vor dem Hinterende der Keimanlage ist eine sichelförmige Querrinne (*qr*) zu sehen, die mit einer median verlaufenden Längsrinne (die wir einstweilen beiseite lassen) in Verbindung steht. Hinter dieser Rinne ist eine sichelförmige Querwulst gelegen (*qf*), die das äußerste Hinterende der Keimanlage ausmacht und die zu beiden Seiten der Querrinne in die vorderen Partien der Keimanlage übergeht. Diese Querwulst verdient deswegen eine besondere Beachtung, weil sie uns die frisch angelegte Amnionfalte darstellt, die wegen ihrer Lage am Hinterende des Keimstreifens als Schwanzfalte bezeichnet wird. Vor dieser Schwanzfalte begegnen wir dagegen, wie schon vorher gesagt wurde, der sichelförmigen Querrinne, in welcher uns die Anlage der Amnionhöhle gegeben ist. Während der weiteren Entwicklung umfaßt diese Schwanzfalte die Seitenränder des Keimstreifens, und indem sie weiter nach vorn wächst, bedeckt sie allmählich den Keimstreifen, wodurch die Amnionhöhle, die ihren Anfang der Querrinne verdankt, erheblich an Umfang zunimmt und nach vorn offen steht, dorsal aber durch den Keimstreifen und ventral durch die Amnionfalte begrenzt wird. Dieses Entwicklungsstadium gibt uns Fig. 38 B wieder: Die Amnionfalte hat den Keimstreifen bis annähernd zur Hälfte überwachsen, und indem sie beiderseits nach vorn vorspringt, beginnt sie jetzt auch das Vorderende des Keimstreifens zu umfassen. Auf einem etwas älteren Stadium entwickelt sich am vorderen Rande des Keimstreifens (Fig. 38 C) einen Halbringwulst, der uns die vordere Amnionfalte, die

sog. Kopffalte (*kf*), darstellt; er vereinigt sich hernach beiderseits mit den vorspringenden Teilen der Schwanzfalte, wodurch es schließlich zur Entwicklung einer geschlossenen Ringfalte kommt. In diesem Stadium ist von dem Keimstreifen, durch die seitens der Ringfalte begrenzte Öffnung, nur seine vordere und mittlere Region zu sehen, während seine übrigen Teile unsichtbar sind und unter der Amnionfalte zu liegen kommen; durch die genannte Öffnung, die durch das weitere konzentrische Vorwachsen der Ringfalte immer mehr eingeengt wird (Fig. 38 D), steht die zwischen der Amnionfalte und dem

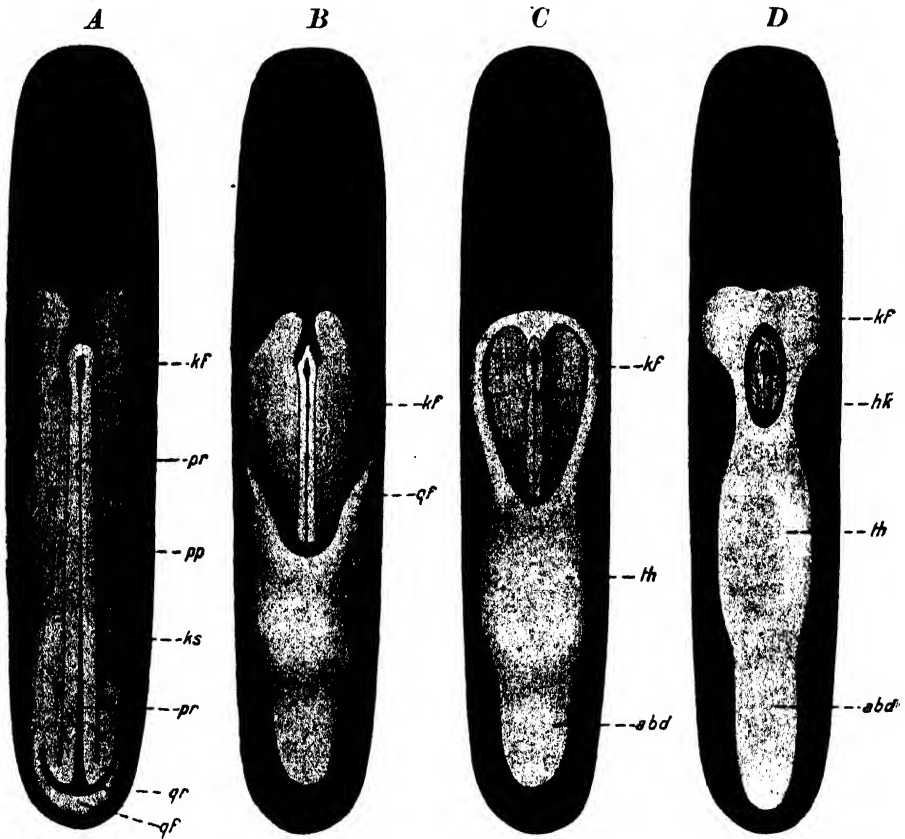


Fig. 38.

Dytiscus, Eier in toto von der Ventralseite gesehen. Stadien steigenden Alters (A—D) zur Erläuterung der Entwicklung des Keimstreifens und der Amnionfalten; *kf* Kopffalte; *pr* Primitivrinne; *pp* Mittelplatte; *ks* Seitenplatte; *qr* Querrinne; *gf* hintere Amnionfalte; *th* Thorax; *abd* Abdomen; *hk* halsartige Einschnürung (nach Blunck).

Keimstreifen gelegene Amnionhöhle noch mit der Außenwelt in Verbindung. Schließlich wird aber auch diese Öffnung durch die wachsende Amnionfalte geschlossen, wodurch dann eine allseitige Begrenzung der Amnionhöhle hergestellt ist.

Obwohl uns die Beobachtung des Eies in toto, bezüglich der Entwicklung der Amnionfalten, über eine Reihe wichtiger Details unterrichtet, gewinnen wir eine tiefere Einsicht in diesen Vorgang erst auf Grund eines Studiums von Schnittserien. Wir wollen nun diesen

Vorgang mittels dieser Methode kennen lernen und ihn ebenfalls bei einem Käfer, nämlich der *Donacia crassipes*, (nach den Angaben Hirschler's) verfolgen. Da dieser Vorgang bei *Donacia* im ganzen ähnlich wie bei *Dytiscus* verläuft, können wir uns bei der Besprechung der *Donacia*-Stadien auf die entsprechenden *Dytiscus*-Stadien berufen und somit die Schnittbilder auf die Totalbilder zurückführen. Beschichtigen wir nun an einem Sagittalschnitte ein *Donacia*-Stadium, an welchem es am Hinterende der Keimanlage zur Entwicklung der Querrinne und des Querwulstes gekommen ist. Wir sehen hier (Fig. 39) am Hinterende eine aus zwei Blättern bestehende Falte, die nach oben, d. i. ventralwärts, gekrümmt ist und deren Ende uns den Querwulst im Querschnitt darstellt. Diese Falte ist eben die hintere Amnionfalte (auch Schwanzfalte genannt), die von hinten eine Höhle (*amh*) begrenzt; in dieser Höhle, die der quer durchschnittenen Querrinne (bei *Dytiscus*) entspricht, haben wir die Anlage der Amnionhöhle, welche ventralwärts mit der Außenwelt in Verbindung steht und von vorn von dem Keimstreifen (*k*) begrenzt wird. Die Schwanzfalte ist, wie gesagt wurde, doppel-

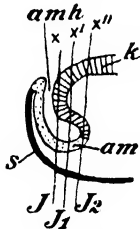


Fig. 39.

Fragment von einem Sagittalschnitte, schematisch dargestellt, zur Erläuterung der Entwicklung der hinteren Amnionfalte; *amh* Amnionhöhle; *am* Amnion; *s* Serosa; *k* Keimstreifen (nach Hirschler).

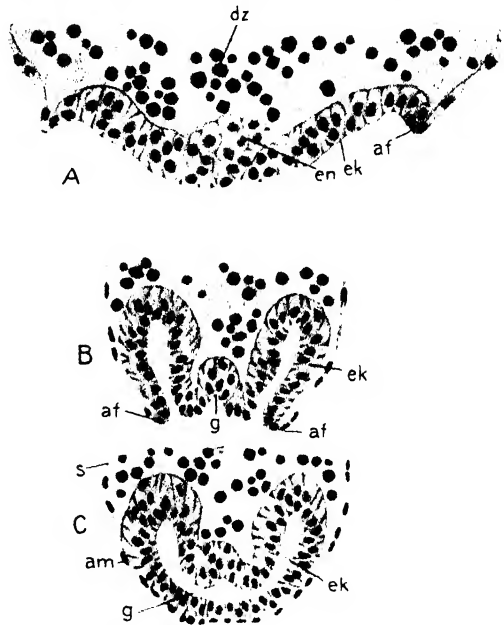


Fig. 40.

Donacia drei Querschnitte (A—C) zur Erläuterung der Entwicklung der Embryonalhüllen. *af* Amnionfalte; *dz* Dotterzelle; *ek* äußeres Keimstreifepithel; *en* unteres Blatt; *g* Gastralrinne; *s* Serosa; *am* Amnion (nach Hirschler).

wandig, also eine echte Falte, deren innere Wand das Amnion (*am*), deren äußere die Serosa (*s*) ausmacht. Ventralwärts geht das Amnion in die Serosa über, dorsalwärts und nach vorn schließt das Amnion an den Keimstreifen an, dorsalwärts und nach vorn geht die Serosa in das übrige Hülleneipithel über, welches wir von nun an auch mit dem Namen Serosa bezeichnen. Während der weiteren Entwicklung, wie wir das schon am *Dytiscus*-Ei beobachtet haben, wächst die Schwanzfalte nach vorn, bedeckt einen Teil des Keimstreifens und entwickelt zu beiden Seiten des Keimstreifens nach vorn vorspringende Auswüchse. Wenn wir einen Querschnitt, der die Enden dieser Auswüchse getroffen hat, studieren (Fig. 40 A), so ist hier folgendes wahr-

zunehmen: Median liegt auf resp. unter dem Dotter der Keimstreifen, der rechts und links in zipfelartige Ausstülpungen (*af*) übergeht, die uns die beiderseitigen Auswüchse der Schwanzfalte, also die Amnionfalte im Querschnitte darstellen. Wie am vorher besprochenen (schematischen) Sagittalschnitte finden wir auch hier die Amnionfalte doppelwandig; ihre innere Wand, die das Amnion ausmacht, ist aus hohen Zellen, ähnlich wie der Keimstreifen aufgebaut, woraus sich ergibt, daß das Amnion sich aus den Randpartien der Keimanlage entwickelt und somit gleichen Ursprungs mit dem Keimstreifen ist; ihre äußere Wand, die aus einem abgeplatteten Epithel besteht, stellt uns die Serosa dar, die einfach eine Fortsetzung der Hüllenanlage ist und auch tatsächlich dieser ihre Entstehung verdankt. Besichtigen wir einen Querschnitt, der mehr nach hinten die lateralen Auswüchse der Schwanzfalte getroffen hat, so begegnen wir (Fig. 40 B) hier zu beiden Seiten des Keimstreifens mächtig entwickelten Amnionfalten (*af*), die im Begriffe sind, den hier vorgewölbten Keimstreifen von der Ventralseite zu überwachsen. Ihre Wände sind, ähnlich wie im vorher besprochenen Schnitte, aus einem dicken Amnion und einer dünnen Serosa aufgebaut; zu beiden Seiten des Keimstreifens sehen wir hier die Amnionhöhle, die ventralwärts offen steht und von den Seiten durch die Amnionfalten begrenzt wird. Schließlich besichtigen wir noch einen Querschnitt aus derselben Serie, der den Embryo noch mehr nach hinten getroffen hat und auf der Höhe derjenigen Keimstreifenspartie zu liegen kommt, die von der Ventralseite schon vollkommen durch die Amnionfalte bedeckt ist: Wir sehen, daß es hier (Fig. 40 C) unter dem Keimstreifen zur Verlötung der rechten mit der linken Amnionfalte gekommen ist, wobei die gegenüber liegenden Amnion- und Serosen, jede für sich, miteinander zu einheitlichen Epithelien verwachsen sind. Zwischen dem Amnion (*am*) und dem Keimstreifen (*ek*) finden wir eine Höhle, die auf diesem Querschnitte allseits begrenzt erscheint und uns die Amnionhöhle darstellt. Die zwei zuletzt genannten Querschnitte geben uns einen genaueren Aufschluß über die Art, auf welche sich die Überwachsung des Keimstreifens seitens der Amnionfalte vollzieht. Wir erinnern uns, daß bei *Dytiscus* (ähnlich auch bei *Donacia*) diese Falte zuletzt zu einer Ringfalte wird, die eine Öffnung begrenzt, durch welche die Amnionhöhle noch einstweilen nach außen ausmündet; durch ein konzentrisches Vorwachsen dieser Ringfalte kommt es zu einer Verlötung ihrer Ränder, die auf dieselbe Weise verläuft, wie wir das auf den Querschnitten, Fig. 40, gesehen haben. Durch diesen Vorgang haben somit die Serosa und das Amnion jede Verbindung miteinander verloren; und es ist schließlich zur Entwicklung zweier Säcke, eines äußeren und eines in ihm gelegenen, inneren gekommen. Der äußere Sack, der die ganze Eioberfläche umfaßt, ist aus dem platten Serosa-Epithel aufgebaut, während der innere Sack, der an der Ventralseite des Eies zwischen der Serosa und dem Dotter gelegen ist, aus zwei an ihren Rändern miteinander zusammenhängenden Teilen besteht: nämlich aus dem Keimstreifen, der seine Dorsalwand, und aus dem Amnion, das seine Ventralwand ausmacht, wodurch die zwischen ihnen gelegene Amnionhöhle allseits begrenzt wird und in keiner Verbindung mehr mit der Außenwelt steht. Die Isolierung des inneren Sackes von dem äußeren ist, wie wir gesehen haben, durch eine Überwachsung des Keimstreifens seitens der Amnionfalte zustande gekommen, weswegen wir diesen Keimstreifen und andere,

insofern sich die genannte Isolierung auf dieselbe Weise abspielt; als Überwachungskeimstreifen bezeichnen können. Wenn wir uns einen jungen *Donacia*-Keimstreifen von der Seite ansehen (Fig. 41), so finden wir ihn fast seiner ganzen Länge nach auf dem Dotter gelegen, während nur sein Hinterende in diesen versenkt ist, woraus folgt, daß sein Amnion in der vorderen und mittleren Partie dicht der Serosa angeschmiegt ist und nur im Bereiche seines Hinterendes Dotter zwischen dem Amnion und der Serosa zu finden ist. Liegen nun die Insektenkeimstreife sämtlich oder größtenteils (wie der *Donacia*-Keimstreif) auf (respective bei richtiger Orientierung unter) dem Dotter, so bezeichnen wir sie als oberflächliche (superfizielle) Keimstreife. Bei manchen Insekten, z. B. den Lepidopteren, kommt es nun vor, daß die zuerst superfiziell gelagerten Keimstreifen sich hernach in den Dotter versenken, wodurch dann zwischen die Serosa und das Amnion mehr oder weniger reichlich Dotter eindringt und die



Fig. 41.

Donacia.

Total-(Seiten-)Ansicht eines Stadiums mit nahezu geschlossener

Amnionhöhle;

af Amnionfalte

(nach Hirschler).

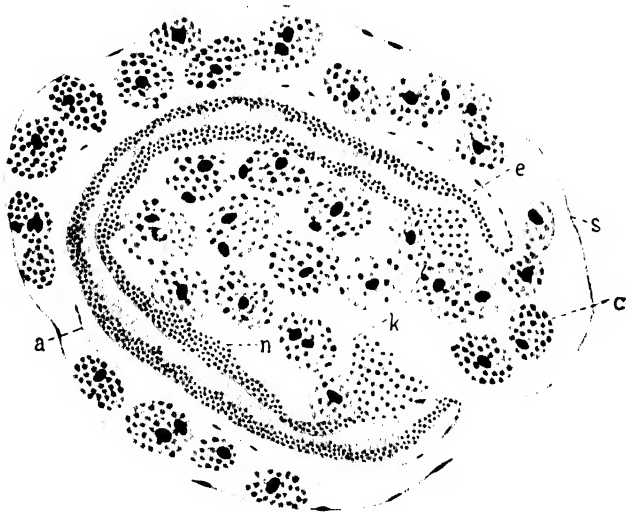


Fig. 42.

Catocala. Sagittalschnitt durch den immers gelegenen Keimstreifen; e äußeres Keimstreifepithel; n unteres Blatt; k mächtigere Zellenanhäufung des unteren Blattes; s Serosa; a Amnion; c Dotterzelle (nach Hirschler).

Keimstreifen mit ihren Amnionen ringsum durch den Dotter umgeben sind. So einen Keimstreifen, den wir jetzt mit dem Namen versenkter (immerser) Keimstreifen belegen, haben wir auf Fig. 42 abgebildet; wir sehen hier noch einen verhältnismäßig jungen Keimstreifen von *Catocala nupta*, dessen Amnion überall weit von der Serosa entfernt ist, wobei den Spalt zwischen beiden Dotterzellen erfüllen.

Die Entwicklung der Embryonalhüllen durch einen Umwachsungsvorgang kommt ziemlich vielen Insektengruppen zu. Er ist uns bekannt aus der Embryogenese der Coleopteren (Graber-*Lina*, *Melolontha*, Heider-*Hydrophilus*, Nusbäum-*Meloe*), der Orthopteren (Heymons-*Gryllus*, *Phyllodromia*, *Periplaneta*, *Gryllotalpa*), der Dermapteren (Heymons-*Forficula*), der Isopteren (Strindberg-*Eutermes*), der Lepidopteren (Graber-*Pieris*, Schwartz-*Lasiocampa*, Hirschler-

Catocala) und mancher Dipteren (Metschnikoff-*Simulia*, Weismann-*Chironomus*, Kahle-*Miastor*). In den meisten Fällen wird eine Schwanz- und eine schwächer entwickelte Kopffalte entwickelt, daneben sollen aber bei manchen Arten (z. B. *Hydrophilus*, *Lasio-campa*) auch besondere Lateralfalten angelegt werden, anderen dagegen (*Eutermes*) soll nur eine Schwanzfalte zukommen. Abgesehen davon, ob wir nur mit einer oder mit mehreren Anlagen der Amnionfalte zu tun haben, kommt es schließlich immer, im letzteren Falle durch eine Verschmelzung der einzelnen Anlagen, zur Entwicklung einer Ringfalte, deren Foramen sich allmählich verengt und zuletzt verschwindet, was zur Isolierung der beiden Embryonalhüllen, wie wir sie bei *Dytiscus* und *Donacia* kennen gelernt haben, führt. Für die meisten Insekten, die Umwachsungskeimstreife besitzen, wird angegeben, daß das Amnion sich aus der Keimanlage entwickelt und aus einem höheren Epithel, ähnlich wie der Keimstreif selbst, aufgebaut ist; eine Ausnahme darin machen wahrscheinlich die Lepidopteren, deren Amnion schon von Anfang an dünner erscheint, was auf seine Entstehung aus dem Hüllene epithel hinweisen würde (Kowalewski, Tichomirow, Hirschler). Gewöhnlich begegnen wir dem Amnion als einem einschichtigen Epithel, und nur ausnahmsweise soll er auch mehrschichtig erscheinen, was Strindberg bei *Eutermes* beobachten konnte. Ein eigentümliches Verhalten bezüglich der Embryonalhüllen weisen manche Dipteren auf; bei den Musciden nämlich kommt es nach Graber, Escherich und Noack nur zur Anlage einer kleinen Schwanzfalte, die auch hernach in ihrem rudimentären Zustande verbleibt, so daß hier niemals eine Keimstreifenüberwachung stattfindet und der Keimstreifen, mit Ausnahme seines Hinterendes, hüllenlos bleibt.

Außer durch den Überwachungsvorgang kommt die Entwicklung der Embryonalhüllen bei einigen Insektengruppen auch noch durch einen anderen Vorgang, nämlich durch den sog. Invaginationsvorgang zustande. Diesen Vorgang wollen wir an einem Beispiele näher kennen lernen und entnehmen es der Entwicklung einer Aphide, nämlich der Art *Rhopalosiphum nymphaeae* (Hirschler). Fig. 43 A stellt uns einen Sagittalschnitt durch einen Embryo dar, bei welchem die Furchung schon zu Ende geht; das Ei, welches ein Sommeri ist, ist von außen von dem Follikelepithel umgeben; an seiner Oberfläche begegnen wir dem Oberflächenepithel, sein Inneres ist hauptsächlich durch den sog. Pseudovitellus (symbiontische Pilze) erfüllt, an welchen auch einige Dotterzellen angeschmiegt sind. An dem unteren Eipole, der dem hinteren Eipole entspricht, hängt der Pseudovitellus (das Mycetom) mittels eines Stranges mit dem Follikelepithel zusammen, weswegen hier das Oberflächenepithel unterbrochen ist. Hernach kommt es zum Abschlusse des Oberflächenepithels an dieser Stelle und gleichzeitig damit differenziert sich dieses in die aus einem platten Epithel aufgebaute Hüllen- und die aus kubischen Zellen bestehende Keimanlage. Letztere, die die Form einer ovalen Scheibe hat und ventralwärts und am hinteren Eipol gelegen ist, unterliegt am hinteren Eipole einer Einstülpung (Invagination) (Fig. 43 B), deren Wände von ungleicher Dicke sind; die dünnere Wand, die auf dem Bilde links zu liegen kommt, stellt uns die Anlage des Amnions, die dickere dagegen, die die rechte Wand der Einstülpung bildet, die Anlage des Keimstreifens dar; sein Hinterende hängt am Grunde der Einstülpung mit

der Amnionanlage zusammen, seine mittleren und vorderen Partien greifen dagegen noch oberflächlich auf die Ventralseite des Eies über. Das Amnion, welches eine bedeutende Dicke besitzt und dadurch seine Herkunft von der Keimanlage kundgibt, geht in das platte Hüllenepithel über, welches wir von nun an als Serosa bezeichnen; aus dem Zusammenhange des Amnions mit der Serosa ergibt sich eine

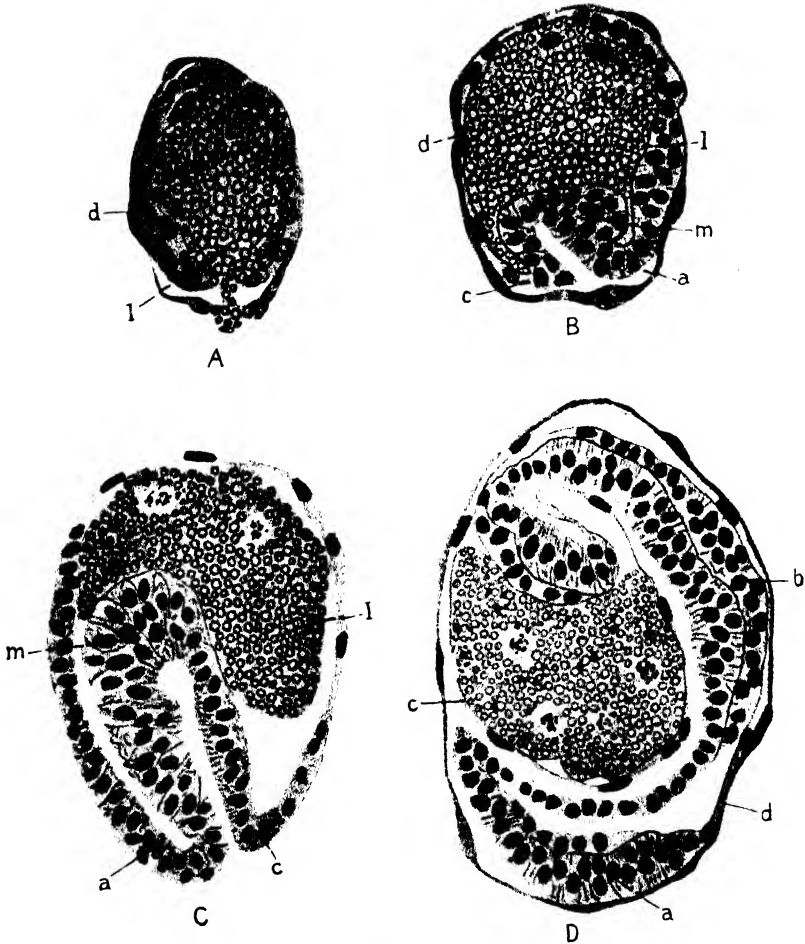


Fig. 43.

Rhopalosiphum. Sagittalschnitte durch vier Entwicklungsstadien (A—D) steigenden Alters. a Keimstreifenepithel; b unteres Blatt; c hintere Amnionfalte; l Mycetom; d Follikelepithel; m Mehrschichtigkeit des Keimstreifenepithels verursacht durch die Entwicklung des unteren Blattes (nach Hirschler).

doppelwandige Falte, die uns die amnionale Schwanzfalte darstellt; die Höhle, die durch die Einstülpung der Keimanlage entsteht, besitzt den Wert einer Amnionhöhle, welche dorsal durch das Amnion, ventral durch den Keimstreifen begrenzt wird. Nehmen wir nun ein älteres Entwicklungsstadium ins Auge, so finden wir, daß sich die genannte Einstülpung erheblich vertieft hat und daß das zuvor noch seichte

Säckchen in ein schlauchartiges, vorn geschlossenes, nach hinten offen stehendes Gebilde umgewandelt erscheint. Diese schlauchförmige Einstülpung, deren Lumen uns die Amnionhöhle darstellt, ist auf Fig. 43 C zu sehen: Der schlauchförmige Sack ist ventral aus dem dickeren Keimstreifen, dorsal aus dem dünneren Amnion aufgebaut, welches mit der Serosa zusammenhängt und mit ihr gemeinsam eine mächtige Schwanzfalte bildet. Die Längenzunahme des Amnions ist durch sein Wachstum zustande gekommen, der Keimstreifen erscheint dagegen jetzt im Bereiche der Einstülpung länger, nicht nur deswegen, weil er in die Länge gewachsen ist, sondern auch deswegen, weil seine vordere Partie, die sich primär auf der Eioberfläche befand, durch die Vertiefung der Einstülpung teilweise in das Innere des Eies verlagert wurde. Auf dieser Figur kommt der Keimstreifen nach links, das Amnion nach rechts zu liegen, während auf der vorangehenden Figur uns die linke Wand der Einstülpung das Amnion, die rechte dagegen den Keimstreifen darstellt. Diese Lageverschiedenheiten sind nun tatsächlich nur scheinbar, und sie rühren davon, daß im ersten Falle das Ei von links nach rechts, im zweiten dagegen von rechts nach links in eine Schnittserie zerlegt wurde. Es ist im Gegenteil hervorzuheben, daß während dieses ganzen Invaginationsvorganges Keimstreifen und Amnion streng dieselbe Lage behalten und ersterer immer ventralwärts, letzteres immer dorsalwärts anzutreffen ist. Während der weiteren Entwicklung nimmt die schlauchförmige Einstülpung ganz bedeutend an Länge zu und übertrifft darin die Längsachse (die den vorderen Eipol mit dem hinteren verbindet) des Eies, was eine Krümmung der Einstülpung zur Folge hat, die auf Fig. 43 D zu sehen ist: Wir bemerken hier den Keimstreifen, dessen Vorderende am hinteren Eipol gelegen ist, wie er zuerst gegen die Ventralseite, hernach gegen den vorderen Eipol und hernach gegen die Dorsalseite des Eies umbiegt, während sein Hinterende wiederum der Ventralseite des Eies zugewendet ist; das Amnion, welches mit dem Hinterende des Keimstreifens zusammenhängt, bedeckt ihn von seiner Ventralseite auf der Höhe seines Hinterendes und seiner mittleren Partie, macht mit diesen Teilen des Keimstreifens alle Krümmungen mit und läßt nur das am hinteren Eipol gelegene Vorderende des Keimstreifens noch unbedeckt. Es hat inzwischen die Form eines Plattenepithels angenommen, was durch seine Dehnung verursacht wurde und was darauf hindeutet, daß es im Längenwachstum den Keimstreifen nicht imstande ist einzuholen. Zwischen Keimstreifen und Amnion, welches in die Serosa übergeht, wodurch eine mächtige amnionale Schwanzfalte gebildet wird, begegnen wir der Amnionhöhle, die die Form eines langen Röhrenlumens angenommen hat. Während der weiteren Entwicklung wird nun auch das Vorderende des Keimstreifens in den Bereich der Einstülpung verlagert und durch das Amnion bedeckt; die Schwanzfalte verlötet nämlich mit derjenigen Stelle, an welcher das Vorderende des Keimstreifens in die Serosa übergeht. An dieser Stelle verwachsen einerseits das Amnion mit dem Keimstreifen und andererseits die gegenüber liegenden Serosalamellen miteinander, was, ähnlich wie beim Überwachungsvorgang, schließlich zur Entwicklung zweier geschlossener, voneinander isolierter Säcke führt, eines inneren, gewundenen und eines äußeren, der den inneren in sich beherbergt. Der äußere ist aus der Serosa aufgebaut und bildet die äußere Begrenzung des Eies, während der innere aus

dem Amnion und dem Keimstreifen besteht und in sich die Amnionhöhle einschließt. Da das Sommeri von *Rhopalosiphum*, an welchem wir den Invaginationsvorgang verfolgten, dotterarm ist, gibt es uns keinen Aufschluß über die Lagebeziehung des invaginierten Keimstreifens zum Dotter; wollen wir nun diese für den invaginierten Keimstreifen gewöhnlich charakteristische Lagebeziehung kennen lernen, so müssen wir die Invagination an einem dotterreichen Ei verfolgen und wählen dazu das Ei von *Gyropus ovalis* (Mallophaga).

Bei diesem Insekte finden wir, nach Strindberg, die Keimanlage an der Ventralseite des Eies, in der Nähe des hinteren Eipoles. In einer gewissen Zeit wird diese Keimanlage (*ke*) in ihrer Mitte gegen den Dotter eingestülpt (Fig. 44 A); indem sich diese Einstülpung vertieft, wird die ganze Keimanlage in den Bereich dieser Einstülpung verlagert, welch' letztere die Form eines schlauchförmigen, gegen den vorderen Eipol gewendeten Gebildes annimmt und ihrer ganzen Länge nach in den Dotter versenkt ist. Diese schlauchförmige Einstülpung ist gegen den vorderen Eipol geschlossen und begrenzt eine enge, spaltförmige Amnionhöhle, die einstweilen noch nach außen ausmündet. Hernach findet im Bereiche des eingestülpten Schlauches eine Differenzierung statt, die darauf beruht (Fig. 44 B), daß seine ventrale Wand ihre primäre Dicke behält und den Keimstreifen darstellt (*ub*), während ihre ventrale Wand wegen Dehnung sich in ein Plattenepithel umwandelt und zum Amnion (*am*) wird.

Das Amnion geht auf der Ventralseite des Eies in die Serosa (*ser*) über, welche Übergangsstelle der hinteren Amnionfalte anderer Insekten gleichwertig ist, selbst aber mit einer Faltenform wenig Gemeinsames hat. Indem diese Übergangsstelle mit derjenigen verlötet, an welcher das Vorderende des Keimstreifens mit der Serosa zusammenhängt, kommt es einerseits zur Verwachsung des Amnions mit dem Vorderende des Keimstreifens und andererseits zur Verwachsung der gegenüber liegenden Serosalamellen, wodurch der innere Sack, der total im Dotter versenkt liegt, vom äußeren Serosasack isoliert wird.

Die Entwicklung der Embryonalhüllen und des Keimstreifens durch einen Invaginationsakt wurde bislang bei folgenden Insektengruppen beobachtet: Bei den Libelluliden (*Brandt-Calopteryx*), bei einer Reihe von Rhynchoten (Witlažil, Will-Aphidae, Metschnikoff, Pierantoni, Strindberg-Coccidae: *Aspidiotus*, *Icerya*, *Lecanium*, Heymons-*Corixa*, *Nepa*, *Pyrhocoris*) und bei den Mallophagen (Strindberg-*Gyropus*). Der Invaginationsakt kann von verschiedenen Stellen des Oberflächenepithels stattfinden, was von der

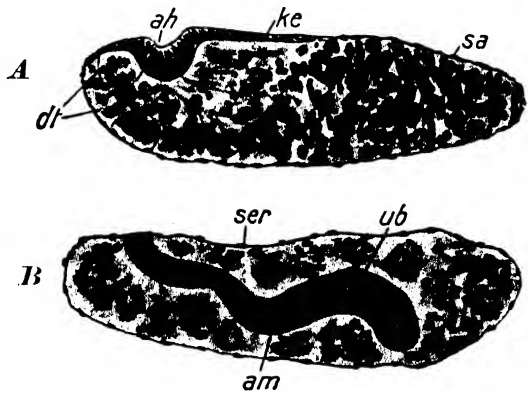


Fig. 44.

Gyropus. Sagittalschnitte durch zwei Entwicklungsstadien (A und B) steigenden Alters, *sa* Hülleneptithel; *ke* Keimepithel; *ah* Amnionhöhle; *dt* Dotterzellen; *ser* Serosa; *ub* unteres Blatt; *am* Amnion (nach Strindberg).

Lage der Keimanlage abhängt; liegt diese am hinteren Eipol, wie z. B. bei den Cocciden, so geht er von diesem Eipole aus, ist die Keimanlage an der Ventralseite gelegen, wie dies der Fall bei den Libelluliden und Mallophagen ist, so kommt die Invagination an dieser Eiseite zustande. Ist das Ei dotterarm, wie das Sommerei der Aphiden, so kommt es zur Entwicklung einer typischen amnionalen Schwanzfalte, ist es dagegen dotterreich, wie das Ei der Libelluliden oder oviparen Cocciden, so begegnen wir nur einem Homologen der Schwanzfalte, welches mit einer Falte nicht direkt zu vergleichen ist. Der Invaginationsakt scheint sich von dem Überwachungsvorgang darin zu unterscheiden, daß beim ersteren der wachsende Keimstreif das aktive Element darstellt, welchem passiv die Entwicklung der Hülle folgt, während bei der Überwachung die Amnionfalten aktiv vorgehen und dem Keimstreifen nur eine mehr passive Rolle zuzukommen scheint.

Die auf dem Wege der Invagination entstandenen Keimstreifen sind als Invaginations-(Einstülpungs-)Keimstreifen zu bezeichnen. Beiden Arten der Hüllenentwicklung ist dies gemein, daß sie schließlich zur Entstehung zweier Hüllen, des Amnions und der Serosa führen, deren gegenseitige Beziehung, wie auch ihr Verhältnis zum Keimstreifen, bereits eingehender besprochen wurden. Beide Embryonalhüllen kommen den meisten Pterygoten-Embryonen zu und sie sind schon, worüber später ausführlicher zu berichten ist, auch bei den Apterygoten vorhanden.

2. Arten, bei denen es nur zur Entwicklung der Serosa kommt.

Die Entwicklung nur einer Embryonalhülle und zwar der Serosa scheint, unserem heutigen Wissen nach, nur eine Eigentümlichkeit der Hymenopteren zu sein. In dieser Hinsicht verweise ich auf die neueren Arbeiten Strindberg's, in welchen der Hüllenentwicklung bei den Hymenopteren eingehend nachgegangen wurde. Die betreffenden Vorgänge werden wir an einigen wenigen Beispielen kennen lernen, die uns über dieses eigentümliche Geschehen einen, wie wir hoffen, genügenden Aufschluß geben werden.

Wir erinnern uns aus dem Kapitel I 1, daß bei *Formica* (nach Strindberg) vor der Keimanlage ein Teil des Hüllenepithels gelegen ist, welches dorsalwärts an das sog. Dorsalsyncytium angrenzt. Dieser Teil des Hüllenepithels stellt uns eben die Anlage der Serosa dar, während seine hinter der Keimanlage gelegenen Teile nicht an ihrem Aufbau beteiligt sind. Während der weiteren Entwicklung wächst die Keimanlage in die Länge, verliert am Vorderende ihren Zusammenhang mit dem vorderen Teile des Hüllenepithels und schiebt sich zwischen diesem und dem Dotter (Fig. 45 A) gegen den vorderen Eipol; gleichzeitig aber übt sie auch einen Druck auf die hinter ihr gelegenen Teile des Hüllenepithels aus und verursacht ihre Einstülpung in den Dotter. Die von der Keimanlage losgetrennte Serosaanlage wächst nun zu einem Plattenepithel aus, welches fast die ganze Eioberfläche bedeckt (Fig. 45 A, B) und einstweilen noch den hinteren Eipol freiläßt. Dieses Entwicklungsstadium haben wir auch auf Fig. 46 A abgebildet, die uns in den Mechanismus dieser Vorgänge tiefer einzudringen erlaubt. Sie stellt uns einen Sagittalschnitt durch ein *Formica*-Ei dar, dessen Ventralseite nach unten, dessen vorderer Eipol nach links zu liegen kommt. Die Keimanlage (*ke*) liegt an der Ventralseite

über der Serosa (*sa*), in keinem Zusammenhange mit der letzteren; nach hinten stößt sie an das eingestülpte Hüllenepithel (*extb*); die Serosa erscheint als ein Plattenepithel, welches mit Ausnahme des hinteren Eipols die ganze Eioberfläche umfaßt. Die Keimanlage wächst nun weiter in die Länge aus, ihr Vorderende umgreift den vorderen Eipol und geht teilweise auf die Dorsalseite (Fig. 46 B) des Eies über, ihr Hinterende (sie ist im Bilde schwarz) ist über dem eingestülpten Hüllenepithel dorsalwärts gegliitten, umgreift den hinteren Eipol und ist auf die Dorsalseite umgeschlagen. Das eingestülpte Hüllenepithel, welches wahrscheinlich einem Mycetom (Buchner) entspricht, liegt nach innen von der Keimanlage, in der hinteren Region des Eies, als ein kompakter Zellenkomplex, während sich die Serosa (*ser*) am hinteren Eipol geschlossen hat und sackförmig das ganze Ei in sich einschließt. Die Keimanlage würde jetzt schon, nachdem sie sich von der Embryonalhülle isoliert hat, als Keimstreifen

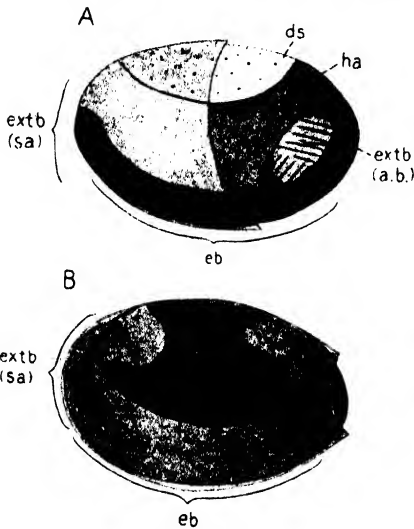


Fig. 45.

Formica, schematisierte Totalansichten zweier Entwicklungsstadien (A u. B) steigenden Alters zur Veranschaulichung der Serosa-Entwicklung. *eb* Keimstreif; *extb* (a.b.) Hüllenepithel; *extb* (*sa*) Serosa; *ds* Dorsalsyncytium (nach Strindberg).

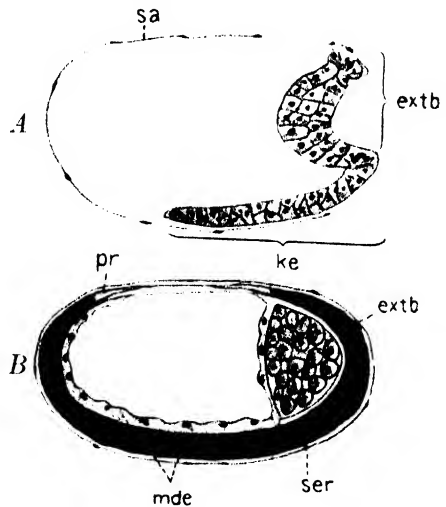


Fig. 46.

Formica, Sagittalschnitte durch zwei Entwicklungsstadien (A u. B) steigenden Alters. *extb* Hüllenepithel; *sa* und *ser* Serosa; *ke* Keimstreif; *pr* provisorischer Rückenverschluß; *mde* Mitteldarmepithel (nach Strindberg).

zu bezeichnen sein, allein dieser Bezeichnung stehen die weiteren Entwicklungsvorgänge im Wege; die Keimanlage, die nämlich rasch bei *Formica* den Dotter dorsalwärts umgreift, ist an ihrem freien Rande aus einem dünnen Epithel (*pr*) aufgebaut, welches provisorisch den Rückenabschluß des Embryos bewirkt, hernach aber in das Herzrohr verdrängt wird und dort degeneriert, während der definitive Rücken aus einem höheren Epithel aufgebaut wird; da bei den Insekten, die ein echtes Amnion entwickeln und eine Amnionhöhle besitzen (welche *Formica* natürlich abkommt), ersteres aus dem Rande der Keimanlage entsteht, so folgert Strindberg, man solle auch bei *Formica* den dünnen Rand der Keimanlage, deren angegebenes Verhalten demjenigen des Amnions bei den zweihülligen Insekten entspricht (worüber

später noch zu berichten ist), als dem Amnion der *Insecta amniota* homolog ansehen, was uns zutreffend erscheint und was darauf hinweist, daß auch den Serosainsekten ein rudimentäres Amnion zukommt.

Wir gehen nun zur Entwicklung der Serosa bei einer anderen Ameisenart über, nämlich bei *Camponotus* (Strindberg), bei welchem

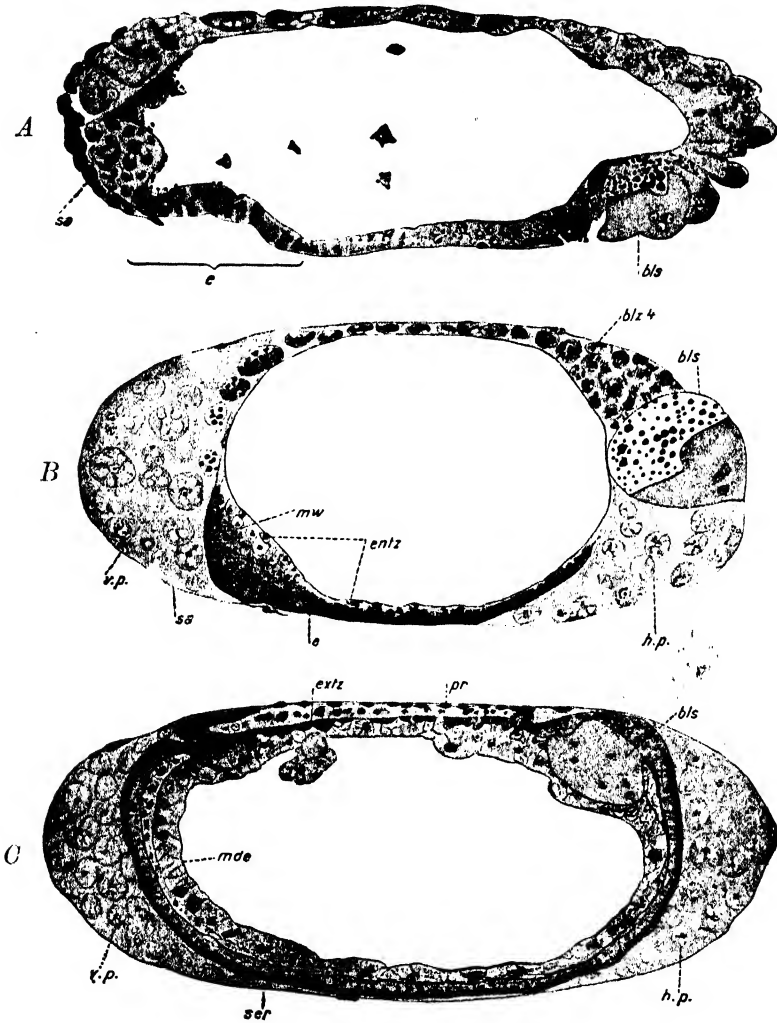


Fig. 47.

Camponotus, Sagittalschnitte durch drei Entwicklungsstadien (A—C) steigenden Alters. *sa* Serosaanlage; *e* Keimstreifen; *bls* Zellenkomplex dem Hüllenepithel zugehörend; *vp* vordere; *hp* hintere Zellenansammlung; *blz*, vierte Querzone des Oberflächenepithels; *entz* Entodermzellen; *mde* Mitteldarmepithel; *ser* Serosa; *extz* Hüllenepithel; *pr* provisorischer Rückenverschluß (nach Strindberg).

die Verhältnisse verwickelter als bei *Formica* liegen. Wir erinnern uns aus dem Kapitel I, 1, daß das *Camponotus*-Ei, nach vollendeter Entwicklung des Oberflächenepithels, vier Querzonen an diesem unterscheiden läßt, wobei die zweite, die uns die Keimanlage darstellt, beiderseits mit dem Dorsalsyncytium zusammenhängt. Während

der weiteren Entwicklung lassen sich nun im Bereiche der ersten und an der Grenze zwischen der dritten und vierten Zone folgende Änderungen feststellen (Fig. 47 A): An der Oberfläche der ersten Zone, die dem Hüllenepithel angehört, sind kleinere abgeplattete Zellen (*sa*) zu finden, die dieser Zone entstammen und uns die Anlage der Serosa darstellen. Zwischen der dritten und vierten Zone hat sich ein eigentümliches, syncytiales Gebilde (*bls*) entwickelt, welches als ein Mycetom (Buchner) zu deuten ist. Es folgt nunmehr ein Längenwachstum der Keimanlage. Ihr Vorderende (Fig. 47 B) schiebt sich nach vorn zwischen den Dotter und die Zellen der ersten Zone (*v. p.*), ihr Hinterende zwischen den Dotter und die Zellen der dritten Zone (*h. p.*). Durch den Druck, den die Keimanlage auf die dritte und vierte Zone ausübt, gelangt die erstere mitsamt dem Mycetom (*bls*) an den hinteren Eipol, während die vierte Zone auf die Dorsalseite des Eies verdrängt wird und hier an die Zellen des Dorsalsyncytiums anstößt. Zu dieser Zeit ist die Anlage der Serosa zu einem Plattenepithel (*sa*) ausgewachsen, welches die Eioberfläche, mit Ausnahme des hinteren Eipoles bedeckt. In den folgenden Entwicklungsstadien nimmt die Keimanlage noch ganz beträchtlich an Länge zu: Ihr Vorderende (Fig. 47 C) schiebt sich dorsalwärts zwischen den Zellen der vorderen Hüllenzonen und dem Dotter voran und biegt sich auf der Dorsalseite des Eies, knapp unter der Serosa, gegen den hinteren Eipol um; gleichzeitig wächst auch ihr Hinterende zwischen den Zellen der dritten Zone (die auch eine Hüllenzonenzone ist) und dem Dotter gegen die Dorsalseite; an der Stelle angekommen, wo das Mycetom (*bls*) liegt, verlagert es dieses, wie auch die Zellen (*extz*) der vierten Zone (ebenfalls eine Hüllenzonenzone) in den Dotter und biegt sich auf der Dorsalseite unter der Serosa nach vorn um. Das Vorder- und das Hinterende der Keimanlage begegnen sich somit auf der Dorsalseite des Eies und laufen aufeinander, ähnlich wie bei *Formica*, mit ihren abgeblatteten Rändern, die dem Amnion anderer Insekten homolog sind, aus, während der am hinteren Eipole bis jetzt offen stehende Serosasack zum Abschlusse gekommen ist. Das weitere Verhalten der Keimanlage entspricht vollkommen diesem bei *Formica* und macht seine Beschreibung überflüssig. Wenn wir nun die Änderungen, denen die Hüllenanlage (Zone 1, 3, 4) bei *Camponotus* unterliegt, mit denjenigen dieser Anlage bei *Formica* vergleichen, so ergeben sich zwischen beiden Arten gewisse Differenzen: Während bei *Formica* die erste Zone restlos zum Aufbau der Serosa verbraucht wird, entwickelt sich aus ihr bei *Camponotus* sowohl die Serosa wie auch der vordere extraembryonale (*v. p.*) Zellenkomplex, während bei *Formica* das hinter der Keimanlage gelegene Hüllenepithel restlos in den Dotter verlagert wird, unterliegt dieser Verlagerung nur das sog. „Blastodermsyncytium“ (das Mycetom *bls*) und die vierte Zone, während aus der dritten der hintere extraembryonale Zellenkomplex (*h. p.*) hervorgeht. Diese eigentümliche Entwicklung von an den Eipolen gelegenen Zellkomplexen, die *Formica* fehlen, außer bei *Camponotus* aber auch bei anderen Ameisenarten beobachtet wurden (Strindberg) und die, am Aufbaue des Embryos unbeteiligt, schließlich degenerieren, sind auf den Verlauf der Eifurchung zurückzuführen, die bei vielen Ameisen tiefer in den Dotter eingreift, als dies gewöhnlich bei anderen Pterygoten zu beobachten ist. „Durch diese Furchung . . ., sagt Strindberg, wird nämlich nicht nur die oberflächliche Plasmasschicht des Eies, sondern auch die

oberflächliche Schicht der Dottermasse mit in die extraembryonalen Blastodermzellen einbezogen, was ja nichts anderes ist, als eine Andeutung an die seltene Erscheinung der totalen Furchung des Insekten-eies“. Wenn ich mich nach einem aus der Entwicklung anderer Insekten bekannten Falle umsehe, der betreffs der Entwicklung der polaren Zellenkomplexe mit *Camponotus* zu vergleichen wäre, so scheint mir ein solcher z. B. in der Entwicklung der Lepidopteren vorzuliegen. Der Lepidopterenkeimstreifen hat schließlich eine immerse Lage (siehe das Kapitel II, 1) und ist von der Serosa durch die auf dem Wege der sekundären Dotterfurchung (die schließlich auch den Furchungsvorgängen angehört) entstandenen Dotterzellen abgegrenzt. Der ausgewachsene *Camponotus*-Keimstreifen hat an seinem Vordér- und Hinterende auch eine immerse Lage und ist von der Serosa durch die polaren Zellenkomplexe abgegrenzt. Es würde nun anzunehmen sein, welche Vermutung auch bei Strindberg ausgesprochen ist, daß die Furchungsvorgänge, die zur Bildung dieser Zellenkomplexe führen, der sekundären Dotterfurchung anderer Insekten gewissermaßen entsprechen und nur seitlich viel früher als die letztere stattfinden. Auf diese Weise würde die Entwicklung dieser sonderbaren Zellenkomplexe auf andere bekannte Vorgänge zurückzuführen sein, was vom Standpunkte der vergleichenden Morphogenese immer nur sehr erwünscht ist.

Im Anschlusse an das Gesagte wollen wir noch einen Fall kennen lernen, in welchem die Entwicklung der Serosa auf eine viel einfachere Weise zustande kommt und mehr an die Verhältnisse erinnert, die bei den Insecta amniota (Kapitel II, 1) beschrieben wurden. Diesen Fall bietet uns nach Strindberg die Entwicklung von *Vespa vulgaris*. Bei diesem Insekte kommt es im Bereiche des Oberflächenepithels zur Entwicklung einer ventralen Keimanlage, während sein Rest aus der Hüllenanlage besteht. In einem gewissen Stadium verlieren beide Anlagen ihren Zusammenhang, und die Hüllenanlage umwächst die ganze Eioberfläche, wodurch der geschlossene Serosasack hergestellt wird. Im Vergleiche mit der Serosaentwicklung bei den zwei vorher behandelten Ameisenarten gestalten sich hier die Verhältnisse insofern verschieden, als dort nur ein Bruchteil der Hüllenanlage an der Ausbildung der Serosa beteiligt ist, während hier, was an die Insecta amniota erinnert, die ganze Hüllenanlage zum Aufbaue der Serosa verwendet wird. Ähnlich wie bei den Ameisen wird auch bei *Vespa* ein provisorischer Rückenverschluß gebildet, der hernach durch einen definitiven ersetzt wird, was somit auch hier die Anwesenheit einer rudimentären Amnionanlage anzunehmen erlaubt.

Auf Grund seiner eigenen Erfahrung und der Literaturangaben kommt Strindberg zum Schlusse, daß bei einer Reihe von Hymenopteren (*Apis*, *Chalicodoma*, *Vespa*, *Trachusa*, *Polistes*, *Myrmica*, *Formica*, *Camponotus*) nur eine Embryonalhülle und zwar nur die Serosa entwickelt wird. Diese Behauptung widerspricht manchen älteren Angaben (Graber- *Formica*, *Polistes*), denen gemäß die Hymenopteren zwei Hüllen, Amnion und Serosa, besitzen sollen. Mit den Anschauungen Strindberg's stimmen dagegen die älteren Befunde Carrière's und Bürger's überein, die bei *Chalicodoma* und *Polistes*, schon vor Strindberg, nur die Serosa gefunden haben, wie auch die älteren Angaben Ganin's, der dasselbe für *Formica* feststellen konnte.

Indem Strindberg bei den Ameisen eine Verlagerung mancher Teile des Hüllenepithels in den Dotter beobachten konnte, stellt er

sich die Frage, ob ähnliche Vorgänge auch nicht bei anderen Hymenopteren anzutreffen sind. In Beantwortung dieser Frage weist er vor allem auf die Entwicklung von *Chalicodoma* hin, wie sie uns aus der Arbeit Carrière's und Bürger's bekannt ist, und will die Wucherungsvorgänge, die am Vorder- und Hinterende des Keimstreifens bei diesem Insekte stattfinden, für gleichwertig mit dem Einstülpungsvorgang, der am hinteren Eipol bei *Formica* zustandekommt, ansehen. Da die genannten Wucherungen bei *Chalicodoma* zur Entwicklung der Mitteldarmanlagen führen, welche Deutung ihnen Carrière und Bürger gegeben haben, die Einstülpung aber bei *Formica* eine Elimination des Hüllenepithels darstellt, so folgert Strindberg, die Deutung Carrière's und Bürger's sei falsch, indem bei *Chalicodoma* durch die genannten Wucherungen ebenfalls nur Hüllenepithel in den Dotter eliminiert wird, welch' letztere Deutung auch auf die Mitteldarmanlagen der Musciden, die ebenfalls als solche beschrieben wurden (Escherich), auszudehnen ist. Bezüglich dieses Vergleiches möchten wir hervorheben, daß uns das Bestreben Strindberg's verständlich erscheint, für die sonderbaren Vorgänge, die er bei den Ameisen gefunden hat, ein Homologon in der Entwicklung anderer Insekten aufdecken zu wollen. Ob aber dieser Vergleich das richtige getroffen hat, möchten wir ziemlich bezweifeln. Diese Frage könnte, unserer Ansicht nach, nur durch Kontrolluntersuchungen an Hymenopteren und Dipteren, die speziell auf diesen Punkt gerichtet sind, einwandfrei gelöst werden, wobei auch die Wahrscheinlichkeit vorliegt, daß, wenn die genannte Elimination des Hüllenepithels bei den Ameisen nur einfach eine Verlagerung eines Pilzorganes (Mycetoms) in den Dotter ist, ein Homologon dafür nicht bei allen Hymenopteren und Dipteren zu finden sein wird. Bevor wir dieses Kapitel zum Abschluß bringen, möchten wir noch auf eine Erscheinung hinweisen, die vom vergleichend morphologischen Standpunkt eine Beachtung verdient: Wir haben nämlich schon vorher gehört, daß am Rande der Hymenopterenkeimstreifen platte Epithelien beobachtet wurden, die den provisorischen Rückenverschluß des Embryos bewerkstelligen und deswegen als Homologa des Amnions anzusprechen sind. Es ist nun von dem genannten Standpunkte interessant, daß wir in der Entwicklung der Hymenopteren nicht nur rudimentären Amnionen, sondern auch rudimentären Amnionfalten begegnen. Ein solcher Fall ist uns eben aus der Entwicklung von *Chalicodoma* (Carrière und Bürger) bekannt. An jüngeren Stadien geht hier das Hüllenepithel glatt in das Keimepithel über; sobald aber die Entwicklung der Serosa beginnt, erscheint hier eine kleine amnionale Kopf- und Schwanzfalte, deren innere Wand aus dem Keimepithel, deren äußere aus dem Hüllenepithel aufgebaut ist; diese Falten sind aber von kurzer Dauer, und indem das Keimepithel ihren Zusammenhang, ähnlich wie bei *Vespa* (Strindberg), mit dem Hüllenepithel verliert, werden sie spurlos aufgelöst, wonach sich das Hüllenepithel über dem Keimstreifen zu einem Serosasack schließt. Bei *Vespa* konnte Strindberg keine Falten beobachten; er gibt aber an, daß, wenn die Ränder der Keimanlage sich innerhalb der Serosa nach oben ausdehnen, die letzteren sich stellenweise stark einkrümmen und Amnionfalten vortäuschen können; daß es sich hier aber nicht um echte Falten handelt, geht aus der Beziehung der Keimanlage zur Serosa hervor, die schon vorher ihren Zusammenhang total verloren haben.

3. Arten, bei denen es nur zur Entwicklung des Amnions kommt.

Zur Aufstellung dieses Typus, der nach unserem heutigen Wissen nur äußerst selten vorzukommen scheint, fühlten wir uns auf Grund der Strepsipteren-Embryologie veranlaßt. Die Entwicklung dieser Insekten ist uns einstweilen nur aus ganz wenigen Arbeiten (Brues, Hoffmann) bekannt. Die Vorgänge, die sich hier aber am Ei abspielen, sind so eigenartig, daß sie gewiß verdienen, viel eingehender untersucht zu werden.¹⁾ Im Kapitel I,1 haben wir ein Strepsipteren-Ei abgebildet, bei welchem es schon zur Entwicklung des Oberflächenepithels gekommen ist. Dieses Stadium gehört der Art *Xenos Bohlsi* an, die in der Wespe *Polistes canadensis* L. schnarotzt. Wir werden nun die weitere Entwicklung auch an dieser Art kennzeichnen und den betreffenden Angaben Hoffmann's folgen: Nach diesem Autor unterliegt dieses Oberflächenepithel hernach einer Kontraktion und erscheint dadurch (Fig. 48 A) in Form einer kuppelartig gewölbten Scheibe, die die Ventralseite des Eies bedeckt, während der übrige Teil der Eioberfläche einer zellulären Begrenzung entbehrt. Diese Scheibe (BC) ist aus einem einschichtigen, aus großen Zellen bestehenden Epithel aufgebaut, welches den unmittelbar unter ihm gelegenen Dotter verflüssigt und den in die Scheibe vorragenden Dotterzapfen schließlich zum Schwunde bringt. Hand in Hand mit der Resorption dieses Dotterzapfens nähern sich die Scheibenränder, auf der darunter liegenden unverbrauchten Dottermasse gleitend, einander und, indem sie verwachsen, kommt es zur Entwicklung eines geschlossenen, dorso-ventral etwas plattgedrückten Sackes, der dem Dotter von seiner Ventralseite angeschmiegt liegt und in sich eine Höhle enthält (Fig. 48 B). Derjenige Teil des Sackes, der dem Dotter aufliegt (K), ist aus Zylinderzellen aufgebaut und entspricht der Keimanlage anderer Insekten; diese scheibenförmige Keimanlage geht an ihrem Rande in ein etwas weniger dickes Epithel (EH) über, welches die Hüllenanlage darstellt. Die Hüllenanlage verbleibt zur Keimanlage streng in demselben Verhältnisse, welche bei anderen Insekten Amnion und Keimstreifen zueinander aufweisen. Auf Grund dieser topographischen Verhältnisse scheint es uns angezeigt, diese Hülle als das Amnion zu betrachten, woraus folgt, daß der Höhle, die zwischen ihr und der Keimanlage, respektive dem Keimstreifen zu liegen kommt, der Wert einer Amnionhöhle beizumessen ist. Für die Richtigkeit dieser Deutung spricht nun die weitere Entwicklung: Derjenige Teil des Sackes, der als Keimstreifen bezeichnet wurde, wächst nämlich, indem er seine anschuliche Dicke beibehält, in die Länge aus und umfaßt den Dotter, nur einen kleinen Teil seiner Dorsalfläche freilassend (Fig. 48 C), während das Amnion sich durch Dehnung, ganz ähnlich wie bei anderen Insekten, in ein Plattenepithel verwandelt, ohne seinen Zusammenhang mit den Rändern des Keimstreifens zu verlieren. Was diese Entwicklungsvorgänge von den betreffenden anderer Insekten unterscheidet, ist das vollkommene Fehlen einer Serosa, die das ganze Ei von außen umhüllen würde.

Daneben ist hier noch auf eine andere, ziemlich tief eingreifende Verschiedenheit hinzuweisen, durch welche sich dieser Strepsipter

¹⁾ Eingehende Untersuchungen in dieser Richtung wurden im Zoologischen Institut an der Universität Lwów (Lemberg) seitens der Herren J. Noskiewicz und Dr. G. Poluszyński unternommen.

in seiner Entwicklung von den anderen Insekten überhaupt unterscheidet. Der Keimstreifen soll sich hier nämlich, nach den Angaben Hofmann's, aus den Rändern der gewölbten Scheibe, das Amnion dagegen aus ihrer zentralen Partie entwickeln; angenommen, daß die Verhältnisse hier tatsächlich so liegen, würde die Lagebezeichnung der Keimstreifen- zur Amnionanlage nicht auf den gewöhnlichen Typus

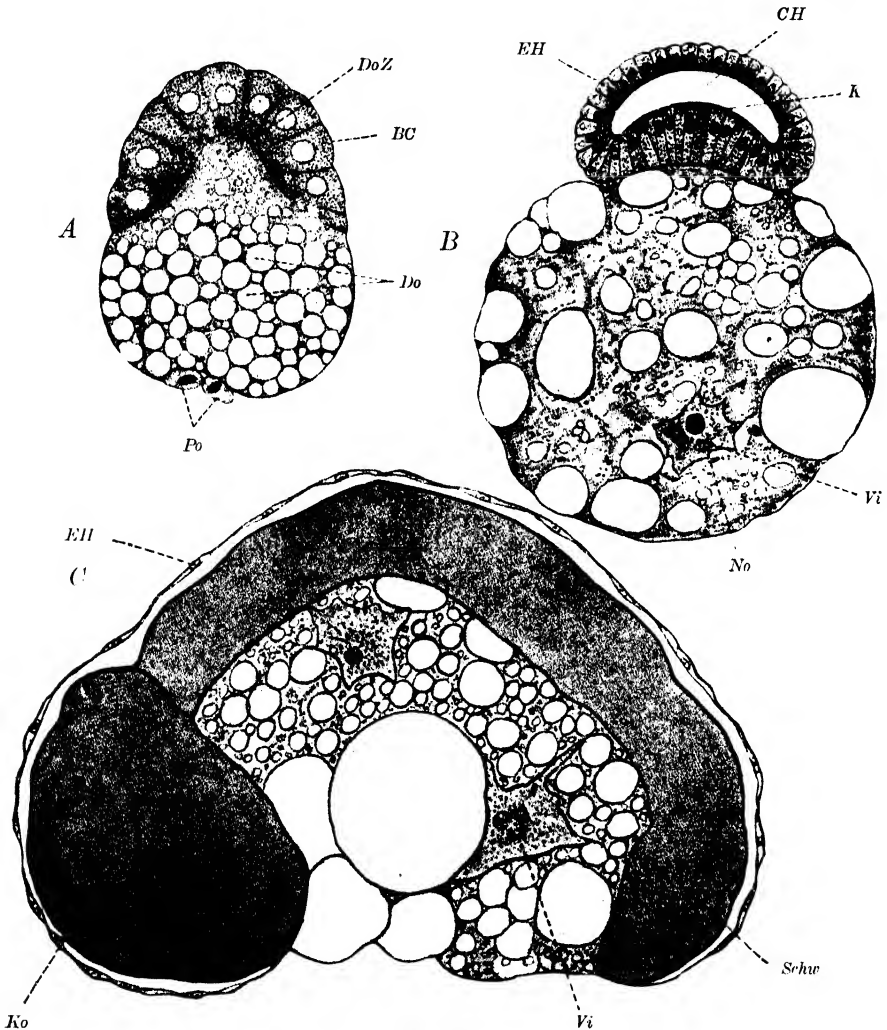


Fig. 48.

Xenos. A—C drei Entwicklungsstadien steigenden Alters; A u. B Axialschnitte; C Sagittalschnitt; BC zusammengezogenes Oberflächenepithel; Do Dotter; DoZ Dotterzapfen; Po Polkörperchen; EH Amnion; CH Amnionhöhle; K Keimstreifen; Vi Dotterzelle; Ko Kopfende; Schw Schwanzende des Keimstreifens (nach Hoffmann).

zurückzuführen sein, bei welchem eben die Amnionanlage rand-, der Keimstreifen dagegen mittelständig ist. Obwohl nun, wie gesagt wurde, die topographischen Verhältnisse sehr dafür sprechen, die Hülle dieses Insektes mit dem Amnion anderer Arten zusammenzustellen, so ist es nicht zu verhehlen, daß seine Genese dieser Deutung gewissermaßen

im Wege steht. Eine befriedigende Lösung dieser Frage kann nur seitens fortgeführter, vergleichender Untersuchungen an Strepsipteren erwartet werden, die auch darüber zu entscheiden haben werden, ob die Strepsipteren-Hülle nur streng dem Amnion oder ob sie vielleicht nicht dem Amnion plus Serosa anderer Formen gleichzustellen ist.

Außer den Strepsipteren sind uns bislang keine anderen Insekten bekannt, bei denen es nur zur Entwicklung einer Embryonalhülle kommen würde, die wenigstens annähernd mit dem typischen Amnion zu vergleichen wäre. Die Besonderheiten der Musciden wurden schon hervorgehoben. Das Amnion parasitärer Hymenopteren scheint ein Gebilde *sui generis* zu sein, welches sich in einigen Fällen auf die Richtungskörper zurückführen läßt (Silvestri).

4. Arten, bei denen keine Embryonalhüllen entwickelt werden.

Diesem Typus gehören sowohl manche Apterygoten, wie auch vereinzelt manche Pterygoten an. Durch die Arbeiten Lemoine's, Uljanin's, Wheeler's, Claypole's und Philiptschenko's sind wir darüber unterrichtet, daß das Fehlen jeglicher Embryonalhüllen in dem Sinne, wie sie gewöhnlich bei den Pterygoten vorhanden sind, vor allem eine Besonderheit der Collembolen ist, denen sich in dieser Beziehung manche Thysanuren (*Campodea*) anschließen. Dieses einfache Verhalten wurde für eine Reihe von Collembolen-Arten (*Sminthurus*, *Anurophorus*, *Anurida*, *Isotoma*) festgestellt, wobei aber in der neueren Literatur darauf hingewiesen wird, daß, obwohl diesen Insekten typische Hüllen fehlen, dennoch bei ihnen, abgesehen von ihren Dorsalorganen, die wir hernach behandeln werden, Äquivalente dafür zu finden sind. In dieser Hinsicht verweise ich auf die neuere Arbeit Philiptschenko's, die sich mit der Entwicklung von *Isotoma* befaßt. Bei dieser Collembole differenziert sich das Oberflächenepithel in eine Keim- und eine Hüllenanlage, deren topographische Beziehung derjenigen der meisten Pterygoten entspricht. Erstere ist aus einem höheren, letztere aus einem Platten-Epithel aufgebaut. Zu einer Differenzierung von Embryonalhüllen kommt es deswegen nicht, weil beiderlei Epithel durch die ganze Embryonalentwicklung ihren Zusammenhang bewahren und wie ein einheitlicher Sack das ganze Eiinnere umgeben. Die Hüllenanlage spielt „ziemlich lange Zeit hindurch die Rolle eines primären Integuments des Rückens und der Seiten, sie geht aber nicht als solche auf die erwachsene Form über, indem sie während der letzten Entwicklungsperiode durch das nach oben wachsende Ektoderm (d. i. durch das Epithel des Keimstreifens) . . . verdrängt“ wird. Letzterer Vorgang erinnert außerordentlich an den Prozeß der Verdrängung der Amnionanlage, die, wie wir gesehen haben, z. B. bei den Ameisen (Strindberg) den provisorischen Rückenverschluß herstellt, um hernach durch das Keimstreifenepithel verdrängt zu werden, welches letzteres erst den definitiven Rückenverschluß zustande bringt. Ob das Hüllenepithel der Collembolen beiden Embryonalhüllen (Amnion und Serosa) gleichzustellen ist oder nur einer von ihnen, ist zweifelhaft. Philiptschenko vertritt in dieser Frage die erste Ansicht, was seinen Grund darin hat, daß er das Dorsalorgan der Collembolen nicht für gleichwertig mit dem Dorsalorgane der Pterygoten betrachtet.

Aus der Gruppe der Pterygoten machte uns neuerdings Strindberg mit einigen Ameisenarten bekannt, die, seinen Angaben gemäß, als hüllenlos zu betrachten sind; es sind dies nämlich *Leptothorax*, *Tetramorium* und *Tapinoma*. Beispielsweise gehen wir näher auf die Entwicklung von *Tapinoma erraticum* ein: „Nach Beendigung der superfiziellen Furchung ist die ventrale Hälfte (des Eies) nebst den beiden Polen . . . vom Blastoderm bedeckt, während dorsal“ nur ein Syncytium zu finden ist. „In dem nächsten Stadium erfolgt die Differenzierung des Blastoderms (d. i. des Oberflächenepithels in unserer Nomenklatur) . . . und liefert eine große, langgestreckte Mittelpartie, . . . die die Keimscheibe repräsentiert, sowie vorn und hinten eine Anzahl von Zellen, die zusammen . . . die Serosaanlage bilden . . . Fast gleichzeitig mit der Differenzierung des Blastoderms erfolgt auch die Furchung des oben erwähnten Dorsalsyncytioms, so daß der ganze ungefurchte Eidotter von einer Zellschicht umgeben wird.“ Hernach macht sich die Keimscheibe (*e*) von der Serosaanlage (*extz*) los (siehe Fig. 49 A) und schiebt sich innerhalb derselben um die ungefurchte Centralpartie herum; sie bedeckt die Ventralseite des ungefurchten Dotters und ist auch über seine beiden Pole geschlagen. In den folgenden Stadien wächst sie (*e*) über die ganze Dottermasse (Fig. 49 B) und erhält durch die rudimentäre Amnionanlage (*pr*) einen provisorischen Rückenverschluß. Dabei wird der Verband der Serosaanlage (*extz*) stark aufgelockert und ihre Zellen in zwei Komplexe zerlegt, die an den Eipolen zu liegen kommen; in noch späteren Stadien werden die Zellen dieser Komplexe aufgelöst „und in ein schaumiges Koagulat umgewandelt, um zuletzt spurlos zu verschwinden . . .“ Es kommt also bei dieser Ameisenart und bei einigen anderen weder zur Differenzierung eines Amnions noch einer Serosa, obwohl eine ansehnliche Serosaanlage vorhanden ist. Dies hat, was Strindberg richtig deutet, seinen Grund darin, daß die Zellen der Serosaanlage dotterreich sind und dadurch zu morphogenetischen Leistungen, also zum Aufbau eines serösen Plattenepithels untauglich wurden.

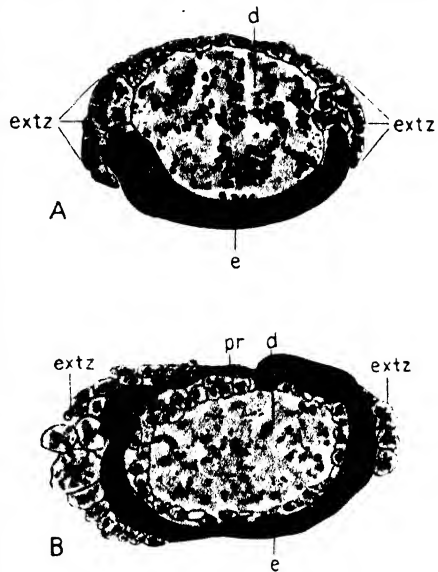


Fig. 49.

Tapinoma. Sagittalschnitte durch zwei Entwicklungsstadien (A u. B) steigenden Alters; *extz* Hüllenanlage; *e* Keimscheibe; *pr* provisorischer Rückenverschluß; *d* Dotter (nach Strindberg).

5. Die Entwicklung der Dorsalorgane und das Endschieksal der Embryonalhüllen.

Wie wir dies schon vorher hervorgehoben haben, stellen uns die Embryonalhüllen nur provisorische Organe dar, die auf späteren Entwicklungsstadien in Degeneration verfallen und somit von dem Aufbau

des embryonalen Körpers ausgeschlossen sind. Ihre Degeneration wird durch die sog. Umrollung (Lageänderung) des Keimstreifens eingeleitet, die wir in einem folgenden Kapitel näher kennen lernen werden; während dieser Umrollung kommt es zu einem Vorgange, der als Hüllensprengung bezeichnet wird, und diese Hüllensprengung, die eine Kontraktion der Hüllen zur Folge hat, führt zur Entwicklung eigentümlicher Gebilde, die meist bei den Insekten an der Dorsalseite des Keimes entdeckt wurden, wovon ihr Name, Dorsalorgane, herrührt, obwohl sie in manchen Fällen auch nicht dorsal zu liegen kommen. Diese Dorsalorgane sind somit Degenerationsstadien der Embryonalhüllen (vornehmlich der Serosa), und man könnte sie, ihrer Beziehung zum Embryo nach, in innere und äußere einteilen, wobei als innere Dorsalorgane diejenigen zu bezeichnen sind, die in das Innere des Embryos verlagert werden und dort einer restlosen Auflösung unterliegen, während den äußeren diejenigen Dorsalorgane angehören, deren Degeneration außerhalb des Embryos zu Ende geht.

Um in die Degeneration der Embryonalhüllen eine genauere Einsicht zu gewinnen, wollen wir sie für jeden der vier Typen, die wir bezüglich der Entwicklung der Embryonalhüllen unterschieden haben, besonders betrachten und beginnen mit demjenigen Insektentypus, welchem zwei Hüllen, Amnion und Serosa, zukommen. Bei diesem Typus kann die Degeneration der Hüllen auf dreierlei Weise verlaufen: 1. Es kann hier zu einer sekundären Verlötung des Amnions mit der Serosa auf der Ventralseite des Embryos kommen; durch diese Verlötung entstehen, wie von neuem, die früheren Amnionfalten (was oben als Hüllensprengung bezeichnet wird), die kontrahiert und auf die Dorsalseite des Embryos umgeschlagen werden, um hernach in seinem Innern unter Bildung eines transitorischen Dorsalorgans einer totalen Degeneration zu unterliegen. 2. Es kommt zu keiner Verlötung der Embryonalhüllen und somit auch zu keiner Hüllensprengung, ein Teil des Amnions wird in das Innere des Embryos verlagert und degeneriert hier; sein größerer Teil dagegen bleibt außerhalb des Embryos zu liegen und unterliegt hier mitsamt der Serosa einem Zerfalle. 3. Keine von den Embryonalhüllen, die bis zu Ende isoliert bleiben, wird in den Embryo eingezogen; beide degenerieren außerhalb von ihm.

Der erstere Fall kommt ziemlich vielen Pterygoten zu; er ist uns aus der Entwicklung der Coleopteren (*Hydrophilus*, *Doryphora*, *Dytiscus*, *Donacia*, *Tenebrio*, *Meloë*), der Orthopteren (*Gryllotalpa*, *Periplaneta*, *Gryllus*, *Phyllodromia*), der Dermapteren (*Forficula*), der Isopteren (*Eutermes*) und der Rhynchoten (*Aphidae*, *Coccidae*, *Pyrrhocoris*) bekannt. Bei diesen Insekten folgt dem Verlöten des Amnions mit der Serosa eine Falten-Bildung, die ihrem Baue nach vollkommen den primären Amnionfalten entspricht; hernach unterliegt die Serosa einer Kontraktion auf der Dorsalseite des Eies, während das Amnion einen provisorischen Rückenverschluß herstellt. Diese Verhältnisse gibt Fig. 50 A wieder, die uns einen Querschnitt durch ein älteres Entwicklungsstadium von *Meloë proscarabaeus*, nach Nusbaum, darstellt. Wir sehen hier an der Dorsalseite des Eies median ein kubisches, etwas in den Dotter eingestülptes Epithel (s); dieses stellt uns die kontrahierte und zu einem Dorsalorgan umgebildete Serosa dar, welche lateralwärts in das Amnion (am) übergeht, während dieses wiederum ventralwärts zu beiden Seiten mit dem Embryo und zwar mit seinem

äußeren Epithel (dem Ektoderm) zusammenhängt. Aus diesem Querschnitte ist auch zu ersehen, daß die Bildung des Dorsalorgans auf einem späteren Stadium erfolgt, in welchem der in die Breite ausgewachsene Keimstreifen den Dotter von beiden Seiten zu umgreifen beginnt. Während der weiteren Entwicklung verliert das Dorsalorgan den Charakter einer epithelialen Einstülpung (Fig. 50 B), seine Zellen gewinnen eine mehrschichtige und unregelmäßige Anordnung, und dadurch verwandelt es sich schließlich in einen Zellenhaufen, welcher sich hernach in seine Elemente auflöst (Fig. 50 C). Die freigewordenen Zellen des Dorsalorgans geraten hernach in den Dotter, verstreuen sich in ihm nach allen Seiten und unterliegen zuletzt restlos einer Degeneration. Indem die Seitenränder des Embryos auf die Dorsalseite des Eies übergreifen, wird das Amnion ähnlich wie die Serosa von außen nach innen verdrängt und resorbiert, während der definitive Rückenverschluß des Embryos durch sein äußeres Epithel (das Ektoderm) hergestellt wird.

Ähnlich wie bei *Meloë* kommt es auch bei anderen Coleopteren, wie gesagt wurde, zur Entwicklung eines Dorsalorgans, welches ganz ansehnliche Dimensionen besitzen kann. Ein solcher Fall liegt uns

in der Embryogenese von *Tenebrio molitor* vor, bei welchem, nach Saling, die Involution der Embryonalhüllen auf folgende Weise verläuft: In älteren Stadien „wachsen die Seitenplatten des Keimstreifens

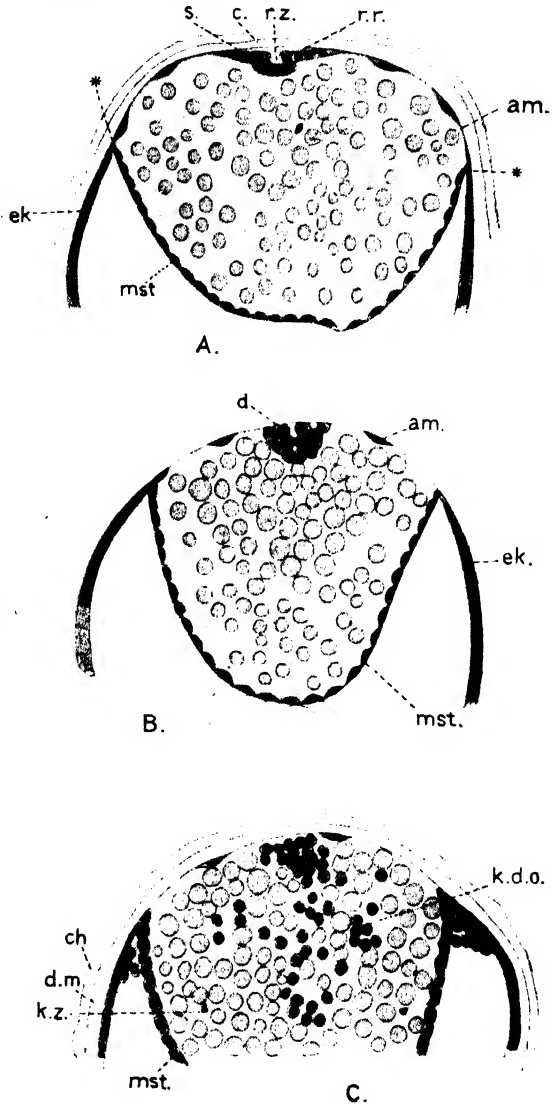


Fig. 50.

Meloë, drei Querschnitte durch Stadien (A—C) steigenden Alters, zur Erläuterung der Entwicklung des Dorsalorganes; s Serosa; am Amnion; ek Keimstreifenektoderm; mst Mitteldarmepithel; d Dorsalorgan; kz Dotterzellen; kdo Dorsalorgan in Degeneration begriffen (nach Nusbaum).

an der Peripherie des Dotters hinauf einander entgegen. Infolgedessen wird die Amnionhöhle immer mehr in die Quere gezerzt; das Amnion, welches bereits vorher auf der Ventralseite sich der Serosa fest angelegt hatte und mit ihr schließlich verwachsen war, kann der Spannung nicht länger widerstehen und zerreißt in der ventralen Medianlinie. Die Amnionhöhle eröffnet sich hierdurch, und Amnion und Serosa bilden, wie ehemals, eine ineinander übergehende Zellschicht. Die durch den Riß entstandenen Amnionfalten glätten sich schnell aus, indem die Serosa dorsalwärts — man möchte sagen — zusammenschnurrt. Der plattenepitheliale Charakter der Serosa geht hierdurch verloren, und es kommt zur Bildung eines hohen Cylinderepithels, der sog. „Rückenplatte“. . . . Durch Einwölbung der Rückenplatte in den Dotter kommt ein „Rückenrohr“ zustande, dessen dorsaler Verschuß von hinten nach vorn fortschreitet. Es besitzt bei *Tenebrio* die Ausdehnung von etwa einem Drittel der ganzen Eilänge und kommt in die Medianregion der Rückenseite zu liegen. Fig. 51 veranschaulicht die Dimensionen des Rückenrohrs (rr), das sich bereits, bis auf ein

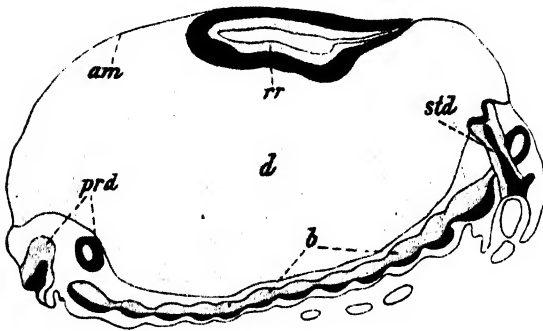


Fig. 51.

Tenebrio, Sagittalschnitt durch einen älteren Embryo. am Amnion; rr Dorsalorgan; d Dotter; std Stomodäum; prd Proctodaeum; b Bauchganglien (nach Saling).

kurzes Stück am Vorderende, vom Amnion (am) völlig abgeschnürt hat. Die Wandung des Rückenrohrs (welches das Dorsalorgan darstellt) schließt ein anfangs noch geräumiges Lumen ein und hat den Charakter eines sehr hohen Cylinderepithels. Bald aber verschwindet der Hohlraum, womit eine völlige Degeneration der Epithelzellen verbunden ist, die . . . einer gänzlichen Auflösung im Dotter unterliegen.

Der Rückenverschluß wird nach Abschnürung des Rückenrohrs auf kurze Zeit vom Amnion übernommen, bis die lateral am Dotter emporwachsenden Keimstreifenflügel in der Medianlinie des Rückens verschmelzen und somit den Einschluß der Dottermasse bewirken“.

Um noch einen Fall kennen zu lernen, in welchem es zur Entwicklung eines ansehnlichen, in unserer Terminologie nach inneren Dorsalorganes kommt, verweise ich auf die Embryogenese von *Eutermes* (Knower, Strindberg), eines Repräsentanten der Isopteren, bei welchem die Hüllenverlötung und Hüllensprengung auf die gleiche Weise verläuft wie bei *Meloe* und *Tenebrio*. Infolge dieser Vorgänge wird „die seröse Hülle . . . von vorn und hinten nach innen rohrförmig versenkt und wandelt sich somit in eine Halbrinne um, deren Ränder miteinander vereinigt werden. Die vorherige Serosa stellt von nun an ein allerdings kurzes Rohr dar (Fig. 52, ser), dessen rundliches Lumen von den großen radiär gestellten vorherigen Serosazellen begrenzt wird“. Dieses Rohr entspricht eben dem Dorsalorgane anderer Insekten und es „geht . . . an keiner Stelle unmittelbar in die definitiven Körper-

ränder über, sondern nur vermittels des bei der Umrollung ebenfalls dorsal gelagerten . . . Amnions [*pr (am)*]⁴. Das Endsicksal des Dorsalorgans und des Amnions entspricht hier vollkommen demjenigen, welches den betreffenden Organen bei den Coleopteren zukommt, sie werden nämlich in das innere des Embryos verlagert und resorbiert, während an der Bildung des definitiven Rückenverschlusses nur das äußere Keimstreifenepithel (das Ektoderm) beteiligt ist.

Im Zusammenhange mit dem vorher Gesagten ist noch hervorzuheben, daß bei manchen Insekten (*Wheeler-Doryphora*, *Heymons-Gryllus*) Dorsalorgane gefunden wurden, die ihre Entstehung nicht der Serosa, sondern dem Amnion verdanken sollen. Bei *Gryllus* beschreibt Heymons die betreffenden Vorgänge folgendermaßen: „Die Serosa hat sich nach Ablauf der Umrollung zusammengezogen

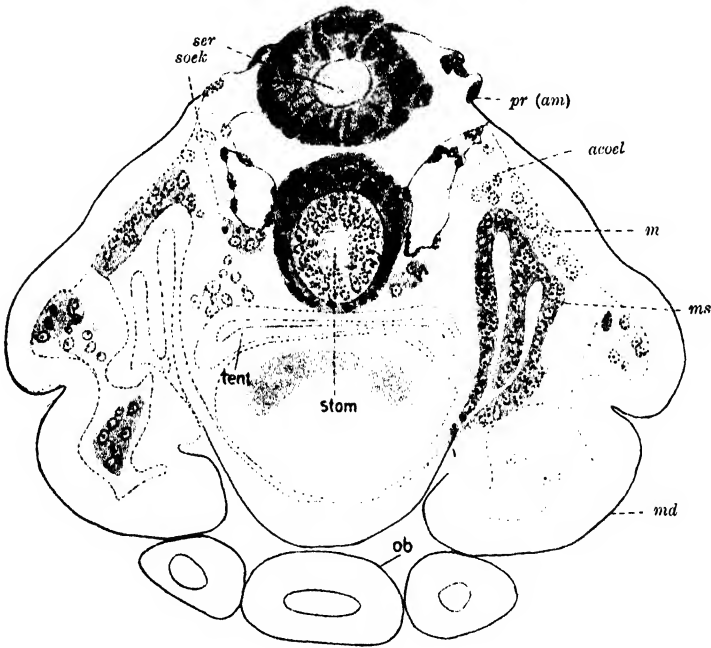


Fig. 52.

Eutermes, Querschnitt durch einen älteren Embryo. *ser* Dorsalorgan; *pr (am)* Amnion; *stom* Stomodäum; *tent* Tentorium; *md* Mandibula; *acoel* Cölomsäckchen des Antennensegments (nach Strindberg).

und bekleidet die vor dem Kopfende des Embryos befindliche Dotterpartie, in welche sie später einsinkt und resorbiert wird. Das Amnion übernimmt in üblicher Weise den vorläufigen Rückenverschluß. Von den gegeneinander wachsenden ektodermalen Körperrändern wird letzteres allmählich auf einen kleinen medianen Raum eingeschränkt. Seine Zellen degenerieren und das ganze Amnion stülpt sich . . . in das Innere ein und wird vom Ektoderm bedeckt. Es bildet sich damit bei *Gryllus* . . . eine Art von röhrenförmigen Dorsalorgans, welches dem Amnion seine Entstehung verdankt⁴. Dieses Dorsalorgan zerfällt hernach in seine Komponenten, die in die dorsalen Blutlakunen verlagert und dort seitens der Blutzellen aufgefressen werden.

Angesichts dieser Angaben wären somit bei den zweihülligen Insekten zweierlei Dorsalorgane, nämlich seröse und amnionale zu unterscheiden, die beide, wegen ihrer Verlagerung nach innen, den inneren Dorsalorganen angehören. Über ihre gegenseitige Beziehung ist folgendes zu bemerken: Das seröse Dorsalorgan wird zuerst angelegt, es liegt ringsum von dem Amnion umgeben, ist in ihm excentrisch gegen den vorderen Eipol verschoben und ist gewöhnlich in der Nackengegend des Embryos anzutreffen; das amnionale Dorsalorgan stellt uns dagegen eine seltenere Erscheinung dar, indem die Degeneration des Amnions meistens nicht unter Bildung organähnlicher Gebilde verläuft; insfern es zur Entwicklung eines amnionalen Dorsalorgans kommt, wird dieses zeitlich nach dem serösen und topographisch hinter diesem angelegt.

Wir gehen jetzt zu denjenigen zweihülligen Insekten über, bei denen zu Ende der Embryonalentwicklung nur ein Teil des Amnions nach innen verlagert wird, während die Serosa ihre ursprüngliche, isolierte und oberflächliche Lage beibehält. Diesen Fall repräsentiert uns nach Strindberg die Entwicklung von *Chrysomela hyperici*. Das beigelegte Schema (Fig. 52 a) gibt uns über die betreffenden Vorgänge einen näheren Aufschluß: Der Keimstreif (schwarze Platte) wächst während der Entwicklung in die Breite, und dasselbe macht mit ihm auch das Amnion mit (am, punktierte Linie); hernach eilt das Amnion in der Umwachsung des Dotters dem Keimstreifen voran, und es erscheinen an den Dorsalrändern des letzteren quasi Amnionfalten, deren beide Blätter aus dem Amnionepithel aufgebaut sind. Die inneren und äußeren Blätter der gegenüberliegenden Falten vereinigen sich miteinander, jede für sich; durch die Vereinigung der inneren Blätter wird der amnionale Rückenverschluß, durch das nämliche Verhalten der äußeren ein geschlossener, den ganzen Embryo umgebender Amnionsack hergestellt. Der äußere Amnionsack verklebt mit dem Serosasack (laufende Linie), und sie zerfallen beide noch vor der Geburt des Embryos. Der Amnionteil, welcher den provisorischen Rücken bildet, wird in das innere des Embryos verlagert und degeneriert, wobei seine Einsenkung mit der Bildung eines amnionalen Dorsalorgans zu vergleichen wäre. Den definitiven Rücken baut das Keimstreifenektoderm auf.

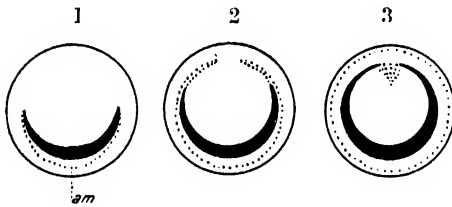


Fig. 52 a.

Chrysomela, Querschnitte durch drei Stadien steigenden Alters zur Erläuterung des Verhaltens der Embryonalhüllen. am Amnion (nach Strindberg).

einigen sich miteinander, jede für sich; durch die Vereinigung der inneren Blätter wird der amnionale Rückenverschluß, durch das nämliche Verhalten der äußeren ein geschlossener, den ganzen Embryo umgebender Amnionsack hergestellt. Der äußere Amnionsack verklebt mit dem Serosasack (laufende Linie), und sie zerfallen beide noch vor der Geburt des Embryos. Der Amnionteil, welcher den provisorischen Rücken bildet, wird in das innere des Embryos verlagert und degeneriert, wobei seine Einsenkung mit der Bildung eines amnionalen Dorsalorgans zu vergleichen wäre. Den definitiven Rücken baut das Keimstreifenektoderm auf.

Es bleibt uns noch übrig, den dritten Fall zu besprechen, der bei den zweihülligen Insekten bezüglich des Endschnitts, welchem die Embryonalhüllen unterliegen, vorkommen kann. Dieser Fall ist uns durch die Entwicklung der Lepidopteren (*Hirschler-Catocala nupta*, *C. fraxini*, *Eugonia quercinaria*, *Cidaria ocellata*) repräsentiert. Wenn wir einen Sagittalschnitt durch ein mittelaltes Stadium von *Catocala nupta* untersuchen (Fig. 53 A), so finden wir den Keimstreifen gekrümmt und seine beiden Enden etwas auf diejenige Seite umgeschlagen, die der Dorsalseite des fertigen Embryos entspricht. Von dem

Vorder- und Hinterende des Keimstreifens zieht sich gegen die Mitte das Amnionepithel, welches auf dieser Strecke den provisorischen Rücken ausmacht; die vordere und hintere Amnionlamelle biegen hernach dorsalwärts um und laufen eine kurze Strecke in kleiner Entfernung voneinander, annähernd parallel, wodurch ein Nabelkanal (*k*) hergestellt wird, durch welchen der extraembryonale Dotter mit dem intraembryonalen in Verbindung steht; hernach gehen sie nach links und rechts in den ventralen Abschnitt des Amnions (*a*) über. Während der weiteren Entwicklung (Fig. 53 B) wird das Amnionepithel (*a*) auf der Dorsalseite des Embryos durch sein Ektoderm (*ek*) ersetzt; der Nabelkanal, der jetzt äußerst kurz ist, ist gegen das Hinterende des Embryos verschoben und durch das Keimektoderm begrenzt; durch die Entwicklung des Herzrohres (*sr*) und des Mitteldarmes hat der intraembryonale Dotter mit dem extraembryonalen seinen Zusammenhang verloren. Die Verschiebung des Nabelkanals nach hinten weist darauf hin, daß das vor ihm gelegene Keimektoderm stärker in die Länge gewachsen ist als das hinter ihm gelegene. In den folgenden

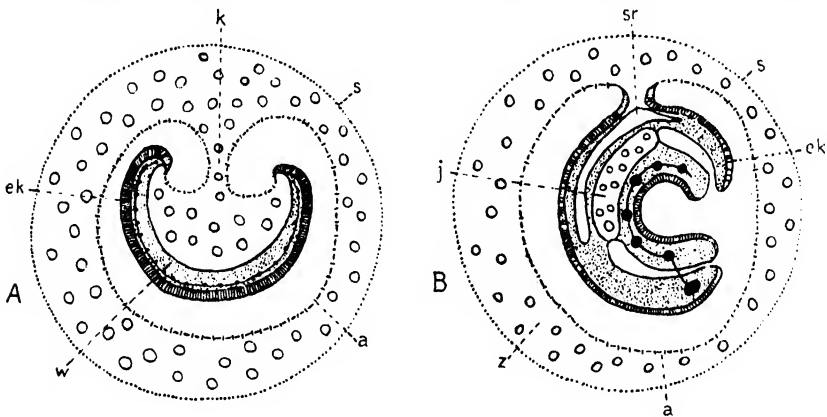


Fig. 53.

Catocala, schematische Sagittalschnitte durch zwei Stadien (Keimstreifen) (A u. B.) steigenden Alters. *s* Serosa; *a* Amnion; *w* unteres Blatt; *k* Nabelstrang; *ek* Keimstreifektoderm; *sr* Herz; *j* Mitteldarm; *z* Dotter (nach Hirschler).

Stadien nähern sich die dorsalen Falten, zwischen welchen der Nabelkanal liegt (Fig. 54), stark aneinander, ihre inneren Lamellen sind aus dem Keimstreifenepithel (*e*), ihre äußeren aus dem Amnionepithel aufgebaut; den Boden des Nabelkanals macht die Wand des Herzrohres (*h*) aus, welchem die genannten Falten knapp aufliegen; ohne daß es zu einer Verlagerung des Amnions oder seines Teiles nach innen kommt, findet schließlich eine Verlötung der gegenüber liegenden Falten miteinander statt, wobei Ektoderm mit Ektoderm und Amnion mit Amnion verwachsen. Auf diese Weise hat sich das ganze Amnion von dem Embryo isoliert, und erst nachher unterliegt es mitsamt der Serosa, von welcher es durch eine Dotterschicht geschieden ist, einem Zerfall. Infolge dieses Verhaltens der Embryonalhüllen, kommt es somit bei den meinerseits untersuchten Lepidopterenarten weder zur Entwicklung eines amnialen, noch eines serösen Dorsalorgans.

Nachdem wir nun die drei Verhaltensweisen, die die Involution der Embryonalhüllen bei den zweihülligen Insekten bietet, besprechen

haben, wenden wir uns denjenigen Arten zu, die nur eine Hülle, nämlich die Serosa, besitzen. Bezüglich der Ameisen (*Formica*, *Camponotus*) haben wir schon im Kapitel II 2 angegeben, daß dort während der Dotterumwachsung seitens des Keimstreifens gewisse Bezirke des Hülleneithels in den Dotter verlagert werden; inwiefern es sich in diesen Fällen nicht um eine Verlagerung von Pilzorganen handelt, können diese versenkten Teile des Hülleneithels mit den Dorsalorganen, speziell mit den serösen anderer Insekten, im weiteren Sinne des Wortes, als homolog betrachtet werden, indem in beiden Fällen Teile des Hülleneithels in den Dotter geraten. Wir wissen weiter, daß es bei den Ameisen früh zur Entwicklung eines provisorischen Rückensverchlusses kommt, welcher durch den definitiven ersetzt wird. Dabei gelangt nach Innen ein dem Amnion gleichwertiges Epithel, und dieser Versenkungsvorgang wäre mit der Bildung eines amnionalen Dorsalorgans bei anderen Formen zu vergleichen. Daneben be-



Fig. 54.

Catocala. Fragment von einem Sagittalschnitt durch einen älteren Embryo. *a* Amnion; *e* Keimstreifektoderm; *h* Herzlumen; *i* Mitteldarmepithel (nach Hirschler).

sitzen aber diese Ameisen auch eine Serosa, und diese unterliegt, nach erfolgter Umrollung, einer Kontraktion, was zur Entwicklung dorsalorganähnlicher Gebilde führt. Bei *Formica* z. B. (Fig. 55) unterliegt die Serosa zuletzt einer Sprengung und sie kontrahiert sich hernach an der Ventralseite des Embryos zu einem dorsalorganähnlichen Gebilde (*ser*). Dieses Organ ist also nur seiner engeren Homologie wegen, als Serosaderivat, mit dem serösen Dorsalorgan anderer Insekten zusammenzustellen, denn seiner Lage nach sollte es eher als Ventralorgan bezeichnet werden. Bei *Vespa* liegen, nach Strindberg, die Verhältnisse insofern einfacher, als hier das ganze Hülleneithel in die Serosa übergeht; „die seröse Hülle wird hier bis in die letzten Embryonalstadien als ein geschlossener . . . Sack beibehalten. Dann bemerkt man, daß die Zellen derselben größtenteils nach vorn geschoben sind, um zuletzt dicht oberhalb des Kopfes zusammengedrängt zu werden. An der genannten Stelle bilden sie eine breite, mehrschichtige Platte von Zellen, deren Kerne hier und da schon deutliche Degenerations-

erscheinungen aufweisen (Fig. 56 A, *ser*). In einem etwas späteren Stadium erfolgt das endgültige Auflösen der Serosa. Die Zellen der oben erwähnten Platte treten dabei in rosettenförmige Bildungen zusammen (Fig. 56 B, *ser*). . . Im Stadium der Auflösung ist die Zellanhäufung nicht wie vorher dorsal vom Kopf, sondern unmittelbar vor der gegen den Vorderpol der Eischale gerichteten Mundöffnung gelegen“; hier unterliegt sie einem restlosen Zerfalle. Nach dieser Darstellung kommt es somit bei *Vespa* zur Entwicklung eines serösen Dorsalorgans, welches den äußeren Dorsalorganen, ähnlich wie bei *Formica*, angehört; denn es degeneriert außerhalb des Embryos, ohne in sein Inneres verlagert zu werden. Man könnte vielleicht darum streiten, ob es richtig ist, diese zusammengebackene Serosa, welcher keine Organisation im üblichen Sinne des Wortes zukommt, als Organ zu bezeichnen; dennoch behalten wir für sie und für andere ähnliche Fälle (z. B. für *Formica*) diesen Namen bei, um dadurch die Homologie dieser Gebilde mit den serösen röhren- oder sackförmigen Dorsalorganen der zweihülligen Insekten hervorzuheben. Aus demselben Grunde könnten wir bei *Vespa* daneben noch von einem inneren amnionalen Dorsalorgane

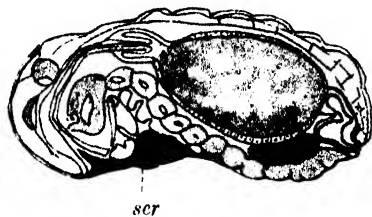


Fig. 55.

Formica. Sagittalschnitt durch einen älteren Embryo. *ser* Serosa zusammengeklumpt (nach Strindberg).

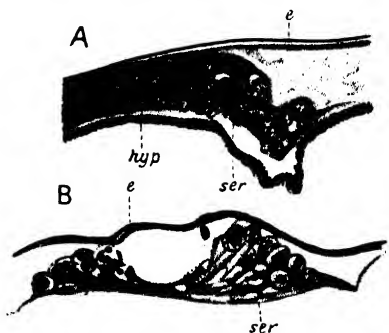


Fig. 56.

Vespa. Fragmente von zwei Sagittalschnitten durch ältere Embryonen (A und B). *e* Eischale; *ser* zusammengebackene Serosa; *hyp* Hautepithel des Embryos (nach Strindberg).

sprechen, denn es kommt hier, ähnlich wie bei *Formica*, noch lange vor dem Erscheinen eines serösen Dorsalorgans zu einer Versenkung des provisorischen Rückenverschlusses, was der Entwicklung eines inneren amnionalen Dorsalorgans gleichzustellen ist.

Bei *Trachusa* liegen die Verhältnisse, nach Strindberg, insofern verschieden wie bei *Vespa*, als hier die seröse Hülle vor ihrer Degeneration an die Ventralseite des Embryos geschoben wird, wo sie eine vordere und eine hintere Anhäufung von . . . Zellen bildet. Diese beiden Zellanhäufungen, die miteinander verbunden sind, degenerieren außerhalb des Embryos an Ort und Stelle und sind somit ihrem morphologischen Werte nach als seröse und zwar äußere Dorsalorgane zu bezeichnen. Da es nun aus einer Reihe von Fällen bekannt ist, daß die kontrahierte Serosa nicht immer dorsal, sondern auch am vorderen Eipol oder ventral gelegen sein kann, so würde es für die Zukunft besser sein, die Bezeichnung „Dorsalorgan“ aufzugeben und sie durch eine allgemeinere, alle Fälle umfassende zu ersetzen.

Den dritten Insektentypus, der durch die Anwesenheit nur eines Amnions sich auszeichnet, haben wir durch die Strepsipteren vertreten.

Die Entwicklung dieser Insekten ist, wie gesagt wurde, wenig bekannt, und in der Arbeit Hoffmanns finden wir keine Angaben, die über das Endschiicksal ihrer Embryonalhülle handeln würden. Aus diesem Grunde wenden wir uns demnächst den hüllenlosen Insekten zu, bei denen zwar typische Hüllen nicht zur Entwicklung gelangen, denen aber dennoch primitive oder rudimentäre Anlagen dieser Hüllen zukommen und bei denen wir somit nach ihrem Endschiicksale fragen können. Bezüglich der Collembolen ist darauf hingewiesen, daß bei *Isotoma* (nach Philiptschenko) ähnlich wie bei den Pterygoten, einem provisorischen Seiten- und Rückenverschluß begegnet wird, was auf eine Anwesenheit von Hüllenanlagen hindeuten würde. Ob aber dieses Hüllenepithel, welches schließlich in das Innere des Embryos gelangt und dort degeneriert, um durch das Keimektoderm ersetzt zu werden, nur dem Amnion der Pterygoten oder dem Amnion plus Serosa gleichzustellen ist, hängt davon ab, welchen morphologischen Wert wir dem Dorsalorgane der Collembolen beimessen werden, von welchem bislang noch keine Rede war. In diesem Kapitel wollen wir nur seinen Bau und Genese kennen lernen, indem wir die Homologienfrage im nächsten behandeln werden. Sobald nun bei *Isotoma* (nach Philiptschenko) die Entwicklung des unteren Blattes zu Ende geht,

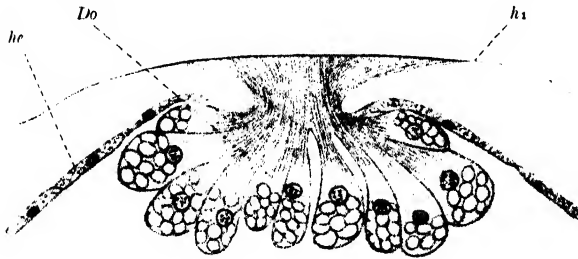


Fig. 57.

Isotoma, Fragment von einem Sagittalschnitte. DO Dorsalorgan; he Ektoderm; h_1 Häutungsmembran (nach Philiptschenko).

ist im Bereiche des äußeren Hüllenepithels an der Dorsal-seite des Eies eine Platte zu bemerken, die bei Außenbetrachtung rundlich erscheint und sich von dem angrenzenden, kubischen Hüllenepithel durch ihre hohen cylindrischen Zellen auszeichnet. Diese dicke Zellenplatte

stellt uns das junge Dorsalorgan vor, welches somit hier, im Vergleiche zu den pterygoten Insekten, in einem viel früheren Stadium angelegt wird als bei den letzteren. Dieses Organ zeigt, nach Philiptschenko, bei älteren Embryonen folgenden Bau: Wir sehen (Fig. 57) . . . daß seine Zellen . . . um ein Vielfaches größer sind, als die daranstoßenden Zellen des Ektoderms (d. i. des Hüllenepithels) . . . Eine jede der Zellen ist stark in die Länge gestreckt, mit erweitertem inneren und stark verjüngtem äußeren Ende, wobei diese äußeren zugespitzten Enden der Zellen des Dorsalorgans in der Mitte seiner äußeren Oberfläche dicht beieinanderliegen. Die inneren erweiterten Enden der Zellen enthalten je einen ziemlich großen Kern; ihr Protoplasma ist in diesem Teile stark vacuolisiert. Nach außen zu nimmt die Vacuolisierung mit zunehmender Verschmälerung der ganzen Zelle an Intensität ab, wobei sie schließlich gänzlich verschwindet und durch einen auf das deutlichste ausgesprochenen fibrillären Bau ersetzt wird, so daß der Eindruck hervorgerufen wird, als ob die Zellen des Dorsalorgans sich nach der Peripherie zu stark verschmälern und in ein Bündel dünner Fäden übergehen, unter denen die Grenzen der

einzelnen Zellen nicht mehr zu erkennen sind. Ein derartiges Bild spricht natürlich für eine intensive . . . exkretorische Tätigkeit des Dorsalorgans und verleiht demselben den Charakter einer Drüse: der fibrilläre Bau der in die Länge gezogenen äußeren Enden der Zellen kann durch die Anhäufung eines nach außen strömenden Secrets in denselben erklärt werden, welches wahrscheinlich in der Nähe des Kernes in ihren erweiterten inneren Enden hervorgebracht wird wo das Protoplasma viele Vacuolen enthält.“ Ähnlich gebaute und gelagerte Dorsalorgane wurden seitens einiger Forscher (Uljanin, Wheeler, Uzel, Claypole u. a.) bei einigen Collembolenarten (*Entomobrya*, *Anurophorus*, *Anurida*, *Isotoma*) beschrieben, was wohl dafür spricht, daß wir hier mit einem Organ zu tun haben, welches wahrscheinlich ein allgemeines Charakteristikum dieser Insektengruppe ist. Das Endsicksal dieses Dorsalorganes, welches unverändert fast die ganze Embryogenese überdauert, ist aber schließlich dasselbe, wie aller anderen inneren Dorsalorgane. Indem es nämlich bei alten Embryonen, die kurz vor dem Ausschlüpfen stehen, gewisse Degenerationsmerkmale zeigt, verliert es hernach seinen Zusammenhang mit dem Keimepithel, welches nach Verdrängung des Hülleneithels den definitiven Rückenverschluß herstellt, und wird nach innen in den Dotter verlagert, in welchem es einer restlosen Auflösung unterliegt. Philiptschenko weist deutlich darauf hin, daß diese Vorgänge vollkommen an die betreffenden bei den zweihülligen Pterygoten, z. B. *Hydrophilus*, erinnern; die Angaben Prowazek's, nach welchen das Dorsalorgan mit Hilfe von mesodermalen Zellen resorbiert werden soll, stellt er in Abrede.

Neben den Collembolen gehören dem hüllenlosen Insektentypus auch manche vorher genannte Ameisenarten (Strindberg) an. Bei diesen bleiben Teile des Hülleneithels außerhalb vom Embryo und verfallen in eine Degeneration, ähnlich wie die Dorsalorgane anderer Pterygoten. Da es sich in diesem Falle um Hülleneithelzellen handelt, aus denen auch die das seröse innere Dorsalorgan liefernde Serosa anderer Formen aufgebaut ist, so ist ihre Degeneration im weiteren Sinne mit der Degeneration des genannten Dorsalorgans zu vergleichen, während eine engere Homologie zwischen dem letzteren und den äußeren Dorsalorganen derjenigen Hymenopteren anzunehmen ist, die eine typische Serosa, wie z. B. *Formica* und *Vespa*, besitzen.

Ähnlich wie bei den einhülligen Ameisen kommt es auch bei den hüllenlosen zur Entwicklung eines provisorischen Rückens, weswegen alles, was über die Homologie dieses Vorganges betreffs der ersteren gesagt wurde, auch auf die letzteren zu beziehen ist. Trotz dieser weiteren Homologie, die mir zwischen der Degeneration der extracmbryonalen Hülleneithelzellen und der Degeneration der serösen Dorsalorgane wahrscheinlich erscheint, ist doch hervorzuheben, was schon angedeutet wurde, daß das Verhalten der genannten Zellen durch Furchungsvorgänge verursacht ist, die an die totale primäre und sekundäre Dotterfurchung mancher Insekten erinnert, was wiederum für den Vergleich ihrer Degeneration mit der Degeneration der Dotterzellen sprechen würde. In diesen zwei Richtungen ist, wie mir scheint, nach Homologien zu suchen, wobei hier die cöonogenetischen Momente sehr das primäre Bild verdunkeln und es äußerst schwer machen, den richtigen Weg zu finden.

6. Betrachtungen über die phyletische Genese der Embryonalhüllen.

In Beantwortung dieser Frage beginnen wir mit den betreffenden theoretischen Anschauungen Heymons. Obwohl diese Anschauungen weder die ältesten noch die jüngsten sind, die sich auf die phyletische Genese der Embryonalhüllen beziehen, so stellen wir sie an die erste Stelle deswegen, weil sie in der neueren Literatur den größten Beifall gefunden haben und weil sie uns auf diesem Gebiete die am vielseitigsten und am vollkommensten ausgebaute Theorie zweifellos darstellen. Den Ausgangspunkt dieser Anschauungen machen bei Heymons die Bestrebungen aus, für die serösen Dorsalorgane der Pterygoten Homologa bei den Insektenvorfahren zu finden. Er verweist auf die Embryonalentwicklung der Onychophoren und beruft sich auf die Untersuchungen Sedgwick's, welcher in der Nackengegend der Embryonen von *Peripatus capensis* eine dicke Ektodermplatte („ektodermal hump“) beobachten konnte. Diese Platte hat eine paarige Anlage, besteht aus vacuolenreichen Zellen und ist, wie überhaupt die dorsalen Ektodermzellen des Embryos, an seiner Ernährung durch die ihn umspülende Uterusflüssigkeit beteiligt. Heymons hebt nun hervor, daß die Lage dieses Organs derjenigen des serösen Dorsalorgans der zweihülligen Insekten entspricht, und findet diese Übereinstimmung für beachtenswert. Nachdem schon Sedgwick für die Homologie der Dorsalhaut von *Peripatus capensis* mit der seitens Kennel bei *Peripatus edwardsi* entdeckten Placenta eintrat, konnte Willey bei den Embryonen von *Peripatus novae-britaniae* ebenfalls in der Nackengegend, also dorsal hinter dem Kopfe, eine Blase) „trophic vesicle“) aufdecken, die von außen von dem Ektodermepithel bedeckt ist, welches die Aufgabe haben soll, bei der Aufnahme der Uterusflüssigkeit seitens des Embryos zu vermitteln. Diese Blase entspricht nicht nur ihrer Lage, sondern auch ihrem Endschicksale nach dem Dorsalorgane der Insekten, denn sie wird bei älteren Embryonen in ihr Inneres verlagert und dort restlos aufgelöst. Es ist nun interessant, daß es Heymons gelungen ist, auch bei den den Insekten näher stehenden Vorfahren, nämlich bei den Myriopoden, Äquivalente für die serösen Dorsalorgane der ersteren zu finden. Wenn wir nämlich an einem Sagittalschnitte ein mittelaltes Entwicklungsstadium von *Scolopendra* betrachten, so begegnen wir folgendem Bilde (Fig. 58): An der Ventralseite des Eies kommt der ziemlich lange Keimstreifen zu liegen, während die Rückenseite durch ein plattes Epithel (τ), die sog. Membrana dorsalis bedeckt ist. Im Bereiche dieses Epithels, unweit von dem Kopfende des Keimstreifens, ist eine ziemlich kleine mehrschichtige Platte (*dorg*) zu bemerken, die erst an etwas älteren Stadien, die sich durch das Längenwachstum des Keimstreifens auszeichnen, zutage tritt. Die Ausbildung dieser Platte kommt durch eine Art von Kontraktion der Membrana dorsalis zustande, wodurch diese, im Bereiche eines kleinen Bezirkes, an Dicke zunimmt und eine mehrschichtige Lagerung der Kerne aufweist. Während der weiteren Entwicklung unterliegen die unteren Schichten dieser Platte einer Degeneration und werden in das Innere des Embryos verlegt, während die oberflächlich gelegenen Zellen an diejenigen der dünnen Membrana dorsalis anschließen und mit ihr gemeinsam den definitiven Rückenverschluß des Embryos herstellen. Wenn wir nun für das auf Fig. 58 abgebildete Scolopendrastadium in der Entwicklung der

Insekten ein Äquivalent finden wollen, so ist ein solches bei den letzteren in den späteren Entwicklungsstadien gegeben, in welchen schon die Umrollung und Hüllensprengung stattgefunden hat. In diesen Entwicklungsstadien der zweihülligen Insekten finden wir den Rücken des Embryos durch das dünne Amnion bedeckt, in dessen Bereiche, excentrisch gegen das Kopfende desselben verschoben, die kontrahierte Serosa in Form eines meist dickwandigen Dorsalorgans zu liegen kommt. Die topographische Übereinstimmung wie auch die Genese und das Endschicksal des Insektendorsalorgans mit jenen der dicken Dorsalplatte der Myriopoden (*Scolopendra*) ist so weitgehend, daß man wohl keinen Zweifel darüber haben kann, beide Gebilde als homolog und somit die Dorsalplatte der Myriopoden als ihr seröses Dorsalorgan zu betrachten. Ähnlich wie bei den Insekten das Dorsalorgan im Bereiche des Amnions gelegen ist, ähnlich kommt, im Verhältnis zur Membrana dorsalis, die Dorsalplatte der Myriopoden zu liegen; angesichts dieser Lagebeziehungen wird es nun angehen, die Membrana dorsalis mit dem Amnion der Insekten zu vergleichen, welcher Vergleich auch noch dadurch eine Stütze erfährt, daß beide zu dem Keimektoderm in demselben Verhältnis verbleiben und sowohl Membrana dorsalis wie auch Amnion ventralwärts, auf ihrer ganzen Randlänge, mit diesem zusammenhängen. Eine Differenz zwischen diesen beiden Gebilden läge nur in ihrem Endschicksale vor, indem die Membrana dorsalis noch die Fähigkeit besitzt den definitiven Rücken aufzubauen, während das Amnion diese Fähigkeit verloren hat und nach der Herstellung eines proviso-

rischen Rückenverschlusses degeneriert, um in der Rückengegend durch das Keimektoderm ersetzt zu werden.

Wenn wir nun mit Heymons annehmen, daß die Dorsalplatte der Myriopoden dem serösen Dorsalorgane der Insekten gleichwertig ist, so folgt daraus, daß auch den ersteren eine Serosa zukommt, die, im Vergleiche mit den Insekten, nur einen kleinen, dorsalen Teil der Eioberfläche einnimmt. Da nun aber bei den letzteren ein ganz beträchtlicher Teil derselben durch die Serosa bedeckt ist, so ist zu vermuten, daß während der phyletischen Entwicklung, die von den Myriopoden zu den Insekten führte, die Serosa als Hüllenepithel ganz bedeutend zugenommen hat und sich auf einen sehr großen Teil der Eioberfläche ausdehnte, wobei sich gleichzeitig damit das Keimepithel, welches die gemeinsame Anlage des Amnions und des Keimektoderms darstellt, auf einen kleinen Teil der Eioberfläche zusammengezogen hat. Diese Anschauung würde eine Stütze seitens der Entwicklung

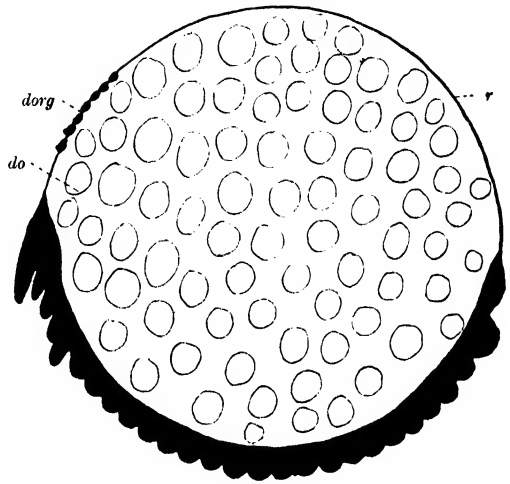


Fig. 58.

Scolopendra, Sagittalschnitt durch das Ei (schematisch). dorg Dorsalorgan; do Dotter; r Rückenepithel (nach R. u. H. Heymons).

mancher Insektenarten, der sog. Großkeimer (Kapitel I), erfahren, bei welchen die Keimanlage zuerst einen großen, die Hüllenanlage dagegen einen verhältnismäßig kleinen Teil der Eioberfläche einnimmt, während sich hernach die Keimanlage allmählich zusammenzieht, die Hüllenanlage dagegen auf einen großen Teil der Eioberfläche ausdehnt. Es ist nun mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, die bei phyletischen Theorien nur zu erreichen ist, zu vermuten, daß die genannten ontogenetischen Vorgänge den phyletischen Lauf rekapitulieren, welche Annahme für die vorher erwähnte Hypothese Heymons eine Stütze abgeben würde. Die Reduktion der Keimanlage bis auf eine kleine Keimscheibe würde als durch den Dotterreichtum des Insekteneies verursacht zu betrachten sein, indem wir sehen, daß im Tierreiche Dotterreichtum des Eies mit einer Keimscheibenbildung einhergehen, wobei anzunehmen ist, daß, wenn letztere auch bei dotterarmen Eiern (*Aphidae*, Säuger) zutage tritt, sie auf eine hartnäckige Vererbung phyletisch älterer, sich an dotterreichen Eiern abspielender Vorgänge zurückzuführen ist.

An das Verhalten, welches wir bezüglich der Entwicklung des Dorsalorgans bei *Scolopendra* kennen gelernt haben, schließen sich, nach Heymons, gut die Verhältnisse an, die bei den hüllenlosen Apterygoten anzutreffen sind, vor allem aber bei *Campodea staphylinus* (nach Uzel). Das Dorsalorgan dieser Art stimmt, was Genese, Lage und Endschicksal anbelangt, auffallend mit den betreffenden Vorgängen und Zuständen von *Scolopendra* überein, so daß an eine Homologie der beiderlei Organe nicht zu zweifeln ist. Diese Übereinstimmung betrifft hier auch den Zeitpunkt, an welchem es zur Entwicklung des Dorsalorgans kommt, indem es, bei beiden Arten, erst nach erfolgter Differenzierung des Keimstreifens angelegt wird. Die Collembolen dagegen, denen bekannterweise auch ein Dorsalorgan in der Nackengegend zukommt, stellen, nach Heymons, insofern ein abgeleitetes Verhalten dar, als das Dorsalorgan hier sehr frühe, nämlich vor der Differenzierung des Keimstreifens angelegt wird, welche Heterochronie möglicherweise als durch seine ausgesprochene sekretorische Funktion verursacht zu deuten ist. Wenn wir nun mit Heymons das Dorsalorgan der Collembolen mit demjenigen von *Scolopendra*, also auch mit der Serosa der Pterygoten homologisieren, so müssen wir das Hüllentoderm, das den provisorischen Rückenverschluß bei den Collembolen (*Isotoma*) bildet, nicht wie Philpitschenko, mit der Serosa und dem Amnion, sondern nur mit dem Amnion der Pterygoten für gleichwertig ansehen. Zur Zeit, zu welcher Heymons (1901) die vorgeführten Homologien zwischen den Dorsalorganen der Tracheatengruppen veröffentlichte, war ihm aus der Embryologie der Pterygoten ein Gebilde bekannt, dessen morphologischer Wert ihm unaufgeklärt blieb und welches vorher seitens Willey (1899) mit dem Dorsalorgan der Collembolen verglichen wurde: Wir meinen hier das sackförmige Indusium, welches bei einer Locustide (*Xiphidium*) seitens Wheeler's entdeckt wurde (1893). Angesichts dessen, daß ähnliche Gebilde nur ausnahmsweise bei vereinzelter Pterygoten vorzukommen scheinen, hält es Heymons für richtiger, sich von einer Homologisierung des Indusiums mit den Dorsalorganen einstweilen fern zu halten. Wir fassen nun kurz die Anschauungen Heymons, einer besseren Übersicht wegen, folgendermaßen zusammen: Die Dorsalorgane der Onychophoren, Myriopoden und der Apterygoten sind homologe Gebilde und der

Serosa der Pterygoten gleichwertig; während der phyletischen Entwicklung der Insekten hat sich die zuerst auf einen kleinen Teil der Eioberfläche beschränkte Serosa auf einen viel größeren Teil dieser Oberfläche ausgedehnt, was eine allmähliche Reduktion der Keimanlage zur Folge hatte.

Damit war aber die Frage nach der phyletischen Entwicklung der Embryonalhüllen durch Faltenbildung, wie wir ihr bei den meisten Pterygoten begegnen, keineswegs erledigt. Es hieß Fälle zu entdecken, die uns die Etappen darstellen würden, durch welche phyletisch die Ausbildung der Amnionfalten gegangen ist. Auf diese Frage haben uns auch die Arbeiten Heymons eine befriedigende Antwort gegeben; wir verdanken sie seinen Studien an den Thysanuren.

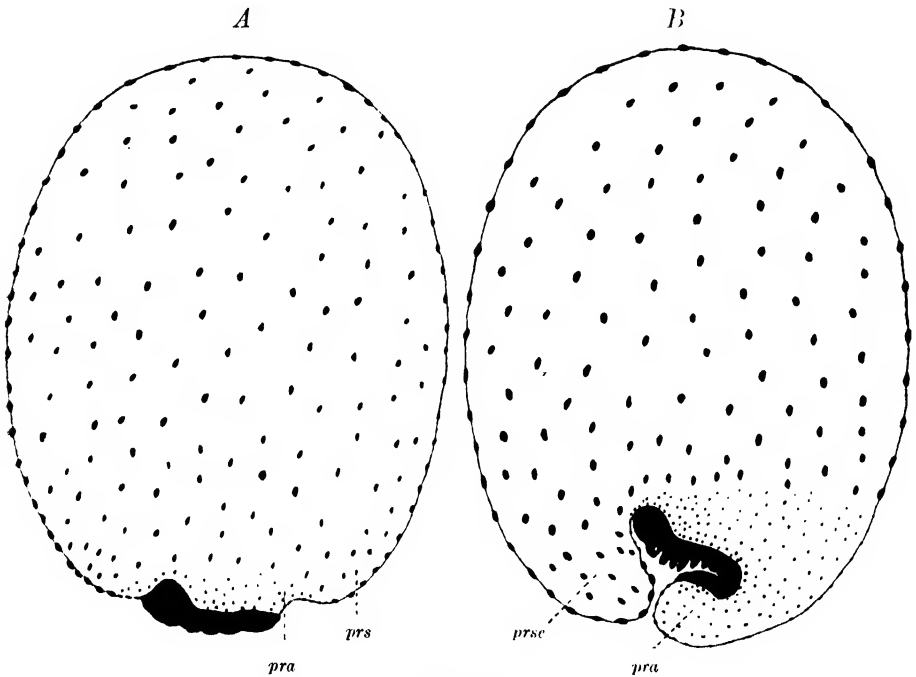


Fig. 59.

Machilis, Sagittalschnitte (schematisch) durch zwei Stadien steigenden Alters (A, B).
prsc, *prs* Proserosa; *pra* Proamnion (nach R. u. H. Heymons).

Einfache und für diese Frage sehr interessante Verhältnisse zeigte nach R. und H. Heymons die Entwicklung von *Machilis alternata* (Fig. 59 A). Der Keimstreif ist hier klein (schwarze Silhouette) und kommt am hinteren Eipol superfiziell zu liegen. Seine Seitenwände gehen in ein Plattenepithel über, welches den übrigen Teil der Eioberfläche bedeckt. Im Bereiche dieses Epithels sind zwei Zonen zu unterscheiden, eine kleine, die sich durch kleinere Kerne auszeichnet (*pra*) und unmittelbar an den Keimstreifen angrenzt, und eine zweite (*prs*) viel größere, die sich durch die ansehnliche Größe ihrer Kerne von der ersteren unterscheidet. Die erstere stellt uns die Anlage des sog. Promamnions dar, welches mitsamt dem Keimstreifen aus einer gemeinsamen Keimanlage hervorgegangen ist, die zweite dagegen die sog. Proserosa. Während der weiteren Entwicklung unterliegt das Ei an der

Stelle, an welcher der Keimstreif gelegen ist, einer Einknickung (Fig. 59 B), an deren Boden jetzt der Keimstreifen zu finden ist, und gleichzeitig damit dehnt sich die proamnionale Zone (*pra*) auf einen größeren Teil der Eioberfläche aus, die hauptsächlich nach hinten vom Keimstreifen zu liegen kommt, was eine teilweise Reduktion der proserösen Zone (*prse*) zur Folge hat. Die genannte Einknickung vertieft sich hernach erheblich und führt zu einem Stadium, welches auf Fig. 60 abgebildet ist. Wir sehen hier am Boden dieser Einknickung den ventral gekrümmten Keimstreifen liegen; die hintere Hälfte der Eioberfläche ist durch das Proamnion (*pram*), die vordere durch die Proserosa (*prser*) eingenommen, es fand also eine weitere Flächenverschiebung zu gunsten des ersteren und zu ungunsten der letzteren statt. Wenn wir hier nicht von Einstülpungen, sondern von Einknickungen sprechen, so kommt dies davon, daß wir bei *Machilis* nicht mit einer sackförmigen, sondern mit einer rinnenförmigen Vertiefung

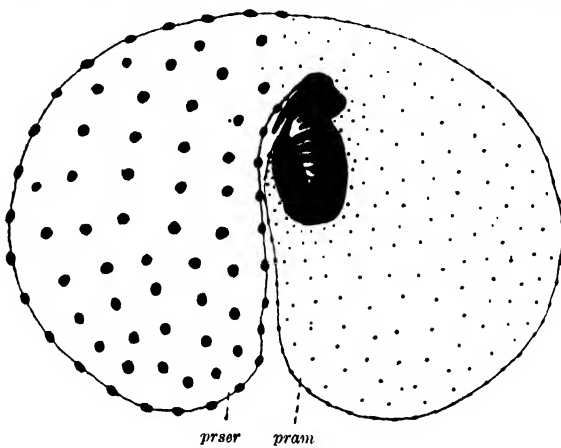


Fig. 60.

Machilis, Sagittalschnitt (schematisch) durch ein älteres Stadium als Stadium B auf der vorangehenden Figur. *prser* Proserosa; *pram* Proamnion (nach R. u. H. Heymons).

der Eioberfläche zu tun haben, welcher von den Seiten des Keimstreifens eine faltenartige Begrenzung fehlt. Es liegt vielleicht nahe, das Lumen dieser Einknickung mit der Amnionhöhle der Pterygoten zu vergleichen; dies geht aber in unserem Falle nicht an, denn dann hätten wir bei *Machilis* mit einer Amnionhöhle zu tun, die nicht ausschließlich durch das dem Amnion der Pterygoten homologe Pro-

amnion, sondern auch durch die der Serosa homologe Proserosa begrenzt wird, was mit dem Begriffe der Amnionhöhle nicht zu vereinigen wäre. Andererseits ist zu betonen, daß das Proamnion dem Amnion und die Proserosa der Serosa deswegen als gleichwertig zu betrachten sind, weil sich dies aus der Lagebeziehung des Proamnions zum Keimstreifen und das Proamnions zur Proserosa ergibt, welche derjenigen des Amnions zum Keimstreifen und des Amnions zur Serosa völlig entspricht. Die Bezeichnung Proamnion wurde seitens Heymons deswegen angewendet, weil es sich hier um ein Amnion handelt, welches keine Amnionhöhle begrenzt; denn als solche kann die rinnenförmige Einknickung nicht betrachtet werden. Und dies hatte zur Folge, daß auch der Serosa, die sich hier nie, wie bei den Pterygoten, zu einem Sacke abschließt, die Bezeichnung Proserosa beigelegt wurde. Wir möchten nicht, wie Heymons, die große Falte, die von hinten bei *Machilis* anzutreffen und aus dem proamnionalen Epithel aufgebaut ist, direkt mit den Amnionfalten der Pterygoten vergleichen, denn diese haben das innere Blatt aus dem Amnion-

epithel, das äußere dagegen aus der Serosa aufgebaut; schon eher würde die vordere Falte bei *Machilis* mit einer echten Amnionfalte zu vergleichen sein, denn diese besteht zwar hauptsächlich aus dem Proserosa-, zu einem kleinen Teile aber auch aus dem Proamnion-Epithel. Wir glauben, daß die Homologisierung der *Machilis*-Falten mit den Pterygoten-Falten nicht so weit geführt werden kann; wir möchten aber die Meinung aussprechen, daß uns die Kenntnis der *Machilis*-Entwicklung für das Verständnis der Genese der Embryonalhüllen bei den Pterygoten deswegen vor allem wertvoll erscheint, weil sie uns anzunehmen erlaubt, daß sich bei den Insekten eine Entwicklungstendenz herausbildete, die zur Verlagerung des Keimstreifens in das Eiinnere führte (was Heymons für *Lepisma* hervorhebt), was bei *Machilis* eben durch die Anwesenheit der Einknickung angebahnt ist; diese Tendenz war für den Keimstreifen vom Vorteil, denn sie verursachte Verschiebungen im Dottermaterial und brachte den Keimstreifen in Berührung mit frischen Dottermassen; diese Tendenz hatte nun eine Faltung der Serosa- und Amnionanlagen zur Folge, durch welche es eben zur Entwicklung der typischen Amnionfalten gekommen ist. Neben den angeführten Gründen, die für eine Homologie des Proamnions mit dem Amnion und der Proserosa mit der Serosa sprechen, wird diese Deutung auch durch das identische Endschicksal der beiderlei Gebilde gestützt. Indem sich nämlich die Proserosa auf einen kleinen Bezirk der Eioberfläche zusammengezogen hat, wird sie in den Dotter versenkt und aufgelöst, während das Proamnion den provisorischen Rückenverschluß des Embryos herstellt; zu Ende wird aber auch dieses in das Eiinnere verdrängt und der definitive Rücken größtenteils (Heymons) aus dem Keimektoderm aufgebaut.

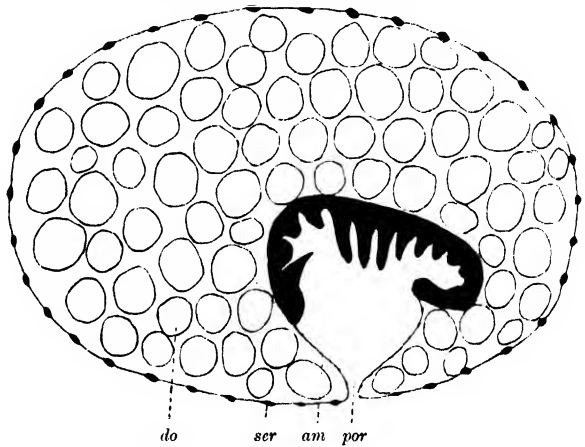


Fig. 61.

Lepisma, Sagittalschnitt (schematisch) durch ein mittel-altes Stadium. *por* Amnionporus; *am* Amnion; *ser* Serosa; *do* Dotter (nach R. u. H. Heymons).

Wir gehen nun zur Embryogenese von *Lepisma saccharina* (Heymons) über, die uns eine weitere Etappe in der phyletischen Entwicklung der Embryonalhüllen darstellt. Den jungen *Lepisma*-Keimstreifen haben wir schon früher (Kapitel I) kennen gelernt; er ist äußerst klein und an der Ventralseite des Eies in der Nähe des hinteren Eipoles gelegen; an ihn schließt sich eine kleine amnionale Zone an, während der Rest der Eioberfläche durch die Serosa (das Hüllenepithel) bedeckt wird. Dieser Keimstreifen wird hernach in den Dotter versenkt, während das mit ihm und der Serosa zusammenhängende Amnionepithel ringsum in die Breite wächst. Die Versenkung des Keimstreifens in den Dotter kommt hier auf dem Wege einer echten sackförmigen Ein-

stülpung zustande; am Boden dieser Einstülpung (Fig. 61) liegt der Keimstreifen, ihre Seiten macht ausschließlich das kleinkernige Amnionepithel (*am*) aus, ihre Höhle entspricht somit einer echten Amnionhöhle. Diese Amnionhöhle hat aber dies primitive an sich, daß sie während ihrer ganzen Dauer nie vollkommen geschlossen wird und nach außen durch den sog. Amnionporus (*por*) ausmündet; die Entwicklung der Embryonalhüllen bei *Lepisma*, die im abgebildeten Stadium ihr Maximum erreicht, erinnert nun lebhaft an die jungen Stadien der Pterygoten, an welchen die amnionale Ringfalte noch nicht geschlossen ist und eine kleine dem Amnionporus homologe und in die Amnionhöhle führende Öffnung begrenzt. Die betreffenden Vorgänge sind also bei *Lepisma* noch nicht bis zu jener Form ausgereift, die der Entwicklung der Pterygoten eigen ist; die Hüllen verlieren hier niemals ihren Zusammenhang, deswegen begegnen wir während der Umrollung keiner Hüllensprengung, sondern der Keimstreif gewinnt sekundär (Fig. 62) eine superfizielle Lage, was eine Kon-

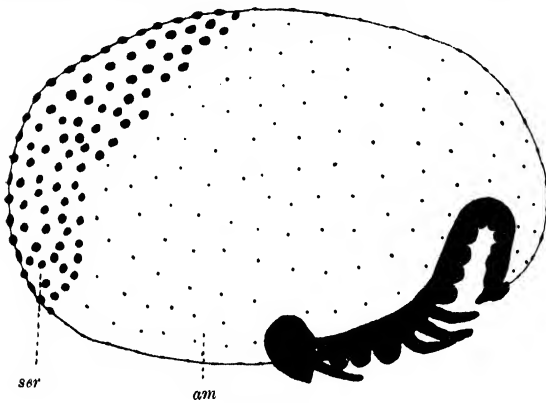


Fig. 62.

Lepisma, Sagittalschnitt (schematisch) durch ein älteres Stadium als auf der vorangehenden Figur. *ser* Serosa; *am* Amnion (nach R. u. H. Heymons).

traktion der Serosa (*ser*) zu einem Dorsalorgan und eine Ausbreitung des Amnions auf die Seiten- und Rückenfläche des Eies zur Folge hat. Dieses Stadium führt schließlich die Hüllen demselben Endschiicksale zu, daß in der Entwicklung anderer Insekten vorliegt. Wer nun dies Stadium mit den Pterygoten-Stadien, nach erfolgter Hüllensprengung, einerseits und mit dem *Scolopendra*-Stadium, welches eine Dorsalplatte entwickelt hat, andererseits vergleicht, wird wohl anerkennen, daß die Anschauung von der Homologie der Dorsalorgane in diesen drei Trocheatengruppen viel für sich hat und sie auch ihrem Endschiicksale nach sich gleich sind. Das Amnion dagegen hat bei ihnen ein insofern variables Verhalten, als es noch als Membrana dorsalis einen Anteil am Aufbau des Myriodopenkörpers zeigt und dieser erst bei sämtlichen Insekten, nach unserem heutigen Wissen, verloren gegangen ist.

Wenn wir nun, an Hand der *Machilis*- und hauptsächlich der *Lepisma*-Entwicklung, darüber ins klare kommen wollen, welche Pterygoten in der Entwicklung der Embryonalhüllen das am meisten primäre Verhalten zeigen, so muß hier auf den zweihülligen Typus, wie wir ihn vorher kennen lernten, hingewiesen werden. Im Bereiche dieses Typus sind wiederum zwei Hauptvarianten zu unterscheiden, einer, bei welchem es zur Entwicklung eines serösen inneren Dorsalorgans kommt, ähnlich wie bei den Thysanuren; dieser, welchem die Dermapteren, Isopteren, Orthopteren, viele Coleopteren und Rhynchoten angehören, würde als der ältere anzusehen sein. Und ein zweiter,

welchem die Entwicklung des genannten Dorsalorgans abkommt und der durch die Entwicklung der Lepidopteren und mancher Coleopteren repräsentiert ist; dieser würde uns den jüngeren Varianten darstellen. Die diesem Typus angehörenden Dipteren zeigen in der Entwicklung der Musciden schon ein stark sekundär verunreinigtes Verhalten. Angesichts dessen, daß wir den zweihülligen Typus als den am meisten der Thysanuren-Entwicklung nahe stehenden betrachten müssen, sind wir genötigt, den einhülligen Serosa-Typus, wie er uns in der Entwicklung der Hymenopteren (Strindberg) vorliegt, als einen von dem zweihülligen hergeleiteten zu betrachten, der es in seinen jüngsten Extremen bis zur Hüllenlosigkeit mancher Ameisen gebracht hat. Trotzdem blieben bei diesem Typus noch Anklänge an das primäre Verhalten in Form von rudimentären Amnionfalten (*Chalicodoma*) und rudimentären Amnionanlagen erhalten, die sich als solche bei der Rückenbildung entpuppen, wie auch in Form der äußeren oft in Teile zerlegten serösen Dorsalorgane (welche auch ventral liegen können), die den inneren serösen Dorsalorganen des zweihülligen Typus gleichzustellen sind.

Trotzdem nun die Anschauungen Heymons' auf die phyletische Genese der Embryonalhüllen viel Anziehendes und Überzeugendes an sich haben, trachtete man über diese Frage auch auf einem anderen Wege ins reine zu kommen. In dieser Hinsicht laufen die Ansichten Willey's, Hirschler's und Philiptschenko's ziemlich zusammen, obwohl jeder von ihnen andere Argumente ins Feld führt und auf Grund anderer Tatsachen die Frage beleuchtet. Willey (1899) ist der Ansicht, daß für das Dorsalorgan der Onychophoren und der niederen Insekten (Collembolen) bei den Pterygoten nur ausnahmsweise ein richtiges Homologon zu finden ist, und ein solches meint er in dem schon vorher genannten Indusium (*Wheeler-Xiphidium*) gefunden zu haben, welches sich von dem Hüllenepithel in Form eines geschlossenen Sackes vor dem Kopfende des Keimstreifens abschnürt, wobei erst hernach die Anlage der eigentlichen Amnionfalten und somit die Differenzierung des Amnions und der Serosa stattfindet. Diese Deutung hatte nun die Annahme zur Folge, daß die Serosa der Pterygoten und die Dorsalorgane, die von ihr ausgehen, nicht mit den Dorsalorganen der Apterygoten zu homologisieren, sondern daß sie als eine Neuerwerbung zu betrachten sind. Wir hätten somit bei manchen Pterygoten (z. B. *Xiphidium*) mit einem primären (Indusium) und einem sekundären Dorsalorgane zu tun, während bei den meisten Pterygoten dieses primäre Dorsalorgan restlos verschwunden ist und sich nur das sekundäre erhalten hat. Ähnliche Vermutungen hat hernach Hirschler (1909) auf Grund seiner Studien an *Donacia*-Embryonen ausgesprochen. Sobald hier das Hüllenepithel angelegt und lange bevor es zur endgültigen Ausgestaltung der Keimanlage gekommen ist, also annähernd in demselben Stadium, in welchem das Dorsalorgan bei den Collembolen erscheint, sehen wir, „daß das Hüllenepithel in der Mitte der Dorsalseite . . . Degenerationsmerkmale zeigt“, so daß es hier zur Anlage eines „Degenerationsfeldes“ kommt, welches bei der Betrachtung des Eies in toto eine ovale Kontur besitzt. Das sonst kubische Hüllenepithel erscheint im Degenerationsfelde etwas abgeflacht, das Zellenplasma ist hier beträchtlich dunkler tingiert, die Kerne haben an Größe abgenommen, auch ist die Epithelgrenze gegen den Dotter verschwunden. An anderen Präparaten konnten auch keine

seitlichen Zellgrenzen mehr wahrgenommen werden, was einen Fortschritt in der Degeneration andeutet. Nachdem dieses ganze Degenerationsfeld vollkommen den Epithelcharakter verloren hat, stülpt es sich unter das Hüllenepithel ein, wie uns dies Fig. 63 A zeigt. Nach und nach schreitet die Überwachsung des eingestülpten Gebildes seitens des Hüllenepithels vorwärts; nachdem dies stattgefunden hat, breitet sich das eingestülpte Degenerationsfeld unter dem Hüllenepithel schichtförmig aus (Fig. 63 B), um kurz darauf einer vollkommenen Auflösung, bevor noch die Amnionfalten erschienen sind, zu unterliegen. Hirschler weist nun auf die ähnliche Lage und auf das äußerst frühe Erscheinen des Dorsalorgans der Collembolen und des Degenerationsfeldes von *Donacia* hin, welche mit der Umrollung nichts Gemeinsames haben, und möchte diese beiden Gebilde als gleichwertig und von den Dorsalorganen von *Lepisma* und dem der Pterygoten als verschiedenen ansehen, welch' letztere, wie bekannt, viel später, denn nach voll-

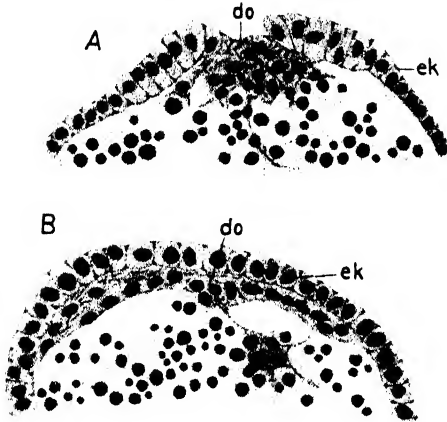


Fig. 63.

Donacia, Fragmente von zwei Querschnitten durch Stadien (A u. B) steigenden Alters. *do* primäres Dorsalorgan; *ek* Oberflächenepithel (nach Hirschler).

zogener Umrollung angelegt werden und auch an den *Donacia*-Embryonen zu dieser Zeit anzutreffen sind. „In diesem Sinne könnten wir nun bei manchen Pterygoten“, sagt Hirschler, „zwei Dorsalorgane unterscheiden: Ein primäres, ein Homologon des „organ precephalic“ der Poduriden, und ein neu erworbenes, sekundäres, welches bei den jüngeren Apterygoten (*Machilis*, *Lepisma*) zuerst erscheint.“ „Es scheint mir wahrscheinlich“, sagt Hirschler an einer anderen Stelle, „daß die Degeneration des Hüllenepithels bei den Pterygoten nicht . . . auf einmal, sondern in zwei zeitlich voneinander getrennten Raten zustande kommt“,

die in der Bildung des primären und sekundären Dorsalorgans vorliegen. Obwohl aus der Embryogenese der Thysanuren, soweit wir sie heute kennen, keine Gebilde bekannt sind, die mit dem primären Dorsalorgan, im Sinne der angeführten Anschauungen, zu vergleichen wären, meint Hirschler Äquivalente für das genannte Dorsalorgan in der Entwicklung anderer Pterygoten zu finden; er weist auf die Zellenanhäufungen hin, die knapp unter dem Hüllenepithel, am vorderen Eipole, bei jungen Embryonen von *Apis* (Dickel) und *Endromis* (Schwängart) beschrieben und als Blastoporus gedeutet wurden; indem Hirschler diese Deutung zurückweist, hält er es für wahrscheinlich, diese Zellenhäufungen als dem Degenerationsfeldes von *Donacia* und somit dem primären Dorsalorganen der Collembolen für gleichwertig ansehen zu können; sollte diese Homologie durch spezielle Untersuchungen bestätigt werden, so wäre die Anwesenheit eines primären Dorsalorganes bei den Pterygoten eine weiter verbreitete Erscheinung.

Die Anschauungen Hirschler's wurden hernach seitens Strindberg kritischen Erwägungen unterzogen; er hält es für wenig zutreffend, daß das Degenerationsfeld von *Donacia* mit dem Dorsalorgane der Collembolen zu vergleichen wäre, ist aber der Meinung, die Hirschler ausgesprochen hat, daß tatsächlich das Hüllenepithel bei vielen Pterygoten (*Formica*, *Camponotus*, *Chrysomela hyperici*) nicht durch einen Akt, sondern ratenweise aufgelöst wird. Es blieb ihm die spätere Deutung Hirschler's unbekannt, die er den in der Nähe des Hüllenepithels gelegenen Zellanhäufungen bei manchen Pterygoten gab. Hirschler konnte nämlich hernach bei dem Käfer *Gastroidea viridula* eine Zellanhäufung bemerken, die in der Nähe des vorderen Eipoles gelegen ist und zwar an einer Stelle, an welcher das Oberflächenepithel, welches sonst schon die ganze Eioberfläche umfaßt, noch nicht entwickelt ist. Hirschler vergleicht diese Anhäufung mit den analogen Gebilden bei *Apis* (Dickel) und *Endromis* (Schwangart) und meint, es handle sich in diesen Fällen einfach um diejenige Stelle, an welcher die Furchungszellen am spätesten die Eioberfläche erreichen und das Oberflächenepithel aufbauen. Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, daß den Zellanhäufungen, die manchmal auch Degenerationsmerkmale zeigen und in den jungen Pterygotenstadien in der Nähe der Eioberfläche, nämlich der Dorsalseite und der Eipole, anzutreffen sind, noch in der Zukunft nachzugehen und ihre Stellung zur Frage nach der phyletischen Genese der Embryonalhüllen aufzuklären ist. Einstweilen haben wir nur mit einem angeschnittenen Kapitel der Insektenembryogenese zu tun.

Es erübrigt uns noch, die Anschauungen Philiptschenko's kennen zu lernen, die in ihren Hauptzügen, ähnlich wie diejenigen Willey's und Hirschler's (*Donacia*-Arbeit) von den Heymon'schen ablaufen. Dieser Autor hält nämlich das Dorsalorgan der Collembolen für ein embryonales Gebilde, welches mit der Serosa und dem serösen Dorsalorgane der Pterygoten nichts Gemeinsames hat. Dafür soll seine ausgesprochene sekretorische Funktion und sein frühes Auftreten, im Vergleiche mit dem letzteren, sprechen. Daneben besitzen aber auch die Collembolen ein Homologon der Serosa und des Amnions und zwar in dem „Hüllenektoderm“ Philiptschenko's, welches den Embryo provisorisch von den Seiten und dem Rücken begrenzt. Für diese Homologie sprechen, nach diesem Autor, folgende Tatsachen: Das Hüllenektoderm hat, ähnlich wie das Amnion und die Serosa, keinen Anteil am definitiven Aufbau des Embryos; das Hüllenektoderm scheidet Cuticular-Membranen ab, ähnlich wie dies auch an der Serosa der Pterygoten (*Graber-Melolontha*, *Wheeler-Niphidium*, *Selys-Longchamps-Tenebrio*) und Thysanuren (*Heymons-Lepisma*) beobachtet wurde.

Schließlich gehen wir, der Vollständigkeit wegen, zu den älteren Anschauungen über, die, obwohl sie schon heute nur mehr einen historischen Wert besitzen, dennoch als Vorläufer der späteren (Heymon'schen) unzweifelhaft zu ihrer Aufstellung Anregung gaben. Wir meinen hier die Deutungen Will's, welcher den invaginierten Insektenkeimstreif, wie er uns aus der Entwicklung der Libelluliden und mancher Rhynchoten bekannt ist, mit dem taschenmesserartig ventral geknickten Embryo der Diplopoden verglichen hat. Das Amnion soll nach dieser Theorie dem hinteren Teile, der Insektenkeimstreif dem vorderen Teile des eingeknickten Diplopoden-Embryos entsprechen.

Das Amnion der Insekten würde also durch eine Umbildung des hinteren Teiles des Diplopoden-Embryos entstanden sein. Diese Annahme würde konsequenterweise dazu führen, daß alle Organe, die im hinteren Teile des Insektenembryos gelegen sind, nicht als homolog den betreffenden Organen der Myriopoden, sondern als Neubildungen zu betrachten wären. Dies war natürlich für diese Anschauung, in Bezug auf ihre Dauer, entscheidend, obwohl in ihr doch ein richtiger Kern enthalten war, nämlich die Annahme von der Abstammung des Keimstreifens und des Amnions der Insekten aus einer gemeinsamen Anlage, was unseren heutigen Anschauungen vollkommen entspricht. Diese Theorie wurde hernach derart modifiziert, daß man annahm, der invaginierte Insektenkeimstreifen, der den primären Typus repräsentieren soll, zieht durch sein Wachstum einen Teil des Hülleneithels in den Dotter hinein; nach dieser Annahme sollte somit das Amnion der Insekten als ein Derivat des Hülleneithels der Myriopoden angesehen werden; diese Deutung ist aber mit den heutigen auch nicht zu vereinigen, denn wir wissen, daß Amnion und Keimstreifen aus gemeinsamer Anlage hervorgehen und daß der invaginierte Keimstreifen, als abgeleitete Form, wenig zu solchen Betrachtungen geeignet ist.

III. Entwicklung des unteren Blattes und des Darmes.

Kurz bevor oder gleichzeitig mit der Anlage der Amnionfalten, durch welchen Vorgang aus der Keimanlage der eigentliche Embryo, der Keimstreifen, hervorgeht, beginnen an ihm wichtige Wandlungen, die ihn schließlich aus einem einschichtigen in einen zweischichtigen umbilden. Seine äußere Schicht, die mit dem Amnion zusammenhängt, wird von nun an allgemein als Ektoderm bezeichnet, während der inneren verschiedene Bezeichnungen, wie Mesoderm, primäres Entoderm, Entomesoderm, Keimentoderm beigelegt werden. Diese nomenklatorische Uneinigkeit kommt davon, daß dem Vorgange, der zur Entwicklung der inneren Schicht führt, wie auch seinem Produkte, also ihr selber, ein sehr verschiedener morphologischer Wert beigegeben wird. Da wir einstweilen nur das Tatsachenmaterial kennen zu lernen beabsichtigen und die theoretische Deutung auf später verschieben, scheint es uns angezeigt, parteilos zu sein und diese Schicht derart zu bezeichnen, daß dadurch über ihren morphologischen Wert nichts im voraus gesagt wäre; in dieser Hinsicht befinden wir uns in der glücklichen Lage, keinen neuen Terminus (wie wir dazu im Kapitel I genötigt waren — Oberflächenepithel) einführen zu brauchen, sondern wir entnehmen ihn der älteren Literatur und bezeichnen die innere Schicht als unteres Blatt. Da der Keimstreifen auf der Ventralseite des Eies zu liegen kommt und die innere Schicht dorsalwärts von seinem Ektoderm angelegt wird, würde es vielleicht eher angehen, sie nicht als unteres, sondern als oberes Blatt zu bezeichnen; die Bezeichnung „unteres“ Blatt soll somit nur dies ausdrücken, daß die innere Schicht nicht an der Eioberfläche, an welcher das Keimektoderm gelegen ist, sondern unter ihr ihren Platz hat.

Die Entwicklung des unteren Blattes ist deswegen so wichtig, weil sie die eigentliche Morphogenese des Insektenembryos, die aus dem keimscheibenförmigen verhältnismäßig kleinen Keimstreifen aus-

geht, einleitet. Sie kommt auf sehr verschiedene Weise zustande, was ein Herausgreifen von Typen erheblich erschwert; man könnte zwar den Versuch wagen, Typen herauszugreifen, diese Typen würden aber jedenfalls, angesichts aller möglichen Übergänge, nicht mit der genügenden Schärfe hervortreten. Es könnte vielleicht richtig erscheinen, die betreffenden Vorgänge bei den Apterygoten, als dem primären Vorbilde, eingehender zu betrachten und mit diesen die Verhältnisse bei den Pterygoten zu vergleichen; allein die Apterygoten zeigen, insoweit diese Vorgänge derzeit bekannt sind, ein so uneinheitliches Verhalten, daß sie mir zu einem solchen Vorgehen ungeeignet erscheinen.

Von dem Standpunkte ausgehend, daß ein wenn auch für Fachleute bestimmtes Lehrbuch, gewisse Momente didaktischer Natur nicht aus dem Auge verlieren soll, haben wir es für richtig gehalten, die Entwicklung des unteren Blattes an einigen wenigen, einfachen Beispielen genauer vorzuführen und damit andere kompliziertere Fälle zu vergleichen, wobei das einfache nicht als das primäre, sondern als das morphogenetisch sensu stricto einfache gedacht ist. Bei diesem Vergleiche sind dann folgende Fragen zu berücksichtigen: 1. Welche ist die Entwicklungsart des unteren Blattes, 2. welche ist seine Gliederung, 3. welche ist seine Beziehung zur Anlage des Vorder- und Enddarmes, wie auch 4. zur Entwicklung des Mitteldarmes. Bei dem heutigen Stande der Insektenembryologie ist es angezeigt, die Entwicklung des unteren Blattes im innigen Zusammenhange mit der Darmentwicklung zu betrachten, denn nur dadurch wird eine Basis geschaffen, von welcher aus tiefgreifende Widersprüche, wie sie diesem Kapitel zukommen, zu verstehen und, nach Möglichkeit, einem allgemeinen Prinzip unterzuordnen sind. Um den zeitlichen Zusammenhang, der zwischen der Entwicklung des unteren Blattes und jener der Amnionfalten besteht, im Auge zu behalten, ist nochmals hervorzuheben, daß der erstere Vorgang kurz vor der Anlage der hinteren Amnionfalte oder gleichzeitig mit ihr einsetzt, um mit der Isclation beider Embryonalhüllen vollkommen oder größtenteils zu Ende zu gehen.

1. Die Entwicklungsarten des unteren Blattes.

In diese Frage wollen wir den Leser an Hand eines Beispielles einführen, welches uns einfach erscheint. Dieses Beispiel liegt uns in der Entwicklung eines Käfers, *Donacia crassipes*, vor. Die Entwicklung des unteren Blattes vollzieht sich hier, nach Hirschler, folgendermaßen: Wir erinnern uns aus Kapitel I, daß die Keimanlage von *Donacia* in einem späteren Stadium auf die Ventralseite des Eies begrenzt ist und auf den hinteren Eipol übergeht; im Bereiche dieser Keimanlage, was deutlich in ihrem mittleren Drittel zu beobachten ist, sind zu dieser Zeit drei längliche Streifen zonen wahrzunehmen, von denen eine median zu liegen kommt und uns die Medianplatte darstellt, während zu beiden Seiten die sog. Seitenplatten anzutreffen sind. Diese Dreiteilung ist für die weiteren Entwicklungsvorgänge insofern von Bedeutung, als es sich feststellen läßt, daß das untere Blatt seine Entstehung hauptsächlich der Mittelplatte, das Amnion dagegen und das Ektoderm des Keimstreifens diese ausschließlich den Seitenplatten verdanken. Die Entwicklung des unteren Blattes setzt mit einer Rinnenbildung ein, durch welche die mediane Partie des Keimstreifens

unter die Eioberfläche versenkt und gegen den Dotter vorgestülpt wird. Zuerst erscheint diese Rinne im hinteren Drittel des Keimstreifens, um kurz hernach sich auf sein mittleres Drittel zu erstrecken, wo die Mittelplatte deutlich hervortritt. An Querschnitten durch diese Keimstreifenregion finden wir somit (Fig. 64 A) die Rinne in Form einer Einstülpung (*g*), deren Boden und Seitenwände die Zellen der Mittelplatte ausmachen. Sowohl die Mittel- wie auch die Seitenplatten er-

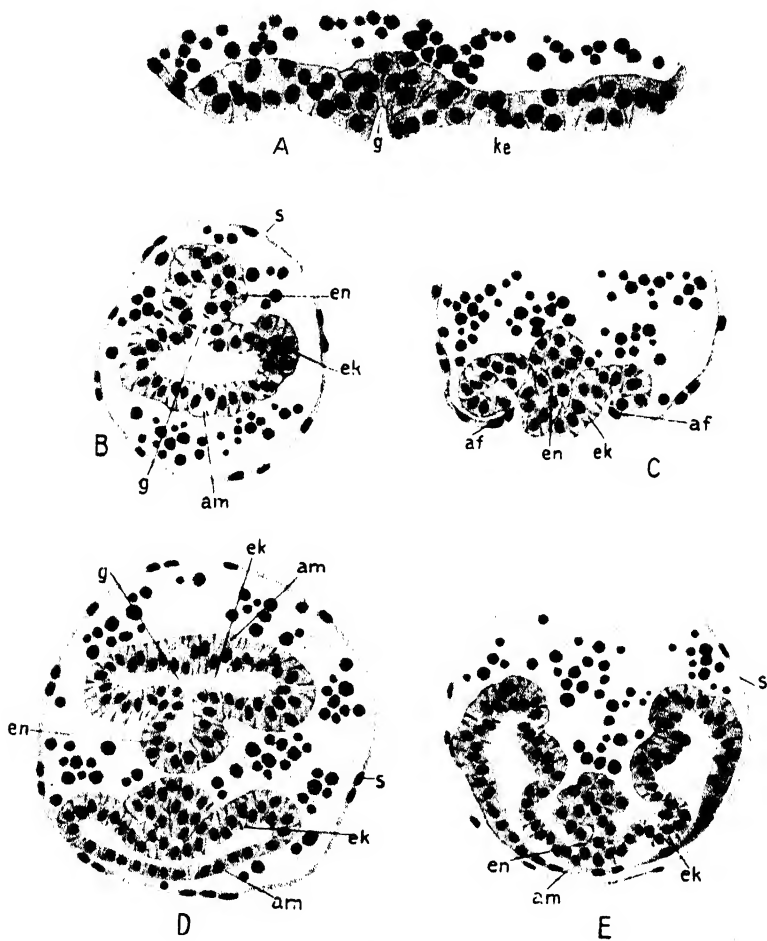


Fig. 64.

Donacia, Querschnitte (teilweise Fragmente) durch Keimstreifen, zur Erläuterung der Entwicklung des unteren Blattes. *g* Gastralrinne; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *en* unteres Blatt; *am* Amnion; *s* Serosa; *af* Amnionfalte (nach Hirschler).

scheinen uns hier mehrschichtig, wenigstens stellenweise, die letzteren gehen glatt in das Hüllenepithel über; von Amnionfalten ist in dieser Gegend noch nichts zu sehen. Nun kommt es an älteren Stadien zur Entwicklung der Amnionfalte und zur teilweisen Versenkung des hinteren Keimstreifenendes in den Dotter. Machen wir durch letzteres einen Querschnitt, so begegnen wir einem folgenden Bilde (Fig. 64 B): Die Rinne (*g*) hat hier bedeutend an Tiefe zugenommen und ihr Lumen

steht in Verbindung mit der Amnionhöhle, während sie gegen das mittlere Drittel des Keimstreifens allmählich seichter wird, um auf seiner Höhe (Fig. 40 A) vollkommen zu verschwinden. An dieser Stelle erscheint uns die Mittelplatte an Querschnitten als ein Zellenhäufchen (*en*), welches unter die Oberfläche des Keimstreifens verdrängt ist und nur median mit den zusammengerückten Seitenplatten (*ek*) in Verbindung steht. An einem etwas älteren Stadium, an welchem die Entwicklung der Amnionfalten große Fortschritte gemacht hat, begegnen wir im hinteren und mittleren Drittel (Fig. 64 C) des Keimstreifens, was die Entwicklung des unteren Blattes anbelangt, keinen größeren Änderungen, bemerken dagegen im vorderen Drittel eine mediane Rinne, die sich gegen das Vorderende des Keimstreifens abflacht. Auf diese Weise hat sich die Entwicklung des unteren Blattes auch auf die vordere Partie des Keimstreifens erstreckt und ist jetzt fast seiner ganzen Länge nach im Gange. Eine Ausnahme davon macht nur das äußerste Vorderende des Keimstreifens, welches an der Entwicklung des unteren Blattes unbeteiligt ist. Hernach finden am Keimstreifen zwei Vorgänge statt: Es kommt nämlich, wie uns dies aus den vorangehenden Kapiteln bekannt ist, zum Abschlusse der amnionalen Ringfalte und zu einem Längenwachstum des Keimstreifens, wodurch sein Hinterende um den hinteren Eipol auf die Dorsalseite des Eies verschoben wird. Ein Querschnitt, welcher jetzt den Keimstreifen zweimal getroffen hat (Fig. 64 D), zeigt uns, daß die mediane Rinne (*g*) am Hinterende noch erhalten ist, während im mittleren Drittel, was die Beziehung der versenkten Mittelplatte zu den Seitenplatten anbelangt, alles beim alten geblieben ist. Anders gestalten sich dagegen die Verhältnisse im vorderen Keimstreifendrittel: Die Rinne ist hier verschwunden, und wir finden das untere Blatt, an Querschnitten, in Form eines Zellenhaufens (Fig. 64 E), welcher median in das äußere Blatt des Keimstreifens eingekleilt ist. An älteren Stadien werden die Rinnenränder auch am Hinterende geschlossen, wodurch es hier vorübergehend zur Entwicklung eines Rohres (Fig. 65 A) kommt, dessen Lumen (*n*) allseits begrenzt ist. Nachdem sich die Zellen hernach zusammendrängen, verschwindet dieses (Fig. 65 D), und das untere Blatt hat nun entlang des ganzen Keimstreifens die Form eines soliden Zellenstranges angenommen, welcher median mit dem Ektoderm des Keimstreifens zusammenhängt. Obwohl dieser Strang seine Entstehung hauptsächlich der medianen Partie des Keimstreifens verdankt, so sind dennoch, obwohl in einem viel geringeren Grade, auch die seitlichen Partien (Seitenplatten) an seinem Aufbau beteiligt; man bekommt oft Bilder zu sehen, welche auf ein Auswandern von Zellen unter die Seitenplatten hindeuten, die nahe am medianen Zellenstrange zu liegen kommen und zur Vergrößerung des unteren Blattes ganz gewiß beitragen. Die nächsten Entwicklungsstadien bringen wichtige Änderungen mit sich: Man bemerkt nämlich, daß das untere Blatt allmählich die Form eines Stranges aufgibt und die Gestalt einer keimblattähnlichen Platte annimmt, wobei gleichzeitig zwischen ihm und dem Ektoderm eine deutliche Grenze in Erscheinung tritt, die die beiden anliegenden Zellschichten schließlich vollkommen voneinander sondert. Durch diese Vorgänge ist nun die Entwicklung des unteren Blattes als beendet zu betrachten und die Umwandlung des einschichtigen Keimstreifens in den zweischichtigen vollzogen. Über das Aussehen des unteren Blattes, wie es sich uns nunmehr

darstellt, geben einen genaueren Aufschluß einige Querschnitte, die wir vorführen: Auf Fig. 65 B haben wir einen Querschnitt durch das mittlere Drittel des Keimstreifens abgebildet; das untere Blatt (*en*) erscheint hier in Form einer Platte, die an sich noch keine Differenzierung zeigt. Dieses Aussehen hat das untere Blatt fast auf der ganzen Länge des Keimstreifens mit Ausnahme seines äußersten Hinterendes und der vorderen Kopflappenregion, an der Stelle, an welcher es später zur Entwicklung der Vorderdarmanlage (des Stomodaeums) kommt. Im Bereiche des ersteren Abschnittes füllt es die Rinne aus, die durch die Vorwölbung des Ektoderms unter ihm entstanden ist, und behält das Aussehen eines mehrschichtigen

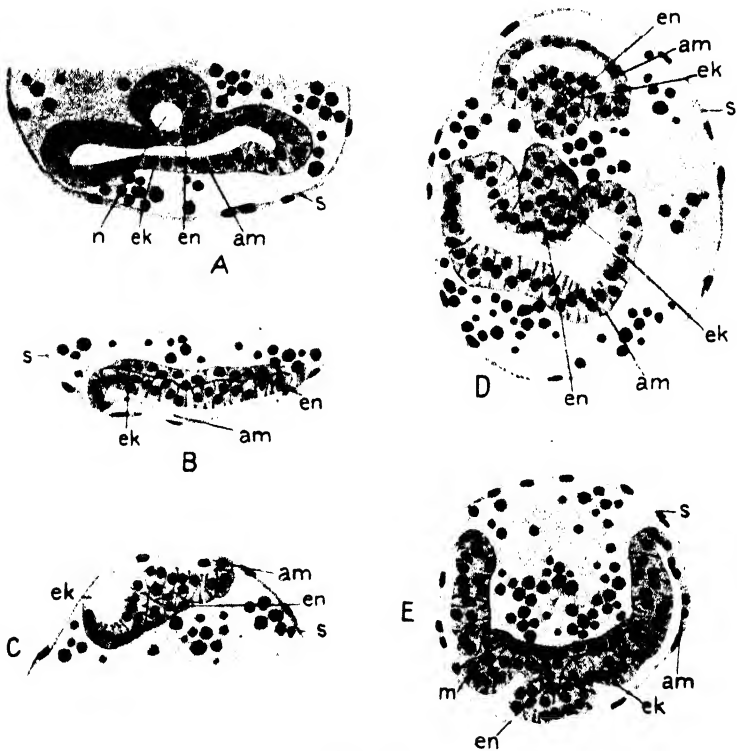


Fig. 65.

Donacia, Querschnitte (teilweise Fragmente) durch Keimstreifen, zur Erläuterung der Entwicklung des unteren Blattes. *u* Urdarm; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *en* unteres Blatt; *am* Amnion; *s* Serosa; *m* Mesoderm (nach Hirschler).

Zellenkomplexes (Fig. 65 C); und einem ähnlichen Bilde begegnen wir im zuletzt genannten Abschnitte, wo das untere Blatt median mehrschichtig und zu den Seiten plattenförmig und einschichtig erscheint (Fig. 65 E). Es sind also schon zu dieser Zeit am vorderen und hinteren Ende des Keimstreifens zwei Stellen zu bemerken, die denjenigen entsprechen, an welchen es hernach zur Entwicklung der Vorder- und Hinterdarmanlage kommt; an diesen Stellen bleibt das untere Blatt mehrschichtig, was für das Verständnis der weiteren Entwicklungsvorgänge im Auge zu behalten ist. Was die Genese des unteren Blattes bei *Donacia* auszeichnet, ist dies, daß es vom Anfange an als ein

einheitliches Ganze angelegt wird und nicht erst durch ein sekundäres Zusammenfließen von primär isoliert gelegenen Zellenkomplexen zustande kommt.

Wenn wir von diesem Standpunkte aus die Entwicklung des unteren Blattes bei anderen Insektenarten betrachten, so sehen wir, daß die einen ein ähnliches Verhalten zeigen wie *Donacia*, während bei den anderen seine Einheitlichkeit erst durch ein Konfluieren von zuerst gesonderten Zelleninseln zustande kommt.

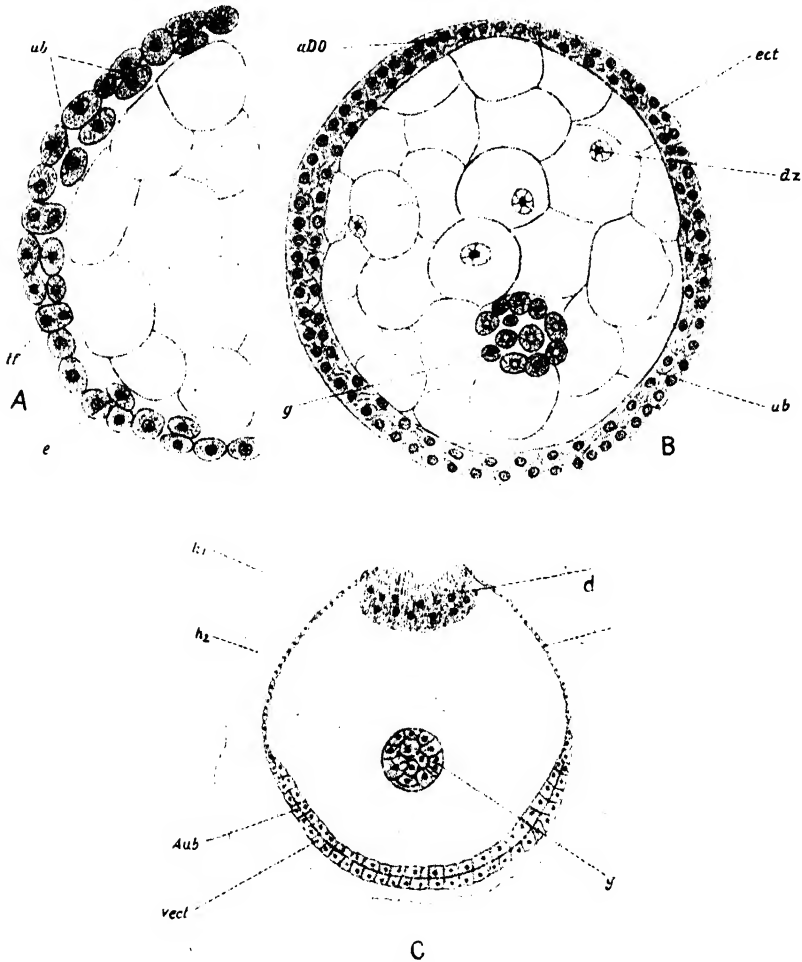


Fig. 66.

Isotoma, Sagittalschnitte (ein Fragment) durch drei Stadien (A—C) steigenden Alters. *ub* unteres Blatt; *tf* Teilungsfigur; *ect* äußeres Blatt; *dz* Dotterzelle; *g* Geschlechtszelle; *d* Dorsalorgan; *h₁*, *h₂* erste, zweite Häutungslamelle (nach Philipstschenko).

Dem ersteren Falle begegnen wir bei den Repräsentanten der Apterygoten, nämlich bei *Lepisma* (Heymons) und *Isotoma* (Philipstschenko). Bei *Lepisma* ist in der Mitte der Keimscheibe ein „dunkler Fleck“ zu bemerken. An dieser Stelle dringen die Zellen des unteren Blattes unter das Ektoderm ein. Die Einwanderung dieser

Zellen, sagt Heymons, findet „also nicht, wie bei vielen höheren Insekten, innerhalb eines lang gestreckten medianen Streifens statt, sondern ist wegen der Kürze des Embryonalkörpers auf einen relativ kleinen Bezirk . . . beschränkt.“ *Isotoma* unterscheidet sich von *Lepisma* dadurch, daß hier das ganze Oberflächenepithel, welches nach Philpitschenko dem Keimstreifenektoderm, dem Amnion und der Serosa, nach der Heymon'schen Auffassung dagegen nur dem Keimstreifenektoderm und dem Amnion pterygoter Insekten gleichzustellen ist, an der Entwicklung des unteren Blattes teilnimmt. Auf Fig. 66 A ist ein Schnittfragment durch ein Ei bald nach der Bildung des Oberflächenepithels dargestellt: Wir erkennen hier, daß das Oberflächenepithel stellenweise noch einschichtig ist; allein meistens hat sich zwischen den oberflächlichen Zellen und dem Dotter bereits eine zweite Schicht von Zellen gebildet, und diese unteren Zellen, welche sich noch in keiner Weise von den oberflächlichen Zellen unterscheiden, sind nun eben die ersten Elemente des unteren Blattes (*ub*). Sie entstehen, nach Philpitschenko, vornehmlich durch tangential Teilungen der Oberflächenepithelzellen, also auf dem Wege einer Delamination, mit welcher sich stellenweise auch eine Immigration von Zellen des Oberflächenepithels unter sein Niveau kombiniert. Fig. 66 B stellt einen Schnitt durch ein Ei dar, wenn dieser Prozeß bereits sein Ende erreicht hat und wir auf der Oberfläche des Eies zwei schärfer ausgesprochene Schichten vor uns haben: das Ektoderm (*ect*) und das untere Blatt (*ub*).“ Erst in einem späteren Stadium differenziert sich das Oberflächenepithel, welches Philpitschenko schon vorher als Ektoderm bezeichnet, in ein Keimektoderm, das den eigentlichen Keimstreifen ausmacht und in eine Hüllenanlage, welche von Philpitschenko wegen ihres Anteiles am Aufbaue des unteren Blattes, Hüllenektoderm genannt wird. Ersteres (Fig. 66 C, *ect*) besteht aus kubischen Zellen und hat die Form eines Streifens, welcher ventral gelegen ist und die beiden Eipole umgreift, letzteres (*he*) erscheint dagegen als ein Plattenepithel, welches den Rest der Eioberfläche bedeckt. Gleichzeitig mit diesen Differenzierungen, welchen das Oberflächenepithel unterliegt, ändert auch das untere Blatt (*ub*) seine Topographie, indem es sich unter dem Keimektoderm zu einer dickeren, einheitlich gebauten Zellschicht zusammenzieht und die Hüllenanlage von unten frei läßt.

Wir haben also bei *Lepisma* und *Isotoma* mit einer einheitlichen Anlage des unteren Blattes zu tun, wie wir dieselbe schon vorher bei *Donacia* kennen gelernt haben. Dieser Entwicklungsmodus des unteren Blattes scheint auch vielen anderen Pterygoten nicht zu fehlen, und er wurde seitens Hirschler's, um nur einzelne neuere Untersuchungen zu nennen, bei den Coleopteren (*Gastroidea*), Lepidopteren (*Catocala*) und Rhynchoten (*Rhopalosiphum*) beobachtet.

Diesem einheitlichen Entwicklungsmodus könnte nun ein uneinheitlicher entgegengestellt werden, welcher bei verschiedenen Pterygoten beschrieben wurde, wobei aber zu betonen ist, daß von einer scharfen Trennung beider Entwicklungsarten des unteren Blattes bei den Insekten keineswegs zu reden ist, indem Fälle bekannt sind, die die zwischen diesen herrschenden Differenzen mehr oder weniger genau überbrücken. Um diesen zweiten Entwicklungsmodus an einem Beispiele näher kennen zu lernen, folgen wir der Darstellung Nussbaum's und Fuliński's, die die Genese des unteren Blattes bei *Phyllo-*

dromia betrifft: Es kommt hier am vorderen Ende des Keimstreifens, annähernd an derjenigen Stelle, von welcher etwas nach vorn hernach die Anlage des Vorderdarmes erscheint, zur Entwicklung einer seichten, begrenzten Einsenkung, durch welche das Keimstreifenepithel gegen den Dotter etwas vorgewölbt wird. Von dem Boden und den Seitenwänden dieser Einsenkung findet eine Zellenwucherung statt, die zur Entwicklung einer ziemlich ansehnlichen Zellenanhäufung führt, welche zwischen dem Dotter und dem Keimstreifenektoderm, in welches sie eingekellt ist, Platz nimmt. Gleichzeitig damit, aber topographisch gesondert, ist die Entwicklung des unteren Blattes auch in der ganzen mittleren Partie des Keimstreifens im Gange. Es läßt sich hier, entlang der Medianebene des Keimstreifens, eine seichte Rinne bemerken, von welcher aus Zellen unter das Ektoderm einwuchern, während ein zu ihren beiden Seiten ähnlicher Vorgang auch in den Seitenpartien des Keimstreifens wahrzunehmen ist. Aus der medianen Zellenwucherung entsteht auf diese Weise ein unter dem Ektoderm median gelegener Zellenstrang, der sog. Mittelstrang, während aus den seitlichen Wucherungen parallel zu ihm verlaufende Streifen hervorgehen, die wir einstweilen als Seitenstreifen bezeichnen. Im Anschlusse an den Mittelstrang, kommt es am hinteren Ende des Keimstreifens etwas vor der Stelle, an welcher später die Anlage des Hinterdarmes erscheint, zu einer Zellenwucherung, die zu einer Zellenanhäufung führt, wie wir sie vorher am Vorderende beschrieben haben. Während hernach das Ektoderm von dem Mittelstrang und den Seitenstreifen deutlich abgegrenzt wird, bleiben die vordere und hintere Zellenanhäufung weiter in dieses eingekellt. Aus dieser Darstellung geht nun hervor, daß das untere Blatt bei *Phyllodromia* in vier gesonderten Zellenkomplexen angelegt wird, die zuerst folgende sind: Die vordere Zellenanhäufung, der mit der hinteren Zellenanhäufung schon primär verbundene Mittelstrang und die beiden Seitenstreifen. Die topographische Beziehung dieser Zellenkomplexe ändert sich hernach insofern, als die vordere Zellenanhäufung sekundär mit dem Mittelstrang in Verbindung tritt, wodurch die Zahl der Zellenkomplexe von vier auf drei reduziert wird. Das weitere Schicksal des unteren Blattes werden wir einstweilen nicht weiter bei *Phyllodromia* verfolgen, denn sie betrifft seine definitive Gliederung, die erst im folgenden Abschnitte zu behandelt ist.

Ähnlich wie bei *Phyllodromia* wurden bei einer Reihe von Pterygoten größere vordere und hintere Zellenanhäufungen beschrieben, die mehr oder weniger gesondert angelegt werden und erst sekundär in eine innigere topographische Beziehung zu demjenigen Teile des unteren Blattes treten, welcher im Bereiche des mittleren Keimstreifenabschnittes zur Entwicklung kommt; derartige Verhältnisse wurden von Escherich und Noack für die Musciden, von Graber für *Iana*, von Karawajew für *Pyrrhocoris*, von Carrière und Bürger für *Chalicodoma* und von Dickel für *Apis* festgestellt.

Da wir uns hier mit der Genese des unteren Blattes befassen, wollen wir im Zusammenhange mit dem vorher Gesagten noch auf zwei Fragen eingehen, die mit diesem Vorgange innig verknüpft sind; wir meinen die Art, auf welche mechanisch die Lostrennung des unteren Blattes vom dem Ektoderm zustande kommt und ob dies durch Einstülpung und Rinnenbildung oder durch Zellenwucherung geschieht; hernach würde noch zu erörtern sein, inwiefern die Entwicklung des

unteren Blattes, bei den einzelnen Arten in einem großen Bezirke der Keimanlage stattfindet und, wie gesagt wird, eine diffuse ist, oder ob sie von einer kleineren Zone des Keimstreifens ausgeht und mehr lokalisiert erscheint.

Wenn es sich um die mechanische Seite des Vorganges handelt, durch welchen die Differenzierung des unteren Blattes zustande kommt, so kann dies entweder, wie gesagt wurde, durch Rinnenbildung und

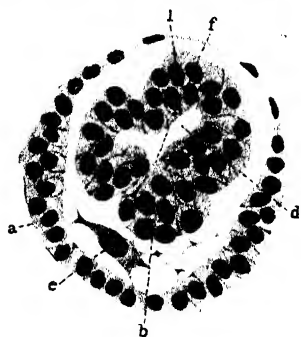


Fig. 67.

Rhopalosiphum, Querschnitt durch ein mittelaltes Entwicklungsstadium. *a* Serosa; *l* Amnion; *d* Amnionhöhle; *b* unteres Blatt; *e* Dotterzelle (nach Hirschler).

Einstülpung der medianen Keimstreifenpartie oder durch Zellenwucherung geschehen, wobei schon nur selten eine Delamination, wie sie Philpitschenko bei *Isotoma* gesehen hat, anzutreffen ist. Beide Entwicklungsmodi, Einstülpung und Zellenwucherung, sind aber selten bei den Insekten in reiner Form anzutreffen, sondern gewöhnlich treten beide Bildungsarten kombiniert auf, wobei wir, wenn die Zellenwucherung die Oberhand gewinnt und die rinnenförmige Einstülpung seicht ist oder nur auf einen kleinen Abschnitt des Keimstreifens sich erstreckt, gewöhnlich diesen Vorgang als Zellenwucherung bezeichnen; ist dagegen die Rinne tief und tritt die Wucherung mehr zurück, so wird dann das untere Blatt als durch Einstülpung entstanden betrachtet. Dem ersten

Falle begegnen wir z. B. bei den Aphiden (*Rhopalosiphum*); auf einem Querschnitte durch einen jungen Keimstreifen (Fig. 67) ist hier

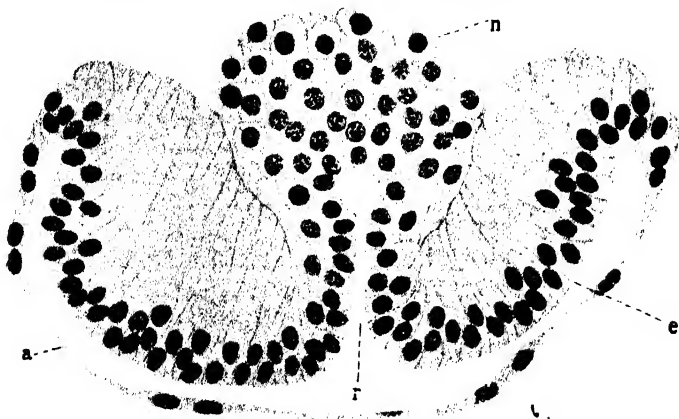


Fig. 68.

Catocala, Querschnitt durch einen Keimstreifen, an welchem die Sonderung des unteren Blattes im Gange ist. *a* Amnion; *e* äußeres Keimstreifenepithel; *n* unteres Blatt; *r* Gastralrinne (nach Hirschler).

eine seichte Rinne (*f*) zu sehen, deren Boden (*b*) mehrschichtig gelagerte Zellen des unteren Blattes ausmachen, was darauf hindeutet, daß hier die Wucherung über der Einstülpung ganz bedeutend die Oberhand gewonnen hat. Der zweite Fall ist uns z. B. in der Entwicklung der Lepidopteren gegeben, wo (*Catocala*) wir hauptsächlich am Vorder-

ende des Keimstreifens (Fig. 68) einer tiefen Einstülpung (*r*) begegnen, während die Wucherungsvorgänge eine geringere Rolle spielen.

Die Entwicklung des unteren Blattes auf dem Wege einer Rinnenbildung ist jedenfalls bei den Insekten stark verbreitet, und obwohl sie vornehmlich den Pterygoten zukommt, konnte sie gewissermaßen auch bei den Apterygoten (seichte Einsenkung an der Keimscheibe von *Lepisma*, nach Heymons) beobachtet werden. Insofern wir die ersteren in Betracht nehmen, wurde sie für die Coleopteren (Kowalewski-*Lytta*, *Donacia*, *Rynchites*, *Hydrophilus*, Nusbaum-*Meloe proscarabaeus*, Korschelt-*Dytiscus*, Wheeler-*Doryphora*, Lécaillon-*Lina*, *Tenebrio*, *Clythra*), für die Hymenopteren (Grassi-*Apis*, Carrière-*Chalicodoma*), für die Lepidopteren (Schwartz-*Lasiocampa*, Toyama-*Bombyx*, Schwangart-*Endromis*, Hirschler-*Catocala*), für die Dipteren (Kowalewski, Graber, Escherich, Noack-*Muscidae*), für die Rhynchoten (Graber-*Pyrrhocoris*) für die Orthopteren (Graber-*Stenobothrus*) und für die Phryganiden (Kowalewski-*Phryganea*) festgestellt. Daneben sind allerdings Fälle bekannt, wo die Rinne nur kaum angedeutet ist (Heymons-*Forficula*, *Gryllus*, *Periplaneta*, Hirschler-*Aphidae*) oder auch fehlen kann (Heymons-*Gryllotalpa*, *Phyllodromia*, Czerski-*Meloe violaceus*), und dasselbe ist uns auch aus der Entwicklung der Collembolen (Philipstschenko-*Isotoma*) bekannt. Wenn wir das uns heute vorliegende Tatsachenmaterial in bezug auf die hier behandelte Frage sichten, so ergibt sich jedenfalls, daß die Rinnenbildung vorzuherrschen scheint, während eine Wucherung, ohne Rinnenbildung zu den selteneren Fällen gehört, wobei beiderlei Entwicklungsweisen keine deutliche Beziehung zum phyletischen Alter der Arten erkennen lassen.

Die zweite Frage, die wir schon vorher andeuteten, nämlich ob die Entwicklung des unteren Blattes auf eine kleine Zone beschränkt (lokalisierte Entwicklung) ist oder sich auf einen großen Bezirk des Keimstreifens respektive der Keimanlage ausdehnt (sog. diffuse Entwicklung), können wir an Hand von Beispielen beantworten, die, als Extreme, uns die Variationsbreite dieses Entwicklungsmomentes leicht erkennen lassen werden.

Einer extrem „diffusen“ Entwicklung des unteren Blattes begegnen wir, nach der Darstellung Philipstschenko's, bei *Isotoma*, die wir vorher schon eingehend beschrieben haben; es sei hier nur daran erinnert, daß dieser Vorgang sich bei dieser Collembolenart auf das ganze Oberflächenepithel erstreckt, also eine Fläche einnimmt, wie sie aus der Embryogenese anderer Insekten überhaupt nicht bekannt ist. Diesem Falle nähern sich gewissermaßen manche phyletisch ältere Pterygoten, bei denen die Keimanlage zuerst äußerst groß ist und die Entwicklung des unteren Blattes zu einer Zeit beginnt, zu welcher diese Anlage noch nicht auf ihre endgültige Größe reduziert ist. Solche Verhältnisse wurden seitens Heymon's und seitens Nusbaum's und Fuliński's für manche Orthopteren (*Gryllotalpa*, *Phyllodromia*) angegeben und, nach Philipstschenko, von Knowler bei den Isopteren (*Eutermes*) beobachtet. Angesichts dessen ist es nun gewissermaßen überraschend, wenn man dem zweiten Extreme, nämlich der äußerst stark beschränkten (lokalisierten) Entwicklung des unteren Blattes nicht bei den phyletisch jüngeren Pterygoten, sondern ebenfalls bei den Apterygoten begegnet und hört, daß bei einer Thysanure (*Lepisma* nach Heymons), welcher eine ganz besonders kleine Keimscheibe zukommt,

die Entwicklung des unteren Blattes auf einen kleinen Teil (näheres darüber wurde schon vorher gesagt) dieser Scheibe beschränkt ist. Ohne an dieser Stelle auf Deutungen einzugehen, wäre nur noch zu bemerken, daß alle übrigen Pterygoten, die kurz vorher genannten (manche Ortho- und Isopteren) ausgenommen, zwischen diesen beiden Extremen die Mitte halten, das untere Blatt annähernd der ganzen Länge des Keimstreifens nach entwickeln und somit die vorherrschende Entwicklungsweise, was die hier behandelte Frage betrifft, darstellen.

Abgesehen davon, ob das untere Blatt topographisch einheitlich oder uneinheitlich, ob es durch Einstülpung oder Wucherung, ob es „diffus“ oder lokalisiert angelegt wird, zeigt es bei den meisten Insekten eine weitgehende Übereinstimmung in seinem Aussehen, welche sich dadurch kundgibt, daß es am vorderen und hinteren Ende des Keimstreifens an den Stellen annähernd, an welchen es später zur Anlage des Vorder- und Enddarmes kommt, mächtiger entwickelt ist und in Form von mehrschichtigen Zellenhaufen erscheint, die bei den einen Arten äußerst stark, bei den anderen schwächer entwickelt sind, was schematisch auf der Fig. 69, die uns den Keimstreifen sagittal durchschnitten darstellt, zu sehen ist. Äußerst stark entwickel-

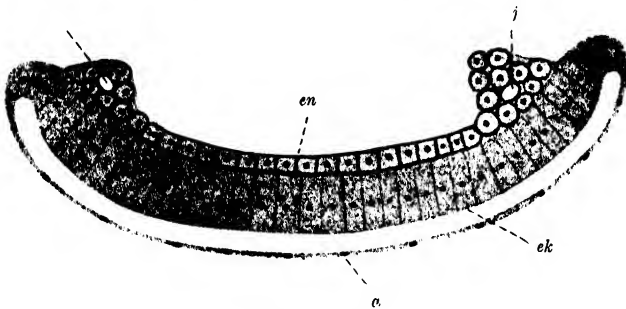


Fig. 69.

Schematisierter Sagittalschnitt durch einen Insektenkeimstreifen. *i* Urdarmhöhle im Bereiche der mächtigeren, polar gelegenen Zellenanhäufung des unteren Blattes; *en* unteres Blatt; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *a* Amnion (nach Hirschler).

ten Zellenhaufen begegnen wir bei den Lepidopteren, die in dieser Hinsicht das Plus-Extrem ausmachen; auf Fig. 70 A haben wir ein Fragment von einem Sagittalschnitt durch den *Catocala*-Keimstreifen abgebildet, welches uns sein Vorderende darstellt; wir bemerken hier den mächtigen, etwas nach hinten gewendeten Zellenhaufen (*k*), der noch in das Ektoderm eingekellt ist und sich von den mittleren Partien des unteren Blattes deutlich durch sein Aussehen abhebt. Ein ähnlicher Zellenhaufen ist hier auch am Hinterende des Keimstreifens (Fig. 70 B, *k*) zu finden, nur ist er an dieser Stelle etwas kleiner und grenzt sich früher gegen das Ektoderm ab. Bei anderen Insekten sind diese Zellenhaufen gewöhnlich kleiner als bei den Lepidopteren und zeigen mehr weniger eine Stärke, wie sie auf Fig. 71 zu sehen ist, die uns das Vorderende eines *Donacia*-Keimstreifens an einem Sagittalschnitt vorführt; die betreffende Zellenanhäufung (*en*) ist hier erheblich schwächer als bei den Lepidopteren entwickelt, ist aber durch ihr zapfenförmiges Vorragen gegen den Dotter nicht zu verkennen. Noch schwächer entwickelte Zellenanhäufungen, die schon kaum diesen Namen verdienen, sind nach unserer Erfahrung bei den

Aphiden zu treffen, die wohl in dieser Hinsicht als ein Minus-Extrem zu betrachten wären.

Die genannten Zellenanhäufungen wurden, wie gesagt, bei sehr verschiedenen Insektengruppen beobachtet und zweifellos für die Collembolen (Philipstschenko-*Isotoma*), Orthopteren (Nusbaum und Fuliniski-*Phyllodromia*, *Gryllotalpa*), Coleopteren (Heider-*Hydrophilus*, Hirschler-*Donacia*, *Gastroidea*, Fuliniski-*Agelastica* u. a.), Hymenopteren (Grassi-*Apis*, Carrière-Bürger-*Chalcidoma*), Dipteren (Escherich, Noak-*Muscidae*),

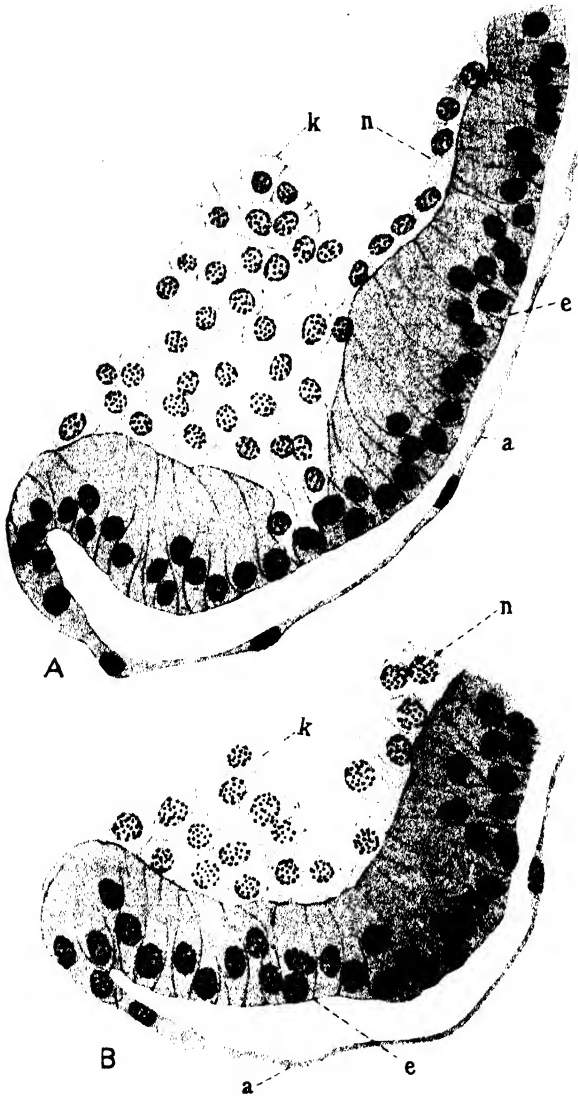


Fig. 70.

Catocala, Fragmente von Sagittalschnitten durch den Keimstreifen. *A* Vorder-, *B* Hinterende des Keimstreifens; *k* stärkere Zellenansammlung des unteren Blattes; *n* unteres Blatt; *e* äußeres Keimstreifenepithel; *a* Amnion (nach Hirschler).

sehen davon, ob andere Differenzierungen und Gliederungen am unteren Blatte, die mehr spezieller Natur sind und von der Entwicklungsart dieses Blattes abhängen, stattgefunden haben oder nicht.

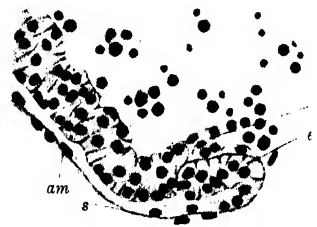


Fig. 71.

Donacia, Fragment von einem Sagittalschnitte durch den Keimstreifen; sein Vorderende. *en* unteres Blatt; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *am* Amnion; *s* Serosa (nach Hirschler).

Lepidopteren (Schwanger-*Endromis*, Hirschler-*Catocala*) und Rhynchoten (Karawajew-*Pyrrhocoris*, Hirschler-*Rhopalosiphum*) festgestellt. Es handelt sich hier also um die erste ziemlich allgemein auftretende Differenzierung des unteren Blattes, die gleichzeitig mit seiner Entwicklung zustande kommt, abge-

2. Die Gliederung des unteren Blattes.

Aus dem vorangehenden Kapitel III, 1 haben wir erfahren, daß die Anlage des unteren Blattes eine einheitliche oder eine uneinheitliche sein kann und daß sich im Bereiche des unteren Blattes, sei es, daß es auf die erste oder zweite Weise entstanden ist, eine gewisse Differenzierung, also auch gewissermaßen eine Gliederung aufdecken läßt, indem es aus einer mittleren plattenförmigen Partie besteht, die an den beiden Enden in Zellenanhäufungen übergeht; alle diese Gliederungen, weil sie durch die Entwicklungsart des unteren Blattes verursacht sind und gleichzeitig mit seiner Entwicklung zustande kommen, könnte man als die primären Gliederungen bezeichnen, welchen diejenigen gegenüberzustellen wären, die erst nach erfolgter Sonderung des unteren Blattes stattfinden und z. B. das einheitlich angelegte Blatt in Teile zerlegen; diese letzteren würden dann als die sekundären zu betrachten sein. Von einer solchen Einteilung der Gliederungsvorgänge wollen wir aber, obwohl so manches für ihre Einführung spricht, an dieser Stelle absehen, denn einerseits würden wir allzusehr auf Einzelheiten einzugehen gezwungen sein, was den Rahmen dieses Handbuches überschreitet, und andererseits würde es in manchen Fällen schwer fallen, bestimmt zu sagen, ob eine gewisse Gliederung der primären oder sekundären entspricht, wodurch die Klarheit der ganzen Darstellung leiden würde. Aus diesen Gründen fassen wir unsere Aufgabe einfacher auf: Wir wollen die Gliederung des unteren Blattes, so wie sie überhaupt in ihrer gewissermaßen definitiven Form zustande kommt, betrachten und einstweilen auch von der metameren Segmentierung der Seitenstreifen, die erst in einem folgenden Kapitel zu behandeln ist, absehen.

Nachdem wir den Stoff derart begrenzt haben, wenden wir uns demjenigen Teile des unteren Blattes zu, welcher von Innen die ganze mittlere Partie des Keimstreifenektoderms auskleidet und an den beiden Enden an die vordere und hintere Zellenanhäufung anstößt. Bezüglich der Gliederung dieses Teiles des unteren Blattes liegen im allgemeinen zwei Anschauungen vor: Nach der einen soll hier das untere Blatt nur in zwei parallel zur Medianebene verlaufende und zu ihren beiden Seiten gelegene Streifen zerfallen, respektive derart angelegt werden. Dieser Anschauung begegnen wir in vielen älteren Arbeiten, und so haben derartige Verhältnisse Grassi bei *Apis*, Kowalewski bei den Musciden, Heider bei *Hydrophilus*, Wheeler bei *Doryphora* u. a. noch bei anderen Insektenarten gefunden, wobei einstimmig diese Seitenstreifen, was auch unseren heutigen Anschauungen entspricht, als Mesoderm betrachtet und als Mesodermstreifen bezeichnet wurden. Diesen Anschauungen hat sich hernach Heymons angeschlossen und angegeben, daß das untere Blatt sowohl bei den Thysanuren (*Lepisma*) wie auch bei den Dermapteren (*Forficula*) und Orthopteren nur aus diesen mesodermalen Seitenstreifen besteht.

In einer Reihe neuerer Arbeiten machte sich dagegen die Tendenz geltend, das untere Blatt in der mittleren Partie des Keimstreifens nicht als aus zwei, sondern aus drei Streifen zusammengesetzt zu betrachten und zwischen den seitlichen Mesodermstreifen noch einen medianen Streifen, den sog. Mittelstrang zu unterscheiden. Diese Anschauung fußt schon heute auf einem nicht allzu geringen Tatsachenmateriale, und einer der ersten Befunde, der zu ihrer Entstehung beihalf, ist in der Arbeit Nusbaum's, die die Entwicklung von *Meloe*

proscarabaeus behandelt, anzutreffen. An Querschnitten durch junge Keimstreifen (Fig. 72 A) erscheint das untere Blatt (*en*) dreiteilig

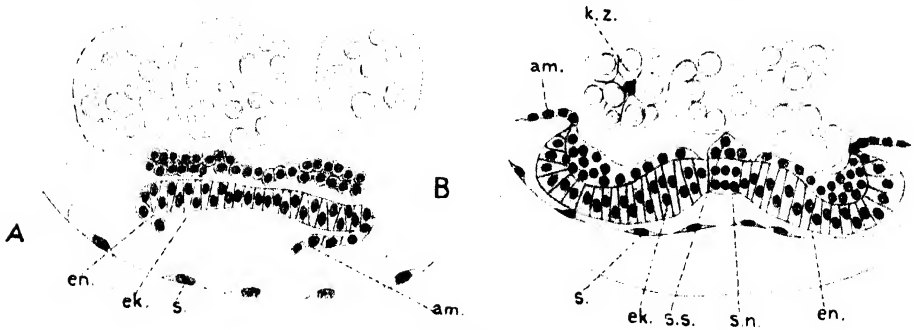


Fig. 72.

Meloë, zwei Querschnitte durch Keimstreifen zur Erläuterung der Gliederung des unteren Blattes. A jüngeres, B älteres Stadium; A: *en* unteres Blatt; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *am* Amnion; *s* Serosa; B: *ss* Mittelstrang; *en* Mesoderm; *kz* Dotterzelle, sonst wie bei A (nach Nusbaum).

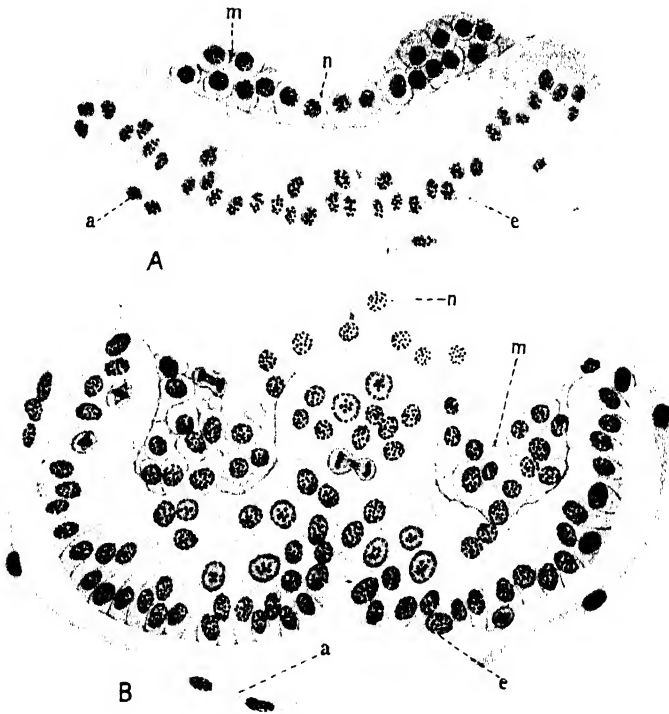


Fig. 73.

Catocala, zwei Querschnitte durch Keimstreifen zur Erläuterung der Gliederung des unteren Blattes. A jüngeres, B älteres Stadium. *n* Mittelstrang; *m* Mesoderm; *e* äußeres Keimstreifenepithel; *a* Amnion (nach Hirschler).

und besteht aus den zweischichtigen seitlichen Mesodermstreifen, die median durch einen einschichtigen Streifen, die Anlage des Mittel-

stranges, zusammenhängen. An Querschnitten durch ältere Stadien (Fig. 72 B) erscheint der Mittelstrang als ein kleines Zellenhäufchen, welches deutlich von dem lateral gelegenen Mesoderm gesondert ist. Diesen Mittelstrang verglich Nusbaum mit der Chorda der Chordaten, welcher Vergleich zu weitgreifend war und keine Zustimmung in der Literatur gefunden hat. Eine ähnliche Dreiteilung des unteren Blattes konnte ferner auch bei anderen Coleopteren nachgewiesen werden und wurde seitens Czerski bei *Meloë violaceus*, seitens Hirschler bei *Donacia* und *Gastroidea* und seitens Fuliński bei *Agelastica* beobachtet. Später konnte Hirschler einen Mittelstrang bei einigen Lepidopteren (*Catocala nupta*, *C. fraxini*, zwei Geometridenarten) nachweisen, wo er an jüngeren Stadien (an Querschnitten) als eine einschichtige Platte (Fig. 73 A, *n*) erscheint, die lateral mit dem zweischichtigen Mesoderm (*m*) zusammenhängt; an älteren Stadien (Fig. 73 B) tritt zwischen dem Mittelstrange und dem Mesoderm eine deut-

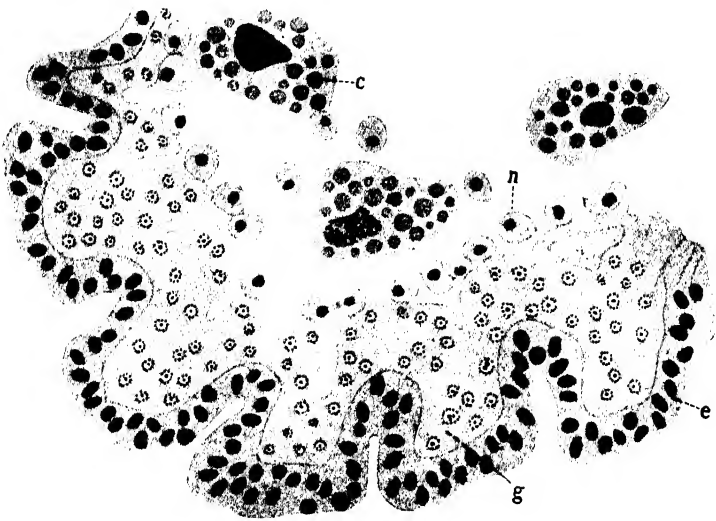


Fig. 74.

Catocala, Fragment von einem Sagittalschnitte durch den Keimstreifen; seine mittlere Partie. *n* Zellen des Mittelstranges; *e* Hautepithel; *g* Anlage der Bauchganglienkette; *c* Dotterzelle (nach Hirschler).

liche Isolierung ein, wobei die Zellen des ersteren (*n*) rundlich, blastomerenartig erscheinen und auch ein helleres Plasma gegenüber den Mesodermzellen (*m*) aufweisen. Wie dieser Mittelstrang der Lepidopteren an Sagittalschnitten aussieht, darüber gibt uns einen Aufschluß Fig. 74: Wir sehen hier entlang des Keimstreifens über dem Nervensystem (*g*) seine rundlichen Zellen, die inselweise nebeneinander liegen (*n*) und schon teilweise zwischen die Dotterzellen (*c*) einwandern. Diesen Angaben reihen sich die Befunde an, die die Entwicklung der älteren Pterygoten und der Apterygoten betreffen. So konnten Nusbaum und Fuliński einen Mittelstrang bei *Phyllodromia* und *Gryllotalpa* und Hammerschmidt einen solchen bei den Phasmatiden auffinden. Es ist nun interessant, daß auch Heymons dieses Gebilde bei den Orthopteren gesehen und es als die Anlage der Blutkörperchen betrachtet hat, was mit seiner anderwärts ausgesprochenen Anschauung, das

untere Blatt bestehe nur aus den mesodermalen Seitenstreifen, nicht gut zu vereinigen ist. „Bei . . . den Blattiden und Grylliden, sagt er nämlich, sind die Blutkörperchen mesodermaler Herkunft. Sie entstehen aus Mesodermzellen, welche nicht bei der Bildung der Ursegmente sich beteiligt hatten, sondern zwischen diesen, in der Medianlinie des Körpers, ihren Platz beibehalten.“ „Dieselben unterscheiden sich, abgesehen von ihrer . . . Größe, auch noch durch ihre hellere Färbung von den übrigen Mesodermzellen.“ Aus diesen Worten ergibt es sich ganz unzweideutig, daß diese Zellen dem Mittelstrange angehören und ein ähnliches Aussehen haben wie die Mittelstrangzellen der Lepidopteren. Schließlich ist noch darauf hinzuweisen, daß Philpitschenko eine Dreiteilung des unteren Blattes bei einer *Collembola* beobachten konnte. Das untere Blatt ist bei dieser (*Isotoma*) zuerst einschichtig, dann (Fig. 75 A) wird es zu beiden Seiten zweischichtig, was zur Entwicklung der Mesodermstreifen (*so*) führt; diese sind aber median durch eine einschichtige Platte (*isb*) verbunden, die ihrer Genese und Lage nach vollkommen dem Mittelstrange der

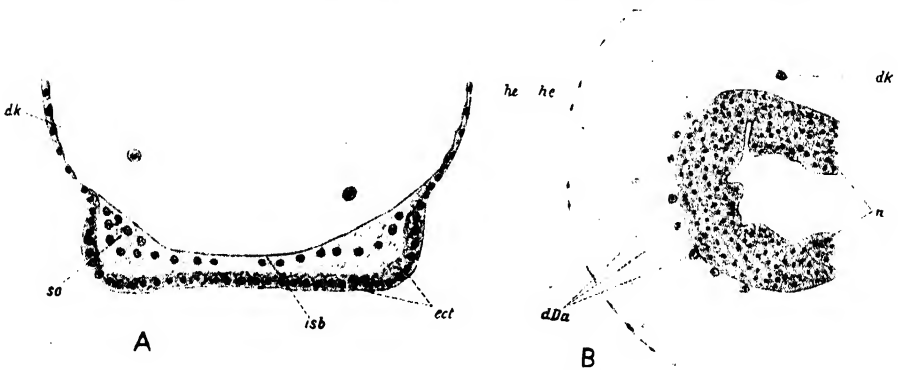


Fig. 75.

Isotoma. A Querschnitt. B Fragment von einem Sagittalschnitt durch den Keimstreifen (seine mittlere Partie). *isb* Mittelplatte; *so* Mesoderm; *ect* äußeres Keimstreifenepithel; *dk* Dotterzelle; *n* Anlage der Bauchganglienlinie; *dDa* Zellen der Mittelplatte (nach Philpitschenko).

Pterygoten entspricht; in älteren Stadien kommen die Zellen dieser medianen Platte lockerer nebeneinander zu liegen und dadurch gewinnt sie an Sagittalschnitten (Fig. 75 B) fast dasselbe Aussehen, welches an den nämlichen Schnitten dem Mittelstrange der Lepidopteren zukommt; wir sehen hier über dem Nervensystem eine Reihe von lose liegenden Zellen (*dDa*), die uns eben die Mittelstrangzellen von *Isotoma* darstellen. Aus dieser Zusammenstellung der Tatsachen geht nun hervor, daß die Dreiteilung des zwischen der vorderen und hinteren Zellenanhäufung gelegenen Abschnittes des unteren Blattes in einen Mittelstrang und zwei seitliche Mesodermstreifen bei den Repräsentanten verschiedener Insektengruppen (*Collembolen*, *Orthopteren*, *Coleopteren*, *Lepidopteren*) nachgewiesen wurde und somit als eine ziemlich weit verbreitete Erscheinung betrachtet werden darf. Da wir sehen im voraus sagen wollen, daß der Mittelstrang nicht nur Blutzellen liefert (Heymons), sondern auch am Aufbaue des Mitteldarmes beteiligt ist, können wir ihn, seiner Rolle wegen, als eine Mitteldarmanlage betrachten. Da dieselbe Rolle auch der vorderen und hinteren

Zellenanhäufung zukommt, so haben wir im ganzen drei Mitteldarmanlagen vor uns, eine vordere, eine hintere und eine mittlere, den Mittelstrang, die gewöhnlich ziemlich innig zusammenhängen. Das beigelegte Schema (Fig. 76), welches wir der Arbeit von Nusbaum und Fuliński entnehmen und an welchem die Mesodermstreifen (*ms*), die mittlere (*m*), die vordere (*ve*) und die hintere (*he*) Mitteldarmanlage eingezeichnet sind, erlaubt uns synthetisch die betreffenden Verhältnisse zusammenzufassen. Von diesen Anschauungen auf die Gliederung des unteren Blattes, die in dem genannten Schema bildlich dargestellt sind, differieren die Ansichten einiger älterer Autoren (Grassi, Kowalewski, Heider, Wheeler) insofern, daß sie nur die beiden endständigen Zellenanhäufungen als Mitteldarmanlagen betrachten, den mittleren Abschnitt des unteren Blattes dagegen nur als Mesoderm deuten, welches am Aufbau des Mitteldarmes unbeteiligt sein soll.

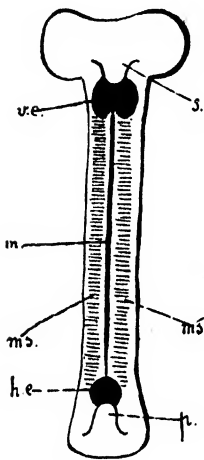


Fig. 76.

Schema zur Erläuterung der Gliederung des unteren Blattes. *s* Stomodaeum; *p* Proctodaeum; *ms* Mesoderm; *m* Mittelstrang (Mittelplatte), *ve* vordere, *he* hintere Zellenanhäufung des unteren Blattes (nach Nusbaum u. Fuliński).

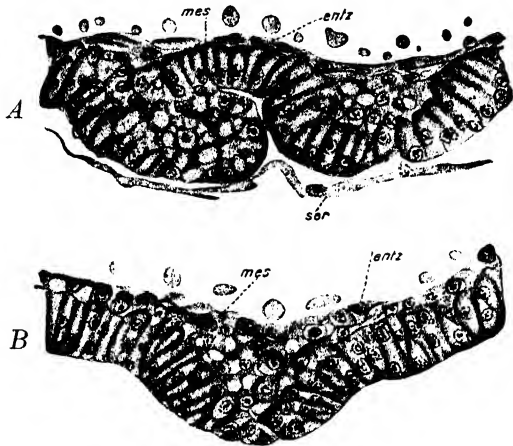


Fig. 77.

Formica, Querschnitte durch Keimstreifen zur Erläuterung der Sonderung des unteren Blattes. *A* jüngerer, *B* älteres Stadium; *ser* Serosa; *entz* Entoderm; *mes* Mesoderm (nach Strindberg).

Die Dreigliederung des unteren Blattes auf der Höhe der vorderen und hinteren Zellenanhäufung kommt bei den Insekten auf die Weise zustande, daß diese Zellenkomplexe entweder lateral Teile abschnüren, die nach hinten respektive nach vorn einen Anschluß an die Mesodermstreifen gewinnen und sich nach vorn respektive nach hinten aus-

dehnen, wodurch die Kopf- und die Analgegend ihr Mesoderm gewinnt, oder es wachsen die Mesodermstreifen zu beiden Seiten der vorderen und der hinteren Zellenanhäufung nach vorn, respektive nach hinten aus und bilden das Mesoderm der genannten Körperregionen. Diejenigen Forscher dagegen (Heymons), die am unteren Blatte keine Mitteldarmanlagen unterschieden haben, nehmen an, daß die Mesodermstreifen am Kopf- und Analende des Keimstreifens zusammenhängen, wobei diese unpaaren Platten das Mesoderm des vorderen und hinteren Keimstreifenendes ausmachen.

Gewissermaßen eigentümlich und ziemlich abweichend von der anderer Insekten findet, nach Strindberg, die Entwicklung des unteren Blattes bei den Ameisen (*Formica*, *Camponotus*) statt. Bei diesen Tieren verläuft nämlich dieser Vorgang derart, daß die Mittelplatte des Keimstreifens, die zwischen den Seitenplatten gelegen ist, nach innen eingestülpt wird; und während diese Einstülpung im Gange ist (Fig. 77 A), lösen sich von der Mittel- und den Seitenplatten einzelne Zellen ab, die sich zu einem Plattenepithel (*entz*) vereinigen, welches uns die Anlage des Mitteldarmepithels darstellt; diese Anlage wird auf der ganzen Länge des Keimstreifens entwickelt, und somit hätten wir bei den Ameisen nur mit einer Mitteldarmanlage zu tun, worin sich diese von anderen Hymenopteren, denen eine vordere und hintere Mitteldarmanlage (*Carrière* und Bürger-*Chalicodoma*, *Grassi-Apis*, *Strindberg-Vespa*) zukommt, unterscheiden würden. Erst nachdem diese Mitteldarmanlage entwickelt ist, schließen sich die Ränder (Fig. 77 B), die die eingestülpte Mittelplatte begrenzen, und dadurch verliert diese, die uns nunmehr das Mesoderm darstellt, ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm. Die Entwicklung des unteren Blattes hat hier das Eigentümliche an sich, daß die Mitteldarmanlage der Mesodermbildung deutlich voraneilt und schon vom Anfang an als ein die Innenfläche des Keimstreifens bedeckendes, einheitliches Epithel erscheint. Nachdem aber das Mesoderm in die Seitenstreifen zerfallen ist, haben wir auch hier schließlich mit drei Teilen (Gliedern) des unteren Blattes zu tun; nur ist hier das unpaare dem Mittelstrange anderer Insekten entsprechende Glied, die Mitteldarmepithelanlage, nicht zwischen den Mesodermstreifen, sondern über ihnen und unter dem Dotter gelegen. Auf diese Weise könnten die bei den Ameisen angetroffenen Verhältnisse auch auf das vorher genannte Schema zurückgeführt werden.

In diesem Abschnitte hoffen wir nur das Wichtigste, aber auch das Maßgebendste zusammengetragen zu haben, inwiefern die Gliederung des unteren Blattes, wie wir sie vorher begrifflich begrenzten, in Frage kommt, und wenden uns jetzt anderen Vorgängen zu.

3. Die Entwicklung des Vorder- und Enddarmes und ihre Beziehung zum unteren Blatte.

Wir gehen in diesem Abschnitte auf ein Kapitel der Insektenembryologie ein, welches sich durch tiefgreifende Kontroversen auszeichnet; wir erlauben uns die Meinung auszusprechen, daß diese Kontroversen wahrscheinlich deswegen entstanden sind, weil manche sehr verdienstreiche Forscher, denen die Insektenembryologie viele wertvolle Entdeckungen zu verdanken hat, vielleicht nicht mit dem genügenden Nachdrucke der Frage nach der Beziehung des Vorder- und Enddarmes zum unteren Blatte nachgegangen sind, sondern vielmehr geneigt waren, die Entwicklung der ersteren und die Differenzierung des letzteren als zwei überhaupt gesonderte Vorgänge zu betrachten.

Dieses Vorgehen ist übrigens in einem gewissen Maße richtig; denn wenn wir die Beziehung dieser zwei Entwicklungsvorgänge ins Auge fassen und das zeitliche Moment voranstellen, so sind bei den Insekten zwei Hauptfälle zu unterscheiden: 1. Die Sonderung des unteren Blattes vom Ektoderm ist abgeschlossen, bevor noch die

ektodermalen Anlagen des Vorder- (des Stomodaeums) und des Hinterdarmes (des Proctodaeums) erscheinen, oder 2. die Sonderung des unteren Blattes ist noch im Gange, während die Anlagen des Stomo- und Proctodaeums schon in Erscheinung treten; kurz gesagt, die beiden genannten Entwicklungsvorgänge können entweder zeitlich gesondert sein oder sie können zeitlich ineinandergreifen. Bevor wir eine weitere Klassifizierung dieser beiden Hauptfälle antreten werden, müssen wir sie zunächst an Beispielen näher kennen lernen.

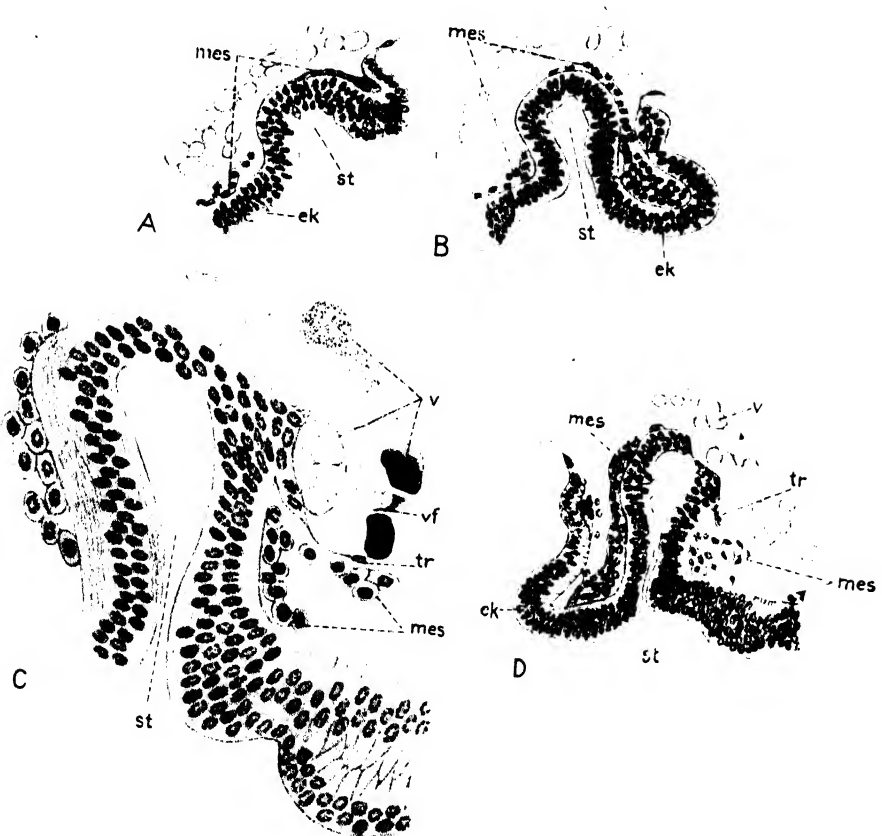


Fig. 78.

Meloë, Vorderende der Keimstreifen steigenden Alters (A—D). Fragmente von Sagittalschnitten. C stärker vergrößert als die übrigen; *st* Stomodaeum; *mes* Mesoderm; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *tr* Mitteldarmlamelle; *v*, *vf* Dotterkugeln (nach Czerski).

Bei einem Käfer *Meloë violaceus* ist die Entwicklung des unteren Blattes, nach den Angaben Czerski's, bereits abgeschlossen, wenn es zur Anlage des Stomo- und Proctodaeums kommt. Das junge Stomodaeum erscheint als eine seichte ektodermale Einstülpung, die am Vorderende des Keimstreifens gelegen und auf Fig. 78 A, die uns ein Fragment von einem Sagittalschnitte durch den Keimstreifen darstellt, zu sehen ist (*st*). Das eingestülpte Ektoderm hat hier das untere Blatt durchbrochen, und deswegen ist das Ende des Stomodaeums von ihm frei; das untere Blatt liegt dem Stomodaeum nur von vorn an und

ist nach hinten von ihm nur an seiner Basis zu sehen. Während der weiteren Entwicklung nimmt die ektodermale Einstülpung an Tiefe zu, was ein Längenwachstum des Stomodaeums zur Folge hat, wie dies auf Fig. 78 B zu sehen ist: Das Stomodaeum (*st*) ist hier von vorn und von hinten an seiner Basis vom unteren Blatt bedeckt, proximal dagegen und kaudalwärts ist es nackt und deutlich nach hinten zugespitzt. In älteren Stadien nimmt es weiter (Fig. 78 C) an Länge zu und ist gegen die Dorsalseite des Eies gerichtet, während seine Wand am blinden Ende verdünnt erscheint und nach hinten (d. i. auf dieser Figur nach rechts) in eine kurze Lamelle (*tr*) ausläuft, die stomodealer, also ektodermaler Herkunft, nach der Deutung des Verfassers, ist. Diese Lamelle nimmt an älteren Stadien (Fig. 78 D) an Länge zu und erscheint als ein Plattenepithel (*tr*), welches sich nach hinten, zwischen dem Dotter (*v*) und dem unteren Blatte (welches in seiner Ganzheit als Mesoderm aufgefaßt wird), ausbreitet. Über die Form dieser Lamelle geben uns einen genaueren Aufschluß Wachsplattenrekonstruktionen, die von Czerski angefertigt wurden und sich auf das Vorder-



Fig. 79.

Wachsrekonstruktionen des vorderen Keimstreifenendes (*Meloë*). A Wachsmodell sagittal durchschnitten; B Ansicht von der Dorsalseite (nach Czerski).

ende des Keimstreifens beziehen. Auf Fig. 79 A sehen wir das rekonstruierte Vorderende sagittal durchschnitten; von der rechten Seite führt eine Öffnung in die Stomodeoleinstülpung, die an ihrer Spitze von der Ventralseite in die genannte Lamelle ausläuft. Betrachten wir das Wachsmodell im ganzen von der Dorsalseite (Fig. 79 B), so erscheint uns das Stomodaeum als eine ziemlich dicke Röhre, die an ihrem blinden Ende in eine ziemlich breite Schaufel übergeht. Diese Schaufel entspricht der Lamelle, die bei Seitenbetrachtung als ein zartes Plattenepithel im Schnitte erscheint und ektodermaler Herkunft sein soll. Da aus ihr während der weiteren Entwicklung das Mitteldarmepithel teilweise aufgebaut wird, ist sie ihrer Rolle wegen als die vordere ektodermale Mitteldarmanlage zu betrachten.

Annähernd zur gleichen Zeit, zu welcher am vorderen Keimstreifenende das Stomodaeum angelegt wird, begegnen wir an seinem Hinterende einer ähnlichen ektodermalen Einstülpung (Fig. 80 A), die uns die Anlage des Hinterdarmes, des sog. Proctodaeums (*pr*), darstellt; dieses erscheint auch von dem Mesoderm (*mes*) auf seinem freien Ende

unbedeckt; und nur zwischen der vorderen Wand des Proctodaeums und dem sich nach vorn ziehenden Ektoderm (*ek*) des Keimstreifens ist eine größere Mesodermanhäufung zu sehen. An älteren Stadien wächst die proctodäale Einstülpung (*pr*) in die Länge aus (Fig. 80 B), wendet sich gegen den vorderen Eipol und zu gleicher Zeit wächst von dem Ventralrande, nach den Angaben Czarski's, ihres blind geschlossenen Endes eine dünne epitheliale Lamelle aus (*tr*), die als die hintere ektodermale Mitteldarmanlage zu betrachten ist und die ihrer schaufelartigen Form nach der vorderen Mitteldarmanlage annähernd gleich kommt. Aus diesen zwei ektodermalen Mitteldarmanlagen soll sich hernach ausschließlich der Mitteldarm entwickeln, und somit ist er, nach dieser Darstellung, als ein Derivat des äußeren Blattes, des Ektoderms, zu betrachten.

In bezug auf die Genese des Mitteldarmes aus dem Ektoderm stimmt Czarski mit einer großen Reihe von Autoren überein, denen (wenn es sich um die neuere Literatur handelt) Heymons an die

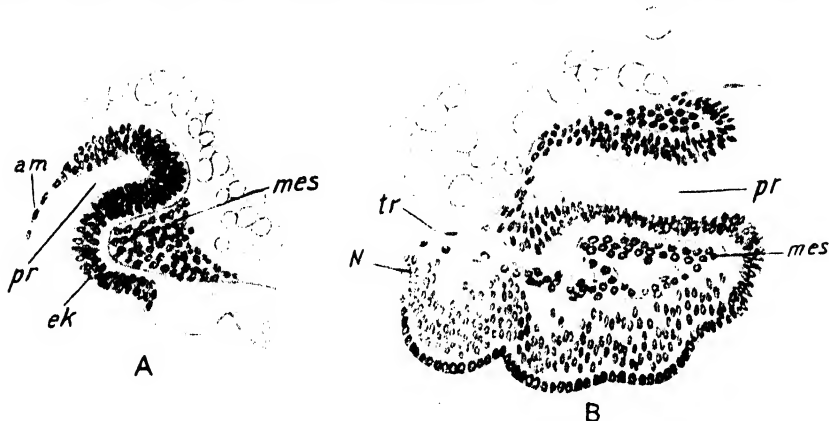


Fig. 80.

Meloë, Hinterende zweier Keimstreifen steigenden Alters (A, B). Fragmente von Sagittalschnitten. *pr* Proctodäum; *mes* Mesoderm; *ek* äußeres Keimstreifenepithel; *tr* Mitteldarmlamelle; *N* Nervensystem; *am* Amnion (nach Czarski).

Spitze zu stellen ist, indem er durch seine umfangreichen Untersuchungen an den Keimstreifen der Derma- und Orthopteren die Anschauung von der ektodermalen Herkunft des Mitteldarmes am eingehendsten zu begründen bemüht war.

Nehmen wir jetzt ein anderes Beispiel in betracht, welches mit dem vorher geschilderten darin übereinstimmt, daß auch hier die Sonderung des unteren Blattes bereits vollzogen ist, wenn die Anlage des Stomom- und Proctodaeums in Erscheinung tritt. Fig. 81 A stellt uns ein Fragment von einem Sagittalschnitte dar, welcher den Keimstreifen auch einer Käferart (*Donacia crassipes* — Hirschler) getroffen hat; wir bemerken hier eine seichte ektodermale Einstülpung (*st*), die uns das junge Stomodaeum darstellt; sein gegen den Dotter vorgestülptes Ende ist hier nicht nackt, sondern es bedecken es platte Zellen (*en*), die nach hinten (auf der Figur nach links) mit einer ansehnlicheren, dem unteren Blatte angehörenden Zellenanhäufung zusammenhängen und von ihr, worauf noch jüngere Stadien hinweisen, ausgehen. Diese Zellenanhäufung, die am Vorderende des Keimstreifens gelegen ist,

haben wir schon vorher kennen gelernt; sie stellt uns die vordere Mitteldarmanlage dar, die bei dieser Art nicht, wie bei *Meloë violaceus*, ektodermaler Herkunft ist, sondern einen Teil des unteren Blattes ausmacht. Daß diese Zellenanhäufung tatsächlich als Mitteldarmanlage aufzufassen ist, dafür sprechen ältere Entwicklungsstadien, wie wir ein solches auf Fig. 81 B (Sagittalschnitt) abgebildet haben: Wir begegnen hier einem tiefer eingestülpten Stomodaeum, dem von hinten (auf der Figur von der rechten Seite) die genannte Zellenanhäufung anliegt; ihre Elemente bedecken sein freies Ende und laufen nach hinten (auf der Fig. nach rechts) in eine epitheliale Lamelle aus, die sich zwischen dem Dotter und dem ebenfalls nach hinten gelegenen unteren Blatte ausbreitet und eine Schaufelform besitzt, wie bei *Meloë*. Diese epitheliale Lamelle stellt uns den vorderen Teil des Mitteldarmes dar, welcher somit bei dieser Käferart nicht ektodermaler Herkunft ist, sondern dem unteren Blatte entstammt. Ganz derselben

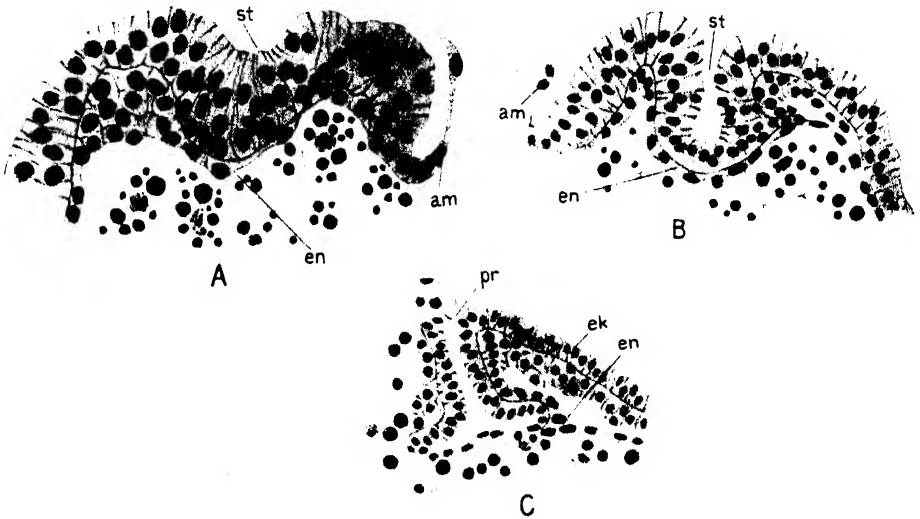


Fig. 81.

Donacia, Fragmente von Sagittalschnitten. A u. B Vorderende; C Hinterende des Keimstreifens; A jünger, B älter; st Stomodaeum; am Amnion; en unteres Blatt; ek äußeres Keimstreifenepithel; pr Proctodaeum (nach Hirschler).

Herkunft, wie am Vorderende des Keimstreifens ist auch die Darm-lamelle, die hinten mit dem Proctodaeum zusammenhängt. Auf Fig. 81 C haben wir die Proctodealgegend des Keimstreifens im Sagittalschnitt abgebildet: Wir sehen hier, wie von der hinteren Zellen-anhäufung (der hinteren Mitteldarmanlage), die dem unteren Blatte angehört und von vorn (auf der Figur von der rechten Seite) dem Proctodaeum anliegt, eine Lamelle, aus platten Zellen aufgebaut, nach vorn (auf der Figur nach rechts) ausläuft und zwischen dem Dotter und dem unteren Blatte gelegen ist. Diese Lamelle stellt uns den hinteren Teil des Mitteldarmepithels dar, sie hat auch eine Schaufelform und verdankt ihr Entstehen, wie das aus der Figur hervorgeht, nicht dem Ektoderm, sondern dem unteren Blatte. Beide Mitteldarmanlagen und somit auch der Mitteldarm sind also bei dieser Käferspezies nicht ektodermale Gebilde, sondern Derivate des unteren Blattes.

Ähnliche Bilder, wie sie die *Donacia*-Entwicklung liefert, ergeben sich nach Hirschler, was die Ausbildung der Mitteldarmanlage betrifft, auch aus der Embryogenese der Lepidopteren (*Catocala*). Wenn wir ein ziemlich junges Stomodaeum (*n*) von *Catocala* im Sagittalschnitte betrachten (Fig. 82), so sehen wir, daß ihm von hinten (von der linken Seite) eine mächtige Mitteldarmanlage (*d*) anliegt, von welcher Zellen ausgehen, die sein blindes Ende bedecken und regen Teilungen unterliegen; ganz analoge Verhältnisse sind in der Proctodealgegend zu finden, wobei sowohl am Stomo- wie auch am Proctodaeum keine ektodermalen Lamellen zur Entwicklung kommen.



Fig. 82.

Catocala, Fragment von einem Sagittalschnitte; Vorderende des Keimstreifens. *n* Stomodäum; *d* vordere Zellenanhäufung des unteren Blattes; *u* Zellen des unteren Blattes (nach Hirschler).

Erst an älteren Stadien, an welchen sich die Zellen der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage mehr epithelmäßig anordnen, was die Entwicklung des Mitteldarmepithels einleitet, kann man am Ende des Stomo- (Fig. 83 B) und des Proctodaeums (Fig. 83 A) kurze ektodermale Auswüchse (*d*) beobachten, die aber in ihrer Entwicklung stehen bleiben, so daß das Mitteldarmepithel auch hier, wenn nicht ausschließlich, so doch größtenteils aus den Zellen des unteren Blattes, ähnlich wie bei *Donacia*, aufgebaut wird.

Ähnlich wie Hirschler haben schon vorher sowohl die Altmeister der Insektenembryologie (Kowalewski, Grassi, Heider), wie auch eine Reihe neuerer Forscher das Mitteldarmepithel der Insekten als ein Derivat des unteren Blattes betrachtet, so daß man heute gewissermaßen von zwei Forschergruppen sprechen kann, deren Ansichten einerseits an Hand

der *Meloë*-Entwicklung (Czerski) und andererseits an Hand der *Donacia*- und Lepidopteren-Entwicklung (Hirschler) vorgeführt wurden. Da es doch aber schwer anzunehmen ist, daß der Mitteldarm bei den einen Insekten ektodermaler Herkunft wäre und bei den anderen sich aus dem unteren Blatte entwickle, so wollen wir jetzt auf den zweiten am Anfange dieses Abschnittes unterschiedenen Fall eingehen, welcher sich dadurch auszeichnet, daß bei ihm die Sonderung des unteren Blattes und die Entwicklung des Stomo- und Proctodaeums nicht nacheinander fallen, sondern zeitlich ineinander greifen. Dieser Fall wird uns, wie wir hoffen, einer Versöhnung der differenten Anschauungen näher bringen.

Zwar könnte vielleicht auch der Nachweis von kurzen ektodermalen Auswüchsen am Stomo- und Proctodaeum, die wir bei *Catocala* gesehen haben und hernach Nusbaum und Fuliński bei *Phyllodromia* nachweisen konnten, zum Verständnis dessen, auf welche Weise die genannte Kontroverse entstanden ist, beitragen; denn man könnte vermuten, daß manchen Forschern vielleicht die Bildung der Mitteldarmlamellen aus dem unteren Blatte, die sich hernach an die kurzen Auswüchse anschließen und ihr Längenwachstum vortäuschen, entgangen ist und sie die Entwicklung dieser Lamellen eben auf ein Auswachsen der kurzen ektodermalen Zapfen, die immer klein bleiben oder auch rückgebildet werden (Nusbaum und Fuliński) zurückführten; dennoch scheinen mir vor allen in dieser Frage die Embryo-

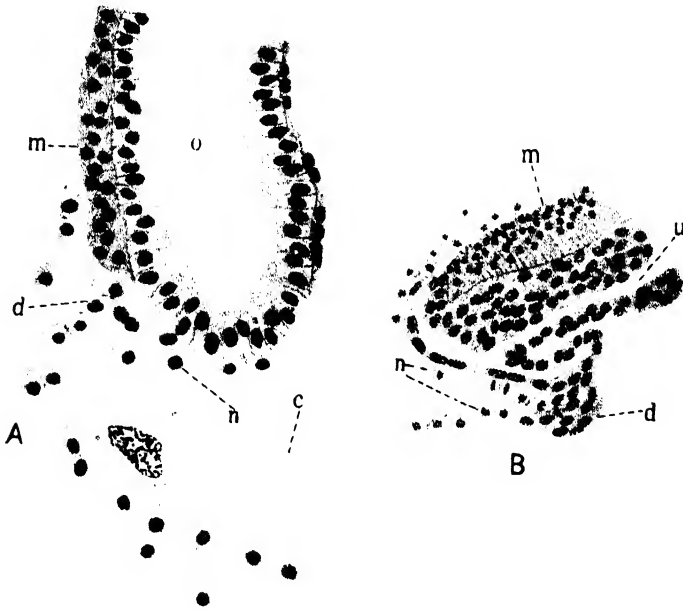


Fig. 83.

Catocala, Fragmente von Sagittalschnitten. *A* Hinter-, *B* Vorderende des Keimstreifens; *o* Proctodaeum; *u* Stomodaeum; *m* Mesoderm; *d* kurze Ektoderm-lamellen; *n* Zellen des unteren Blattes, die das Mitteldarmepithel aufbauen; *c* Dotterzelle (nach Hirschler).

genesen derjenigen Insekten klärend zu wirken, bei welchen, wie hervorgehoben wurde, die Entwicklung des Stomo- und Proctodaeums, und die Differenzierung des unteren Blattes zeitlich ineinander greifen.

Solchen Verhältnissen begegnen wir eben, nach Nusbaum und Fuliński, in der Entwicklung von *Phyllodromia germanica*. Auf Fig. 84 A haben wir im Sagittalschnitte die Stomodaealgegend abgebildet: Die stomodaeale Entstülpung (*st*) ist hier noch seicht und besteht ganz unzweideutig aus dem Ektoderm; basal und an der hinteren Seite (rechts) des Stomodaeums bemerken wir einen Zellenkomplex (*en*), der in das Ektoderm eingekellt ist und nach hinten (rechts) und vorn (links) Auswüchse entsendet, von denen der letztere sich dem Stomodaealende anlegt; dieser eingekellte Zellenkomplex stellt uns die vordere Mitteldarmanlage dar, die als ein Teil des unteren

Blattes nicht unter dem Ektoderm zu liegen kommt, sondern tief in dasselbe bis zur Oberfläche des Keimstreifens eingekellt ist, respektive aus ihm herauswächst. Auf diese Einkeilung möchten wir hier vor allem die Aufmerksamkeit des Lesers lenken, denn sie gibt den Beweis dafür ab, daß, obwohl die stomodaeale Einstülpung schon erschienen, die Sonderung und Entwicklung des unteren Blattes, die in der ganzen mittleren Keimstreifenpartie schon vollzogen ist, an dieser Stelle knapp hinter dem Stomodaeum noch immer fort dauert. Solch' kleine Bezirke im Bereiche des Ektoderms, in welchen die Entwicklung des unteren Blattes prolongiert erscheint, nannten wir, der kürzeren Ausdrucksweise wegen, Proliferationsherde. An älteren Stadien (Fig. 84 B), an welchen die stomodaeale Einstülpung an Tiefe zugenommen hat,

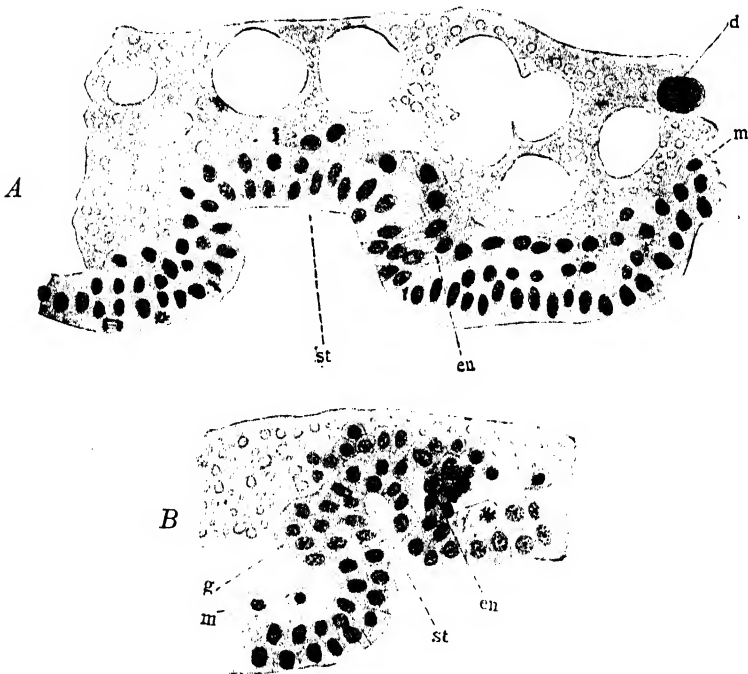


Fig. 84.

Phyllodromia, Fragmente von Sagittalschnitten; zwei Vorderenden von Keimstreifen. A jünger, B etwas älter; *st* Stomodaeum; *en* Proliferationsherd des unteren Blattes; *m* Mesoderm; *d* Dotterzelle; *g* Anlage des visceralen Nervensystems (nach Nusbaum u. Fuliński).

finden wir den Proliferationsherd eingengt, und die Mitteldarmanlage (*en*), die als ansehnlicher Zellenkomplex zu sehen ist, bedeckt von hinten das Stomodaeum und entsendet am Dotter nach vorn (rechts) kleine Auswüchse. Während der weiteren Entwicklung schwindet der Proliferationsherd, in der ganzen Stomodaealgegend findet eine deutliche Sonderung des unteren Blattes vom Ektoderm statt und die dem Stomodaeum anliegende Mitteldarmanlage verwandelt sich (Fig. 85) in eine einschichtige Zellenlamelle (*en*), die das blinde Stomodaeale bedeckt und sich nach hinten, von unten an den Dotter anschmiegt, entlangzieht. Unter dieser Lamelle kommt ein kurzer stomodaealer, also ektodermaler Auswuchs zu liegen; dieser Auswuchs hat

dieselbe Lage wie die ektodermalen Lamellen, welche wir bei *Meloë* gesehen haben, seine Dauer ist aber hier sehr begrenzt, indem er kurz nach seinem Erscheinen rückgebildet wird. Die genannte Lamelle stellt uns nun das jugendliche Mitteldarmepithel dar, nämlich seinen vorderen Teil, der im Anschlusse an den Vorderdarm (das Stomodaeum) gebildet wird. Dieses Mitteldarmepithel ist aber nicht ektodermaler Herkunft, sondern ausschließlich, wie dies aus der ganzen Darstellung hervorgeht, ein Derivat des unteren Blattes und zwar der vorderen Mitteldarmanlage. Ganz auf dieselbe Weise verläuft die Entwicklung des Mitteldarmepithels, nach Nusbaum und Fuliński, auch in der

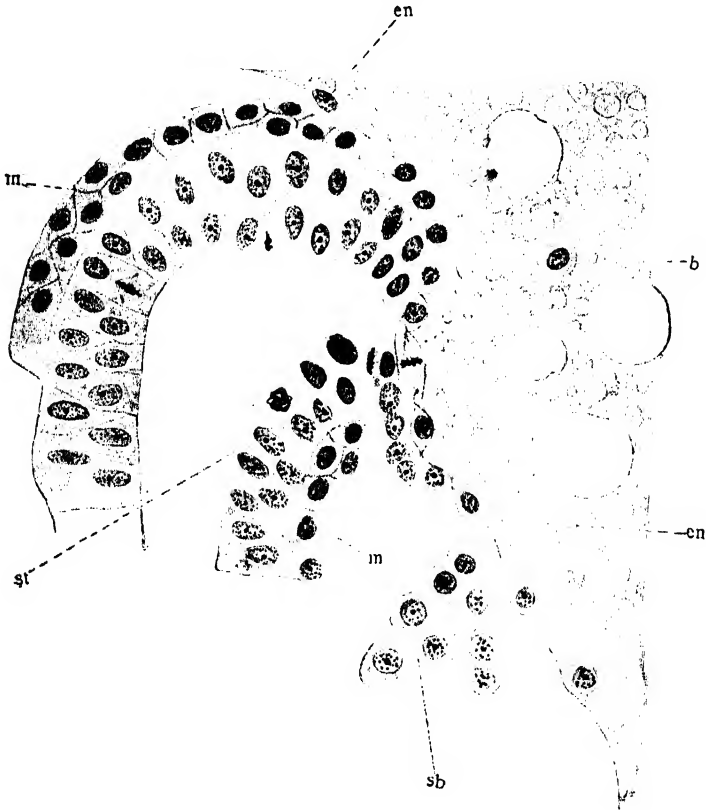


Fig. 85.

Phyllodromia, Fragment von einem Sagittalschnitte; Vorderende des Keimstreifens. *st* Stomodaeum; *m* Mesoderm; *en* jugendliches Mitteldarmepithel; *sb* Subösophagealkörper; *b* Dotterzelle (nach Nusbaum u. Fuliński).

Proctodaealgegend. Auch hier ist ein Proliferationsherd zu sehen, der vor der proctodaealen Einstülpung gelegen ist und aus welchem die hintere Mitteldarmanlage hervorgeht; diese Mitteldarmanlage bedeckt von vorn das blinde Proctodaealende, verliert hernach ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm und ist schließlich in Form einer Zellenanhäufung am blinden Ende des Proctodaeums zu finden (Fig. 86, *en*). Indem sie sich hernach in eine Zellenlamelle umwandelt, kommt es im Anschlusse an das Proctodaeum zur Entwicklung des Mitteldarmepithels. Ähnliche Verhältnisse wie bei *Phyllodromia* haben

hernach Nusbaum und Fuliński bei *Gryllotalpa* gefunden; auch hier haben wir mit einer vorderen und hinteren Mitteldarmanlage zu tun, die dem unteren Blatte angehören und das Mitteldarmepithel liefern. Von *Phyllodromia* unterscheidet sich *Gryllotalpa* nur insofern, als bei ihr nur ein vorderer, stomodaealer Proliferationsherd vorhanden ist, während die hintere Mitteldarmanlage früher von dem Ektoderm gesondert wird und Verhältnisse schafft, wie wir sie schon vorher aus der *Donacia*-Entwicklung kennen gelernt haben.

Die Untersuchungen Nusbaum's und Fuliński's verdienen eine besondere Beachtung deswegen, weil sie an denselben Insektenarten unternommen wurden, für welche Heymons vorher eine ektodermale Genese des Mitteldarmepithels angenommen hat, welches nach ihm seine Entstehung ektodermalen Lamellen, die von dem Stomo-

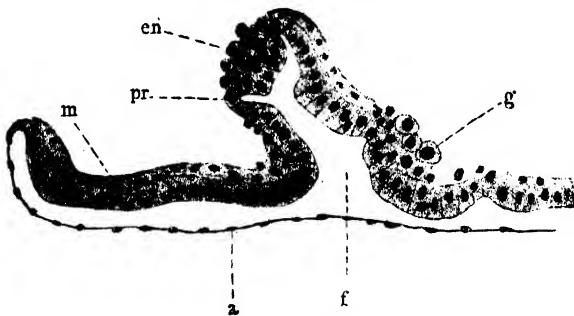


Fig. 86.

Phyllodromia. Fragment von einem Sagittalschnitte; Hinterende des Keimstreifens. *pr* Proctodaeum; *en* hintere Mitteldarmanlage; *m* Mesoderm; *g* Geschlechtszellen; *a* Amnion (nach Nusbaum u. Fuliński).

und Proctodaealende gegeneinander wachsen, verdankt. Nun haben die beiden genannten Autoren auch eine vordere und hintere Lamelle bei denselben Insekten beobachtet, nur ihre Entstehung auf das untere Blatt zurückgeführt, welche Verschiedenheit gewissermaßen sich daraus erklären läßt, daß Heymons die Proliferationsherde bei den Orthopteren un-

bekannt blieben, weswegen bei ihm die Deutung der mikroskopischen Bilder eine andere Form angenommen hat.

Im Zusammenhange mit dem Gesagten ist zu betonen, daß schon vor Nusbaum und Fuliński Carrière und Bürger bei *Chalicodoma muraria* und Escherich bei den Musciden ganz ähnlich gelagerte Proliferationsherde beobachtet und sie ebenfalls als Mitteldarmanlagen betrachtet haben, während Hirschler hernach ganz übereinstimmende Verhältnisse bei *Gastroidea viridula* gefunden hat. Wenn es sich um die Insekten handelt, bei welchen die Entwicklung des Stomo- und Proctodaeums mit der Anwesenheit von Proliferationsherden zusammenfällt, so können hier drei Varianten unterschieden werden: 1. Die Proliferationsherde werden nicht in den Bereich der Darmeinstülpungen verlagert (dies kommt, wie wir gesehen haben, eben bei *Phyllodromia* vor), 2. die Proliferationsherde werden in den Bereich der Darmeinstülpungen verlagert, 3. die Proliferationsherde kommen schon primär im Bereiche der Darmeinstülpungen zu liegen.

Da wir die erste Variante bereits kennen lernten (*Phyllodromia*), wenden wir uns der zweiten und dritten zu, die uns vor allem dazu geeignet erscheinen, die Kontroverse bezüglich der Genese des Mitteldarmes zu klären und zu versöhnen. Wir wollen die zweite Variante an Hand der Entwicklung eines Käfers *Gastroidea viridula*

(Hirschler) vorführen und sie an dem beigelegten Schema¹⁾ (Fig. 87), welches die Stomodaealgegend im Sagittalschnitte von fünf Stadien darstellt, näher erläutern: Im Stadium A haben wir schon mit einem zweischichtigen Keimstreifen zu tun; das untere Blatt (*en*) ist von dem ektodermalen Zylinderepithel (*ek*) gesondert, mit Ausnahme von zwei Stellen, von denen die eine (*g*) am Vorderende des Keimstreifens, die zweite an seinem Hinterende gelegen ist. An diesen Stellen, die uns die Proliferationsherde darstellen, an welchen die Entwicklung des unteren Blattes noch im Gange ist und zur Entwicklung der vorderen (*en*) und hinteren Mitteldarmanlage führt, ist letzteres in das Ektoderm eingekleilt und reicht bis an die Oberfläche des Keimstreifens.

Im Stadium A sehen wir, daß vor dem vorderen Proliferationsherde das Ektoderm eine dickere Platte (*sp*) bildet, die aus der Entwicklung auch anderer Insekten bekannt ist und als die Anlage des künftigen Stomodaeums unter dem Namen Stomodaealplatte bekannt ist. Im Stadium B stülpt sich die Stomodaealplatte etwas ein, wodurch das junge Stomodaeum (*st*) in Erscheinung tritt. Wir sehen hier, daß der vordere Proliferationsherd (*g*) zwar knapp von hinten an das stomodaeale Epithel anschließt, aber noch deutlich außerhalb der Einstülpung gelegen ist. Im Stadium C hat die stomodaeale Einstülpung (*st*) an Tiefe zugenommen, was eine kleine Verschiebung des vorderen Proliferationsherdes (*g*) nach vorn zur Folge hatte, so daß er

jetzt am hinteren Rande dieser Einstülpung zu liegen kommt. Indem die stomodaeale Einstülpung im Stadium D noch bedeutender an Tiefe zunimmt, wird der Proliferationsherd in ihren Bereich hineingezogen und ist schließlich an der hinteren Stomodaealwand zu finden. Während der weiteren Entwicklung (Stadium E) wächst das Stomodaeum in die Länge aus und gleichzeitig wird der Proliferationsherd (*g*) an den ventralen Rand des blinden Stomodaealendes verlagert, welchem sich von hinten die vordere Mitteldarmanlage anschmiegt und an welchem bei den Insekten die Mitteldarmlamelle erscheint.

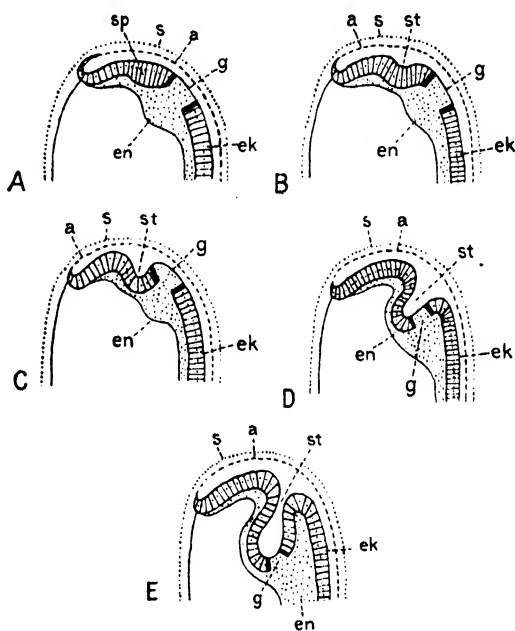


Fig. 87.

Gastroidea, Fragmente von Sagittalschnitten schematisch dargestellt; Vorderende von fünf Keimstreifen (A—E) steigenden Alters. *sp* Stomodaealplatte; *st* Stomodaeum; *g* vorderer Proliferationsherd des unteren Blattes; *en* unteres Blatt; *ek* Ektoderm; *s* Serosa; *a* Amnion (nach Hirschler).

¹⁾ In der betreffenden Arbeit wurden die einzelnen Entwicklungsstadien mikrophotographisch aufgenommen.

Indem bei *Gastroidea* diese Lamelle aus dem Proliferationsherde hervorwuchert, hat man den Eindruck, als ob sie aus dem stomodaealen Ektoderm entstehen würde; diese Deutung wäre aber für *Gastroidea* unzutreffend; denn die Entwicklung dieser Lamelle geht eben von dem Proliferationsherde aus, an welchem die Bildung des unteren Blattes noch bis in dieses späte Stadium fort dauert. Aus diesem Grunde können wir sie bei *Gastroidea* keineswegs für ein ektodermales Gebilde, sondern nur für ein Derivat des unteren Blattes ansehen. Ähnlich wie am Vorderende des Keimstreifens wird auch der zuerst knapp vor der Proctodaealöffnung gelegene hintere Proliferationsherd hernach in den Bereich der Hinterdarneinstülpung hineingezogen und kommt schließlich am ventralen Rande des blinden Proctodaealendes zu liegen; aus ihm wuchert an älteren Stadien die hintere Mitteldarmlamelle hervor, die aus denselben Gründen wie die vordere als ein

Produkt des unteren Blattes, nicht des Ektoderms, zu betrachten ist.

Die dritte Variante gestaltet sich von der zweiten insofern einfacher, als hier schon primär die Proliferationsherde im Bereiche der Darneinstülpungen gelegen sind. Diese Variante wollen wir an Hand der Entwicklung von *Chalicodoma muraria* (nach Carrière und Bürger) kennen lernen und sie am beigelegten Schema (Fig. 88), welches der *Grylotalpa*-Arbeit Nusbaum's und Fuliński's

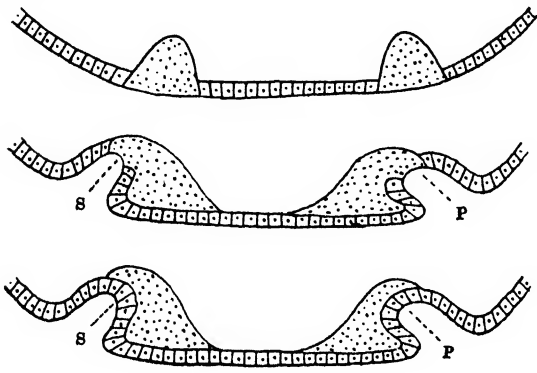


Fig. 88.

Schema zur Erläuterung der Beziehung zwischen dem vorderen und hinteren Proliferationsherde des unteren Blattes und der Entwicklung des Stomodaeums und Proctodaeums; schematische Sagittalschnitte durch Keimstreifen. *S* Stomodaeum; *P* Proctodaeum (nach Nusbaum u. Fuliński).

entnommen ist, erläutern: Das Schema stellt uns drei Sagittalschnitte durch drei Keimstreifen steigenden Alters dar; am obersten, der dem jüngsten abgebildeten Stadium entspricht, ist das Ektoderm zu sehen, an welchem ein vorderer und hinterer Proliferationsherd zu bemerken ist; aus jedem von diesen Herden entspringt je eine Mitteldarmanlage, die vordere und die hintere, während in den übrigen Regionen des Keimstreifens das untere Blatt (welches im Schema nicht zu sehen ist, weil bei *Chalicodoma* ein Mittelstrang fehlen soll), deutlich vom Ektoderm gesondert ist. Fast an denselben Stellen, an welchen die Proliferationsherde und Mitteldarmanlagen gelegen sind, nehmen an älteren Stadien (mittlerer Keimstreifen im Schema) auch die vordere und hintere Darneinstülpung (*S* und *P*) Platz, wodurch jetzt die etwas eingeeengten Proliferationsherde an ihren Enden zu liegen kommen, während sich die Mitteldarmanlagen nach vorn, respektive nach hinten, aber beide ventralwärts umbiegen. Das Zellenmaterial, welches aus diesen Proliferationsherden hervorwuchert, baut hernach das Mitteldarmepithel auf, und dieses kann eben wegen seiner Herkunft, die als eine ektodermale vorgetäuscht wird,

ähnlich wie das Mitteldarmepithel von *Gastroidea*, nur als ein Derivat des unteren Blattes, nicht aber des Ektoderms betrachtet werden.

Der Nachweis von Proliferationsherden bei den Repräsentanten einiger Insektengruppen, die sekundär oder primär an den Enden des Stomo- und Proctodaeums gelegen sind, scheinen mir bedeutend zur Versöhnung der Anschauungen auf die Genese des Mitteldarmepithels beizutragen. Denn indem aus diesen Herden das Mitteldarmepithel hervorsprosst, täuscht es vor, als ob es ektodermaler Herkunft wäre, während es sich tatsächlich nur um eine weiter fortdauernde Wucherung des unteren Blattes handelt. Da seitens Heymons und anderer Autoren bei verschiedenen Insekten ein Hervorsprossen von Mitteldarmepithellamellen aus den Enden des Stomo- und Proctodaeums beobachtet und diese, ihrer Herkunft wegen, eben als ektodermale Gebilde angesprochen wurden, so liegt es nahe anzunehmen, daß diese Lamellen aus Proliferationsherden hervorgehen, die klein und unansehnlich sein können und deswegen einfach übersehen wurden; sollte dies zutreffen, was doch wahrscheinlich ist, so müßten wir diese „ektodermalen“ Mitteldarmlamellen auch als Derivate des unteren Blattes betrachten und somit das Mitteldarmepithel der Insekten überhaupt als dem unteren Blatte entstammend ansehen.

Mit dieser Deutung der Vorgänge, die sich auf den der Insektenembryologie unmittelbar entnommenen Tatsachen stützt, hat viel Gemeinsames eine Hypothese Heider's, die die angeblich ektodermale Herkunft des Mitteldarmepithels durch ein latentes unteres Blatt (Entoderm), welches zu einer gewissen Zeit aus den Enden des Stomo- und Proctodaeums in Form von Mitteldarmlamellen hervorwuchern soll, erklären will. Obwohl diese Hypothese sich auf die weit ausgebaute Lehre von den latenten Potenzen stützt, die, wie bekannt, viel für sich hat, fehlt ihr nur vielleicht ein innigerer Kontakt mit dem Tatsächlichen der Insektenembryologie.

4. Die Entwicklung des Mitteldarmes.

In dem vorangehenden Abschnitte waren wir genötigt schon so manches über die Entwicklung des Mitteldarmes zu sagen, denn diese bleibt, wie bekannt, in einem innigen zeitlichen und topographischen Zusammenhange mit der Genese des ektodermalen Vorder- und Hinterdarmes und greift bei manchen Insekten zeitlich auch in die Differenzierung des unteren Blattes ein. In diesem Abschnitte wollen wir das vorher Gesagte nun durch neue Tatsachen ergänzen und die Genese des Mitteldarmes in einem womöglich abgeschlossenen Bilde vorführen.

Bezüglich der Genese des Mitteldarmes bei den Insekten sind heute drei Hauptansichten zu verzeichnen: 1. Der Mitteldarm ist ektodermaler Herkunft, 2. der Mitteldarm ist ein Derivat des unteren Blattes, 3. der Mitteldarm wird aus den Dotterzellen aufgebaut.

Die erste Ansicht entstand hauptsächlich, wie schon gesagt wurde, unter dem Einflusse Heymons' (1895) auf Grund seiner Studien an *Forficula* und den Orthopteren und sie wurde zuerst theoretisch fast auf sämtliche pterygote Insekten ausgedehnt. In dieser Hinsicht hat Heymons zwar auch eine Reihe von Vorgängern, die für eine ektodermale Herkunft des Mitteldarmes eintraten, nur hatten ihre Arbeiten keinen so bedeutenden Einfluß auf andere Forscher, wie eben die

Heymons'schen ausgeübt. Schon 1874 betrachtete Ganin den Mitteldarm als ein ektodermales Produkt, und zu denselben Anschauungen gelangt hernach Vitlačil (1884) auf Grund seiner Studien an Aphiden, Voeltzkow (1889), der sich mit der Entwicklung von *Melolontha* und der Musciden befaßte, wie auch Graber, der bei *Mantis*, *Stenobothrus*, *Melolontha* und *Meloë* das Mitteldarmepithel sich aus dem Ektoderm entwickeln läßt, dagegen bei anderen Insekten (*Muscidae*) es für ein Derivat des unteren Blattes betrachtet. Erst aber nach den Arbeiten Heymons' tritt eine lange Reihe von Forschern auf, die einstimmig für die ektodermale Genese des Mitteldarmes bei den Insekten eintreten; es sind dies folgende: Rabito (*Mantis*), Schwartze (*Lasio-campa*), Toyama (*Bombyx*), Lécaillon (*Chrysomelidae*), Deegener (*Hydrophilus*), Czerski (*Meloë*), Kahle (*Cecidomyidae*), Friederichs (*Donacia*). Alle diese Forscher, deren Arbeiten die Entwicklung der Orthopteren, Lepidopteren, Coleopteren und Dipteren betreffen, nehmen mit Heymons an, daß das Mitteldarmepithel sich aus einer vorderen und hinteren Epithellamelle entwickelt, die aus den Enden des Stomo- und Proctodaeums hervorstechen, folglich als ektodermale

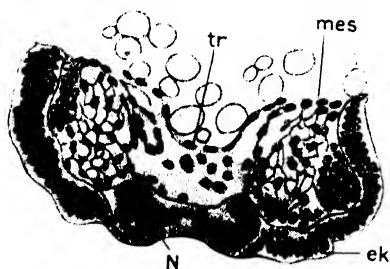


Fig. 89.

Meloë, Querschnitt durch einen mittelalten Keimstreifen. N Nervensystem; ek Ektoderm; mes Mesoderm; tr Mitteldarmepithel (nach Czerski).

Gebilde zu betrachten sind. Indem sich diese Lamellen unter dem Dotter begegnen und miteinander verwachsen, bilden sie eine Zellenplatte, die von den Seiten den Dotter umwächst und sich dorsal über ihm zu einem Rohre, dem ektodermalen Mitteldarmrohre, abschließt. Die ventrale Mitteldarmplatte, (tr) sehen wir auf Fig. 89, die uns einen Querschnitt durch einen älteren *Meloë*-Keimstreifen darstellt; diese Platte ist ähnlich wie die von den Darmenden hervorsprossenden Lamellen aus einem Plattenepithel aufgebaut, welches von unten ein-

seitig dem Dotter anliegt und sich nach den beiden Seiten über dem Mesoderm (mes) dahinzieht. Aus dieser Platte entwickelt sich nun, auf die genannte Weise, das Mitteldarmrohr.

Die zweite Ansicht von der Genese des Mitteldarmepithels aus dem unteren Blatte, haben vor allem Grassi (1884), Kowalewski (1886), Heider (1889) und Wheeler (1889) begründet, während Graber keinen einheitlichen Standpunkt in dieser Frage einnahm. Dieselbe Ansicht finden wir auch in einer Reihe von Arbeiten vertreten, die dem Heymons'schen Studium aus dem Jahre 1895 folgten, und so haben folgende Autoren diese Anschauung vertreten: Carrière und Bürger (*Chalicodoma*), Escherich (*Muscidae*), Noack (*Muscidae*), Schwangart (*Endromis*), Dickel (*Apis*), Nusbaum und Fuliński (*Phyllodromia*, *Gryllotalpa*), Hirschler (*Donacia*, *Gastroidea*, *Catocala*, *Rhopalosiphum*), Fuliński (*Agelastica*), Strindberg (*Eutermes*, *Ameisen*, *Vespa*, *Chrysomela*), Philipschenko (*Isotoma*). In diesen Arbeiten wird die Entwicklung der Repräsentanten einiger Insektengruppen, nämlich der Orthopteren, Isopteren, Coleopteren, Rhynchoten, Hymenopteren, Lepidopteren, Dipteren und Collembolen behandelt, und wenn wir diese Zusammenstellung mit der vorherigen vergleichen, in

welcher diejenigen Arbeiten aufgezählt wurden, die für eine ektodermale Herkunft des Mitteldarmes eintreten, so sehen wir, daß für eine und dieselbe Insektenart allzu oft eine sowohl ektodermale wie auch aus dem unteren Blatte ausgehende Genese des Mitteldarmepithels angenommen wurde. Wie diese Meinungsverschiedenheiten entstanden sind, trachteten wir in dem vorangehenden Abschnitte zu erklären und sie auf eine Anschauung zurückzuführen, die mir bei dem heutigen Stande der Insektenembryologie das meiste für sich zu haben scheint und den Mitteldarm der Insekten als ein Derivat des unteren Blattes betrachtet.

Im Bereiche dieser Anschauung können nun auf Grund des Tatsachenmaterials drei Möglichkeiten stattfinden: 1. Der Mitteldarm kann entweder aus zwei Anlagen, einer vorderen und einer hinteren,

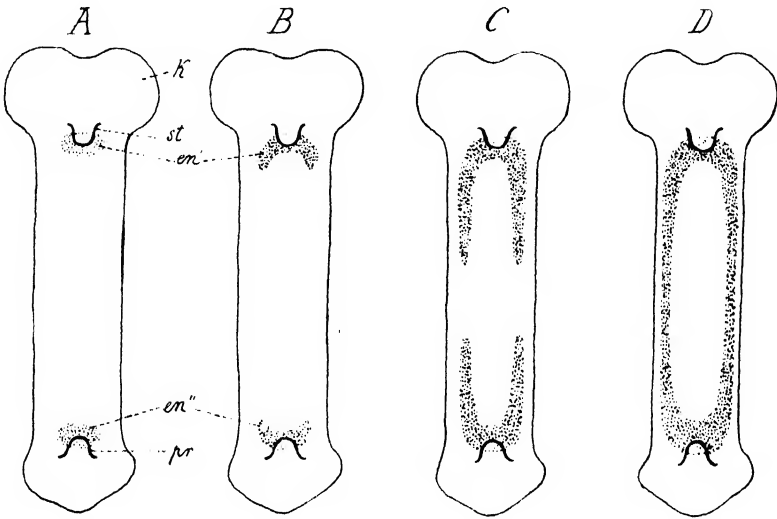


Fig. 90.

Keimstreifen steigenden Alters (A—D) schematisch dargestellt; Erläuterung des Auswachsens der Mitteldarmanlagen. *K* Kopflappen; *st* Stomodaeum; *pr* Proctodaeum; *en* vordere, *en''* hintere Mitteldarmanlage (nach Korschelt u. Heider).

oder 2. aus drei Anlagen, in welchem Falle sich den zwei genannten noch der Mittelstrang zugesellt, oder 3. aus einer Anlage hervorgehen, die schon von Anfang an fast auf der ganzen Länge des Keimstreifens in Erscheinung tritt. Diese Anlagen möchte Philiptschenko als Mischanlagen bezeichnen, weil aus ihnen nicht nur das Mitteldarmepithel, sondern auch die Muscularis des Mitteldarmes und ebenfalls die Blutzellen hervorgehen sollen, die nach diesem Autor (und auch anderen) als mesodermale Abkömmlinge zu betrachten sind; dieser Vorschlag hat, hauptsächlich wegen der Genese der Blutkörperchen, so manches für sich. Hirschler, Nusbaum und Fulinski u. a. nehmen übrigens an, daß aus der vorderen Mitteldarmanlage sich auch der Suboesophagealkörper entwickelt; da aber der Anteil dieser Anlagen am Aufbau des Mitteldarmes ihre vielleicht wichtigste Rolle zutage legt, möchten wir sie doch als Mitteldarmanlagen bezeichnen, weil diese Bezeichnung direkt auf den genannten Anteil hinweist.

Fassen wir nun den ersten Fall in betracht, wo das Mitteldarmrohr von den zwei Anlagen, der vorderen und hinteren, entwickelt wird, so ist das Verhalten dieser Mitteldarmanlagen ein folgendes (siehe die schematische Fig. 90): Auf dem Stadium A haben sie (*en*) noch die Form von ovalen Zellenhäufchen, im Stadium B verwandeln sie sich in hufeisenartige Platten, deren Zipfel gegen die Mitte des Keimstreifens gegeneinander wachsen (Stadium C) und sich paarweise von der linken und rechten Seite (Stadium D) miteinander zu Streifen vereinigen. Diese Streifen, die vorn und hinten zusammenhängen und als Mitteldarmstreifen zu bezeichnen wären, liegen dem Dotter von seiner Ventralseite unmittelbar an. Indem diese Streifen an Breite zunehmen, vereinigen sie sich median unter dem Dotter zu einer Mittel-

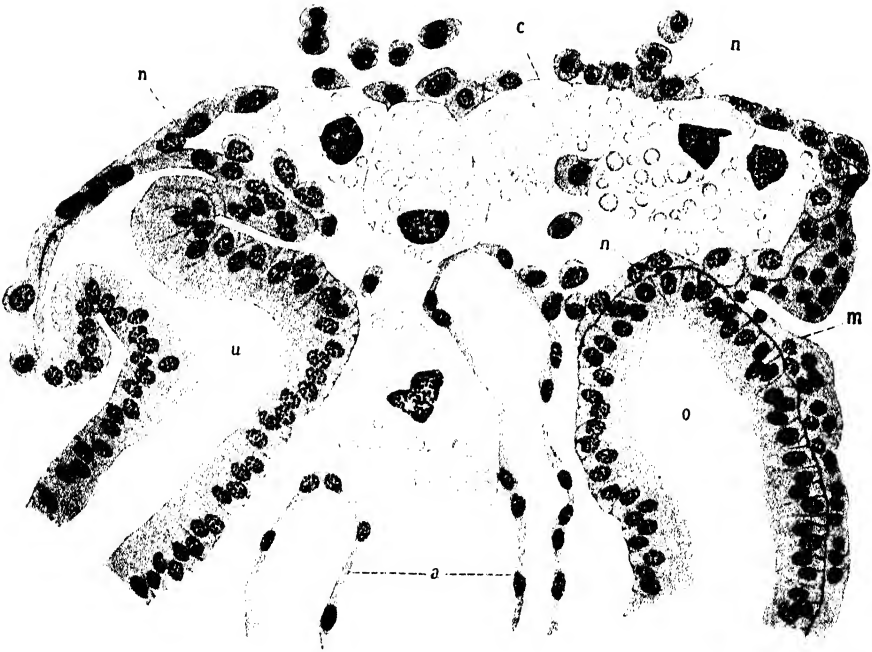


Fig. 91.

Calocala, Fragment von einem Sagittalschnitte durch einen mittelalten Keimstreifen; *u* Stomodaeum; *o* Proctodäum; *m* Mesoderm; *n* Zellen des Mittelstranges, die im Begriffe sind, das Mitteldarmepithel aufzubauen; *c* Dotterzellen; *a* Amnion (nach Hirschler).

darmplatte, die hernach den Dotter von den Seiten umwächst und sich über ihm dorsal zu dem Mitteldarmrohre abschließt. Das Aussehen der beiden auswachsenden Mitteldarmanlagen kann aber bei manchen Insekten auch ein anderes sein, indem sie nicht die Form von Hufeisen oder zweispitzigen Gabeln annehmen, sondern mit Uhrschälchen zu vergleichen sind, die meist dem Dotter nur von vorn und von hinten aufliegen. Indem die Ränder dieser Uhrschälchen gegeneinander wachsen, bedecken sie den Dotter annähernd zu gleicher Zeit von allen Seiten, so daß an Stadien, an welchen sich die Ränder der aufeinander wachsenden Mitteldarmanlagen noch nicht vereinigt haben, der Dotter zuletzt in einem Äquatorialstreifen von ihnen unbedeckt bleibt;

schließlich erreichen die Anlagen auch diese Region des Dotter, und indem ihre Ränder miteinander verwachsen, kommt es zum totalen Einschlusse des Dotters und zum Abschlusse des Mitteldarmrohres. Nusbaum und Fuliński, die in dieser Hinsicht die Literatur gesichtet haben, geben an, daß die gabelförmigen (hufeisenförmigen) Entodermanlagen bei den Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren, Rhynchoten und Dipteren angetroffen, während die uhrschälchen-, respektive röhrenförmigen, die sie als einfache bezeichnen, seitens Graber, Korotneff und jenen bei manchen Orthopteren (*Gryllotalpa*, *Oecanthus*, *Stenobothrus*, *Mantis*) beobachtet wurden. Es ist dabei zu bemerken, daß auch Heymons bei den Orthopteren röhrenförmige Mitteldarmanlagen gesehen, ihnen aber, wie bekannt, den Wert ektodermaler Gebilde zugeschrieben hat.

In denjenigen Fällen, in welchen am Aufbaue des Mitteldarmrohres nicht nur die vordere und hintere, sondern auch die mittlere Keimanlage, der Mittelstrang, beteiligt ist, ist das Verhalten der beiden ersteren ähnlich jenem, wie wir es eben kennen gelernt haben, und abhängig von der Insektengruppe können sie entweder hufeisen- oder röhrenförmig erscheinen. Deswegen wollen wir hier vor allem die Rolle des Mittelstranges in Betracht ziehen und sie an zwei Beispielen erläutern: Fig. 91 stellt uns einen Teil von einem Sagittalschnitte dar, der einen älteren Lepidopteren-Embryo (Hirschler-*Catocala*) getroffen hat; da zu dieser Zeit der Embryo seine Ventralseite der Dorsalseite des Eies zugekehrt hat, so ist zu bemerken, daß nach oben ventralwärts nach unten dorsalwärts heißt. Wir sehen hier, daß das Stomo- (*u*) und Proctodaeum (*o*) nach oben gerichtet sind und daß von dem Ende des ersteren eine Zellenplatte respektive Zellenlamelle ausgeht (*n*), die von der Ventralseite den Dotterzellenkomplex (*c*) zu bedecken beginnt und nach hinten (nach rechts) gerichtet ist. Diese Lamelle stellt uns das junge Mitteldarmepithel dar, welches aus der vorderen Mitteldarmanlage, im Anschlusse an das Stomodaealende, entstanden ist; eine ganz analog gebaute, nur etwas längere Lamelle (*n*) geht auch von dem Proctodaealende aus, bedeckt den Dotter von der Ventralseite und ist nach vorn (nach links) gerichtet. Diese Lamelle stellt uns ebenfalls das jugendliche Mitteldarmepithel dar, welches sich aus der hinteren Mitteldarmanlage im Anschlusse an das Proctodaeum gebildet hat. Zwischen diesen beiden Lamellen, deren Zellen etwas abgeplattet sind, sehen wir dem Dotter zahlreiche, meist rundliche Zellen von seiner Ventralseite anliegen, die einzeln oder inselartig vereinigt anzutreffen sind und auch in dem unter dem Dotter (über ihm) befindlichen Raume (dem Epineuralsinus) zu liegen kommen. Diese Zellen stellen uns die Elemente des Mittelstranges dar, der sich in sie aufgelöst hat; ein Teil dieser Zellen wird zu Blutzellen, die meisten von ihnen legen sich aber der Ventralseite des Dotters an und bauen hier zwischen der vorderen und hinteren Epithellamelle das Mitteldarmepithel auf, indem sie sich zu Nestern vereinigen, die miteinander in Kontakt treten, was zur Entwicklung einer Mitteldarmplatte führt. Diese Mitteldarmplatte umwächst hernach den Dotter auf eine ähnliche Weise, wie wir dies schon für andere Insekten angegeben haben, wodurch es schließlich zur Entwicklung des Mitteldarmrohres kommt.

Einen ähnlichen Anteil des Mittelstranges am Aufbaue des Mitteldarmes, wie wir ihn eben bei *Catocala* beschrieben haben, beobachteten

Nusbaum und Fuliński bei *Phyllodromia*. Fig. 92 stellt uns ein Fragment von einem Sagittalschnitte dar, welcher einen älteren *Phyllodromia*-Embryo getroffen hat; von unten bemerken wir einen dicken Zellenkomplex, welcher aus dem Ektoderm und dem in Entwicklung begriffenen Nervensystem (*n*) besteht; über denselben ist eine ziemlich breite Lakune, der Epineuralsinus, zu sehen, in welchem runde oder birnförmige Zellen gelegen sind, die sich (*en*) teilweise an den Dotter, teilweise an das Nervensystem anschmiegen (*b*). Alle diese Zellen entstammen größtenteils dem Mittelstrange, der sich teilweise

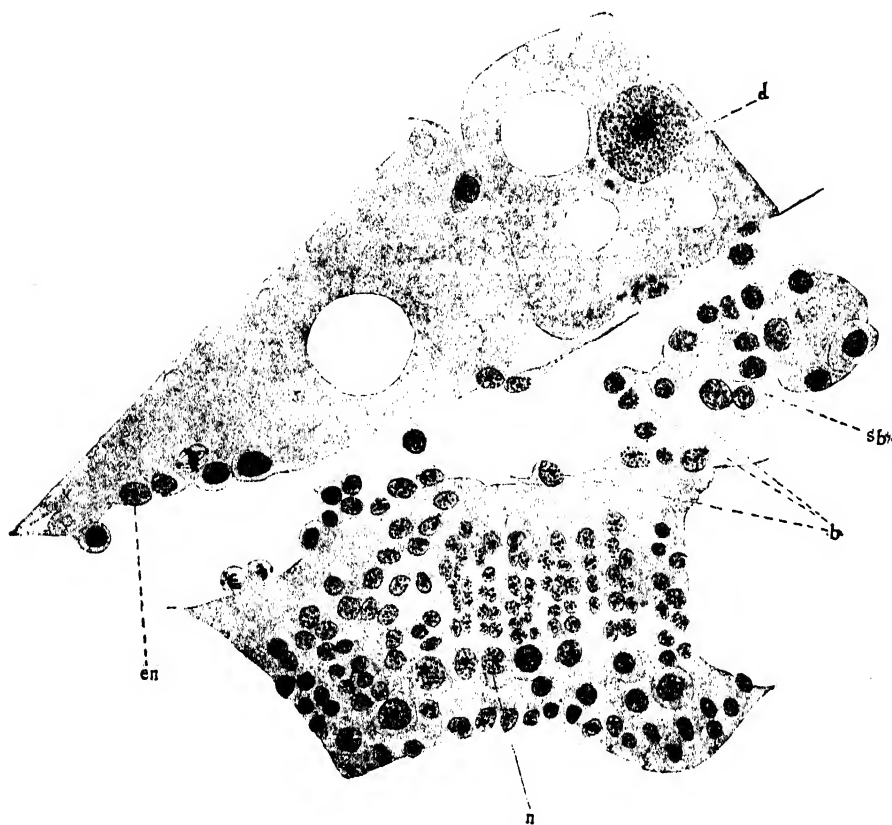


Fig. 92.

Phyllodromia. Fragment von einem Sagittalschnitte durch einen mittelalten Keimstreifen; seine mittlere Partie. *sb* Subösophagealkörper; *b* Blutzellen; *en* Zellen des Mittelstranges, das Mitteldarmepithel aufbauend; *n* Nervensystem; *d* Dotterzelle (nach Nusbaum u. Fuliński).

in seine Elemente aufgelöst hat, und nur in einer geringen Zahl der vorderen Mitteldarmanlage; diejenigen Zellen, die sich von unten an den Dotter anlegen (*en*), hier Teilungen unterliegen und inselförmige Nester bilden, tragen zum Aufbaue des Mitteldarmes bei; diese Nester nehmen nämlich an Größe zu und konfluieren zu einer Platte, die sich mit dem von vorn und von hinten gegen die Äquatorialregion des Dotters heranwachsendem Mitteldarmepithel vereinigt, wonach es in den älteren Stadien zum Abschlusse des Mitteldarmrohres kommt.

Die Angaben Hirschler's, Nusbaum's und Fuliński's stimmen gut mit den Verhältnissen überein, die Philiptschenko bei *Isotoma* (Collembola) angetroffen hat; auch hier konnte ein Anteil des Mittelstranges am Aufbau des Mitteldarmes festgestellt werden, während Hirschler einen solchen bei *Gastroidea* nachgewiesen hat.

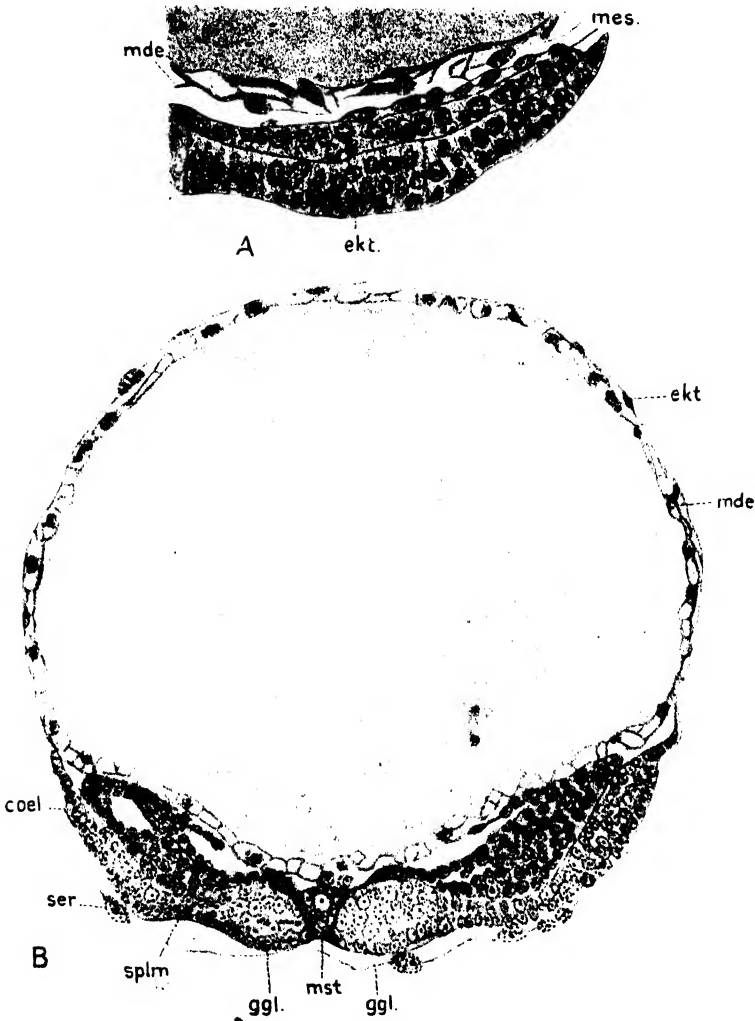


Fig. 93.

Formica. A Fragment von einem Querschnitte durch einen jüngeren Keimstreifen; B Querschnitt durch einen älteren Embryo; *ekt* Ektoderm; *mde* Mitteldarmepithel; *mes* Mesoderm; *coel* Coelom; *splm* splanchinisches Mesoderm; *ser* Serosa; *ggl* neuraler Seitenstrang; *mst* neuraler Mittelstrang (nach Strindberg).

Aus dieser Zusammenstellung geht nun hervor, daß der Anteil des Mittelstranges am Aufbau des Mitteldarmepithels eine ziemlich verbreitete Erscheinung bei den Insekten ist, die bei den Repräsentanten einiger systematischen Gruppen (Orthopteren, Coleopteren, Lepidopteren, Collembolen) bis jetzt nachgewiesen wurde.

Wir gehen nun zunächst auf die Entwicklung des Mitteldarmrohres aus einer einheitlichen Anlage über und wollen diesen Fall an Hand der Ameisenentwicklung, nach der Darstellung Strindberg's, vorführen: Nachdem sich das untere Blatt schon vollkommen bei *Formica* von dem Ektoderm abgesondert hat, finden wir hier, entlang des Keimstreifens, ein unansehnliches Plattenepithel, welches dem Dotter dicht von der Ventralseite anliegt und das darunter gelegene Mesoderm bedeckt. Dieses Epithel stellt uns die Mitteldarmanlage dar, welche an älteren Stadien an Dicke zunimmt, indem ihre Zellen vacuolisiert werden. Diesen cytologischen Charakter hat die Mitteldarmanlage

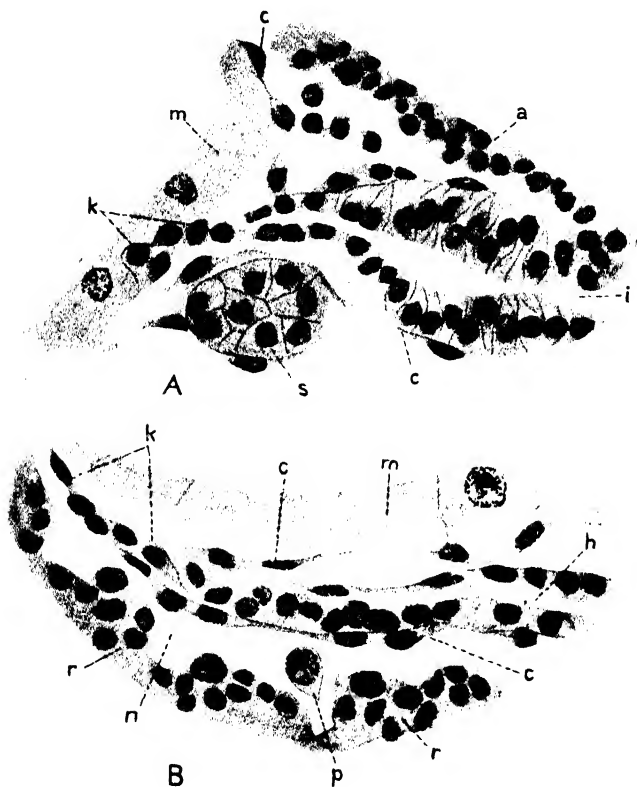


Fig. 94.

Rhopalosiphum, Fragmente von Sagittalschnitten durch Embryonen. A Proctodaeal-, B Stomodaealgegend; i Proctodaeum; a Ektoderm; c Mesoderm; m Mycetom; s Gonade; k Mitteldarmanlage; h Stomodaeum; r Nervensystem; n Epineuralsinus (nach Hirschler).

(*mde*) schon in einem Stadium angenommen, von welchem ein Querschnittsfragment auf Fig. 93 A zu sehen ist. Während der weiteren Entwicklung wächst das Epithel der Mitteldarmanlage zu beiden Seiten des Dotters empor, seine Ränder begegnen sich und verwachsen miteinander an der Dorsalseite, wodurch das Mitteldarmepithelrohr (*mde*) hergestellt und der Dotter in ihm allseits eingeschlossen wird, wie das auf dem beigelegten Querschnitte (Fig. 93 B) zu sehen ist. Die Umwachsung des Dotters findet bei *Formica* und auch bei *Camponotus* verhältnismäßig auf einem jungen Stadium statt und eilt

hier bedeutend im Seitenwachstum dem Mesoderm voran, während bei anderen Insekten diese beiden Vorgänge einen annähernd gleichen Schritt einhalten. Es handelt sich hier überhaupt um eine Entwicklungsart des Mitteldarmrohres, wie sie an Einfachheit diejenige vieler anderer Insekten bedeutend übertrifft.

Bei den meisten Insektenembryonen ist das Mitteldarmrohr ein ansehnliches Organ, welches die ektodermalen Abschnitte des Darmes, d. i. den Vorder- und Hinterdarm, an Dicke überholt und auch länger als jeder von ihnen ist; diese Dimensionen des Mitteldarmrohres sind ganz unzweideutig durch die große Dottermasse des Insekteneies verursacht, welche es in sich gänzlich (wie bei den Orthopteren und Coleopteren) oder zu einem großen Teile (Lepidopteren) einzuschließen hat. Diese Dottermasse hat nun auch zur Folge, daß der Anteil, den das untere Blatt am Aufbau des Darmes, nämlich seines mittleren Abschnittes hat, ein ganz bedeutender ist und dem Anteile, den das Ektoderm am Aufbau des Vorder- und Enddarmes hat, fast gleich kommt. In dieser Hinsicht können die

Verhältnisse eine bedeutende Ablenkung erfahren, insofern wir eine Embryogenese in betracht nehmen, die sich in einem fast dotterlosen Eie abspielt, wie wir einer solchen bei den Aphiden nachgingen (Sommer-eier). Fig. 94 B stellt uns ein Frag-

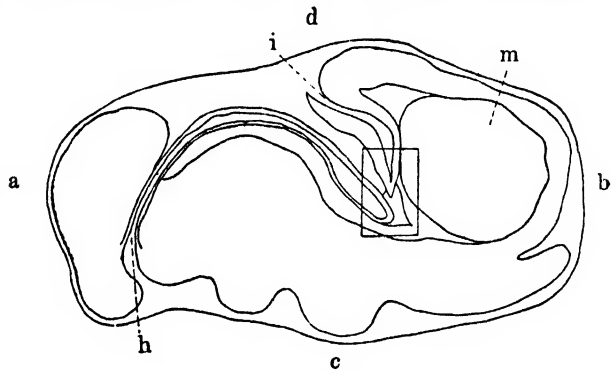


Fig. 95.

Rhopalosiphum, Sagittalschnitt durch einen älteren Embryo schematisch dargestellt; die im Rechtecke eingeschlossene Partic ist auf der nächsten Figur (Fig. 96 A) bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. *d* Dorsal-, *c* Ventralseite; *a* Vorder-, *b* Hinterende; *h* Stomodaeum; *i* Proctodaeum; *m* Mycetom (nach Hirschler).

hat; dem langen, röhrenförmigen, blindgeschlossenen Stomodaeum (*h*) liegen von oben und unten dünne Mesoderm-lamellen (*c*) an, während an seinem Ende ein Zellenkomplex zu sehen ist (*k*), der dem unteren Blatte entstammt. Ähnliche Verhältnisse finden wir auch in der Proctodaeal-egend: Fig. 93 A stellt uns ein analoges Schnittfragment dar, welches das Proctodaeum (*i*) enthält; es wird seiner Länge nach von dem Mesoderm begleitet und weist am blindgeschlossenen Ende einen kleinen Zellenkomplex (*k*) auf, der ebenfalls dem unteren Blatte entstammt und uns mit dem vorderen zusammen die beiden Mitteldarmanlagen darstellt. Während der weiteren Entwicklung begegnen sich die Enden des Stomo- und Proctodaeums (siehe schematischer Sagittalschnitt auf Fig. 95) miteinander, und dann finden wir zwischen diesen einen kleinen Zellenkomplex (*k*), der auf Fig. 96 A bei stärkerer Vergrößerung zu sehen ist; dieser Zellenkomplex ist aus der Vereinigung des vorderen und hinteren, die an den Enden des Stomo- und Proctodaeums vorangeschoben wurden, entstanden, und er ist seiner Genese und

Topographie nach dem Mitteldarme anderer Insekten gleichzustellen; es handelt sich hier also um einen äußerst kleinen, soliden, jeglichen Lumens entbehrenden Mitteldarm, dessen geringe Dimensionen auf die Dotterarmut des Sommeres der Aphiden zurückzuführen und als eine abgeleitete Erscheinung zu betrachten ist. Die Elemente des genannten Mitteldarmkomplexes werden hernach in das Epithel des Stomo- und Proctodaeums einverleibt, so daß an älteren Stadien nur die nebeneinander liegenden Enden des Stomo- (*h*) und Proctodaeums (*i*), die jetzt auch Zellen des unteren Blattes in sich beherbergen, zu sehen sind (Fig. 96 B). Nachdem beide Abschnitte miteinander mit ihren Enden verwachsen, treten ihre Lumina in Verbindung, wodurch der Darmtraktus seine Gangbarkeit gewinnt. Ähnliche Verhältnisse, wie wir sie eben bei den Aphiden kennen gelernt haben, konnte hernach Strindberg auch für die Cocciden feststellen. In beiden Fällen ist

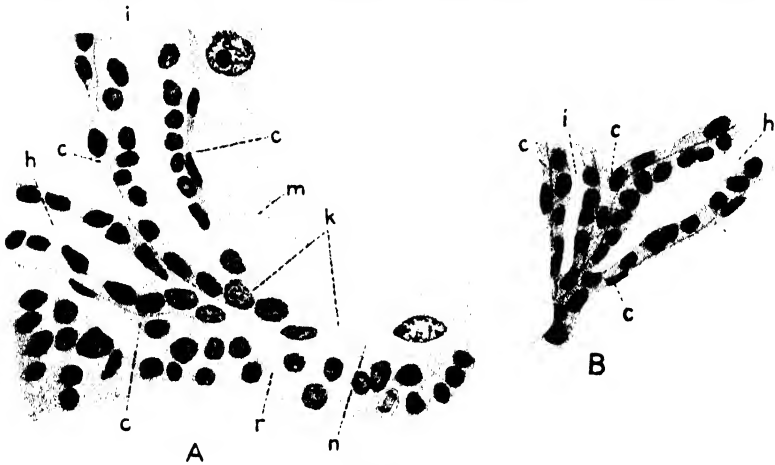


Fig. 96.

Rhopalosiphum. Fragmente von Sagittalschnitten. A die auf der vorangehenden Figur im Rechtecke eingeschlossene Partie; B dieselbe Partie aus einem älteren Embryo; *i* Proctodaeum; *h* Stomodaeum; *c* Mesoderm; *k* Mitteldarmanlage; *r* Nervensystem; *n* Epineuralsinus; *m* Mycetom (nach Hirschler).

der Anteil des unteren Blattes am Aufbaue des Darmes äußerst gering und nur ein ganz kleines Fragment der Darmröhre aus den Elementen des unteren Blattes zusammengesetzt.

Wir gehen jetzt zur dritten Anschauung über, nach welcher das Mitteldarmepithel seine Entstehung den Dotterzellen verdanken soll. Diese Anschauung teilte früher eine ansehnliche Reihe von Autoren, nämlich Dorn, Bütschli, Meyer, Bobretzki, Balfour, Ayers, Tichomirow; bezüglich der meisten Pterygoten kann man sie heute als überwunden betrachten, nur Heymons tritt für ihre Geltung ein, inwiefern es sich um die Entwicklung des Mitteldarmes bei den Apterygoten und manchen Pterygoten (Heymons und Tschuproff-*Libellulidae*) handelt. Für die meisten Pterygoten wurde dagegen der Beweis geführt, daß die Dotterzellen überhaupt keinen Anteil am Aufbaue des embryonalen Körpers haben und noch vor der Beendigung der Embryogenese in Degeneration verfallen; vorher kommt es aber bei vielen Pterygoten zu der sog. sekundären Dotterfurchung, die sich dadurch kundgibt, daß der Dotter durch eine Reihe von Furchen in

große Zellen, die gewöhnlich einen großen Dotterkern beherbergen, zerlegt wird. Diese Dotterfurchung kann einer echten, totalen Furchung nahe kommen, und dann erscheinen die Dotterzellen deutlich begrenzt und individualisiert (z. B. bei den Coleopteren, hauptsächlich aber bei den Lepidopteren); oder sie kann von einer solchen ziemlich abweichen, indem es dann nur zu einer Zerklüftung des Dotters in größere mehrkernige Komplexe kommt; schließlich kann sie bei manchen Arten auch vollkommen fehlen. Damit ist aber bei den meisten Insekten die morphogenetische Leistung der Dotterzellen erschöpft, wonach sie einer totalen Auflösung unterliegen.

Die Anschauung Heymons' von dem Anteile der Dotterzellen am Aufbaue des Mitteldarmes bei den Apterygoten fußt hauptsächlich auf seinen Untersuchungen, die er an den Embryonen und jungen Larven von *Lepisma saccharina* anstellte. Bei diesem Insekte kommt es, wie gewöhnlich, zur Entwicklung eines ektodermalen Stomo- und Proctodaeums, die an älteren Stadien mit ihren Enden von vorn und von hinten der im Embryo eingeschlossenen Dottermasse anliegen. Diese Dottermasse unterlag schon vorher einer sekundären Furchung und besteht aus mit Dotterkugeln beladenen, einkernigen Dotterzellen. Als eine Eigentümlichkeit dieser Dotterzellen ist, nach Heymons, hervorzuheben, daß ihre Kerne, im Vergleiche mit den Dotterzellen der Pterygoten, auffallend klein sind, die Kerne anderer Organzellen an Größe nicht übertreffen und auch keine amitotischen Teilungen durchmachen. Diese ganze aus den genannten Dotterzellen bestehende Dottermasse ist bei den älteren Embryonen in einem dünnwandigen Sacke eingeschlossen, der von vorn mit dem Stomodaeal-, von hinten mit dem Proctodaealende zusammenhängt und aus der mesodermalen Muscularis des Mitteldarmes aufgebaut ist, die von Innen eines eigentlichen Mitteldarmepithels noch vollkommen entbehrt. Zu dieser Zeit weichen die in dem genannten Sacke eingeschlossenen Dotterzellen auseinander und legen sich von Innen der Muscularis reihenartig an, ein einschichtiges, aus Dotterzellen bestehendes, provisorisches Mitteldarmepithel bildend; indem die Dotterkerne an die Basis der Dotterzellen heranwandern und größere Protoplasmahöfe um sich ansammeln, unterliegen sie einer regen mitotischen Teilung, die zur Entwicklung von aus kleinen Zellen bestehenden Inseln führt. Aus diesen Zelleninseln, deren Bestandteile sich weiter teilen, entsteht, nach Heymons, das definitive Mitteldarmepithel bei *Lepisma*, während die übrig gebliebenen, kernlosen Dottermassen aufgebraucht werden. Da die Zellen, die die genannten Inseln aufbauen, ihre Entstehung den primären großen Dotterzellen verdanken, so schließt daraus Heymons, daß das Mitteldarmepithel bei *Lepisma* rein als ein Produkt dieser letzteren zu betrachten ist. Ob die Dotterzellen, die das Mitteldarmepithel bei *Lepisma* aufbauen, von denjenigen abstammen, die im Dotter während der Furchung zurückgeblieben oder von denen, die erst in denselben von dem Oberflächenepithel aus eingewandert sind, wird wohl kaum, mit der genügenden Sicherheit zu entscheiden sein, angesichts dessen, daß sie sich voneinander nicht unterscheiden lassen. In Übereinstimmung mit Heymons nimmt Claypole an, daß bei *Anurida* der Mitteldarm auch aus den Dotterzellen und zwar aus denjenigen, die im Dotter zurückgeblieben sind, aufgebaut wird. Während aber bei *Campodea*, bei welcher (nach Uzel) keine Zellen während der Furchung im Dotter zurückgeblieben sind, der Mitteldarm nur aus

denjenigen aufgebaut sein könnte, die von dem Oberflächenepithel in den Dotter eindringen, so muß hervorgehoben werden, daß Philpitschenko auf grund seiner Untersuchungen an *Isotoma* überhaupt gegen die Genese des Mitteldarmepithels der Apterygoten aus den Dotterzellen eintritt und sich dieses Organ bei *Isotoma* aus dem unteren Blatte (vordere, mittlere und hintere Mitteldarmanlage) entwickeln läßt. Die im Dotter gelegenen Zellenanhäufungen, aus denen, nach Claypole, der Mitteldarm von *Anurida* hervorgehen soll, betrachtet Philpitschenko als die Genitalanlage und hält somit die Deutung, die die Autorin diesem Zellenkomplex gegeben hat, für un-

richtig. Ob die Anschauungen von der Genese des Mitteldarmepithels bei den Apterygoten, einerseits aus den Dotterzellen und andererseits aus dem unteren Blatte, nicht gewissermaßen miteinander zu versöhnen sind, wollen wir an einer anderen Stelle untersuchen. Einstweilen möchten wir nur noch bemerken, daß das untere Blatt bei *Anurida* (nach Claypole) nicht durch eine Delamination des Oberflächenepithels, wie bei *Isotoma* (nach Philpitschenko), sondern durch ein Heranwandern von Zellen aus dem Dotter unter das Oberflächenepithel entstehen soll.

Es ist nun gewissermaßen interessant, wenn man hört, daß der Anteil der Dotterzellen am Aufbau des Mitteldarms, wie ihn Heymons bei *Lepisma* beschrieben hat, ausnahmsweise ein solcher auch bei manchen Pterygoten sein kann. Derartige Verhältnisse wurden nämlich bei manchen Libellulidenarten beschrieben (Tschuproff). Bei diesen Insekten sollen während der Furchung Kerne im Dotter zurückbleiben, aus denen durch den Akt der sekundären Dotterfurchung schließlich zweierlei Dotterzellen hervorgehen: die einen sind groß, dotterreich und mit großen Kernen versehen, die anderen dagegen klein, kleinkernig und dotterlos. Die Entwicklung des ektodermalen Stomo- und Proctodaeums kommt hier während der weiteren Entwicklung wie gewöhnlich zustande, und ihre Enden hängen bei älteren

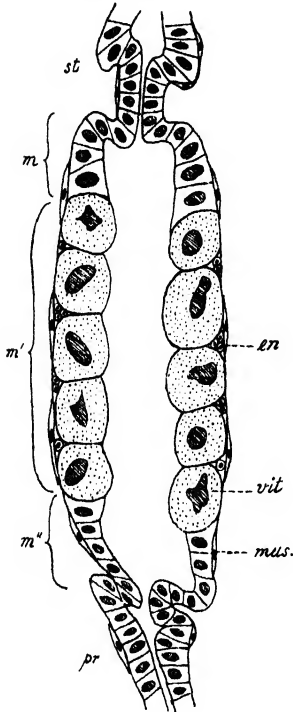


Fig. 97.

Epithecica, Sagittalschnitt durch den Darmtraktus einer jungen Larve. *en* kleine Entodermzelle; *m*, *m'*, *m'''* Abschnitte des Mitteldarmes; *mus* Muscularis; *vit* Dotterzellen; *st* Stomodaeum; *pr* Proctodaeum (nach Tschuproff).

Embryonen mit einem Muscularissacke des Mitteldarmes, ähnlich wie bei *Lepisma*, zusammen. Wenn wir eine junge Libellulidenlarve an einem Längsschnitte, der den Darmtraktus getroffen hat, betrachten (Fig. 97), so bemerken wir zwischen dem Stomo- (*st*) und Proctodaeum (*pr*) den breiteren, länglichen Mitteldarmsack; dieser besteht von außen aus einer mesodermalen, dünnwandigen Muscularis (*mus*), die von Innen von dreierlei Zellen ausgekleidet ist: Von vorn (*m*) und von hinten (*m'''*) begegnen wir einem typischen Epithel, welches im Aussehen demjenigen des Stomo- und Proctodaeums gleich ist und von

diesem herstammen soll, in der mittleren Partie (*m'*) liegen die großen Dotterzellen (*vit*) ebenfalls epithelartig angeordnet, während basal zwischen den letzteren die kleinen zu Inseln vereinigten Dotterzellen (*en*) zu sehen sind. Diese kleinen Dotterzellen sollen hernach den mittleren Teil des Mitteldarmepithels aufbauen, während sein vorderer und hinterer Abschnitt stomodaealer und proctodaealer, also, nach Heymons und Tschuproff, ektodermaler Herkunft sein soll. Heymons betrachtet diesen Fall deswegen als wertvoll, weil er, seiner Ansicht nach, ein Zwischenglied zwischen den Apterygoten und anderen Pterygoten ausmacht. Während der Mitteldarm bei den Apterygoten (nach Heymons) nur aus den Dotterzellen und bei den meisten Pterygoten nur aus Ektodermzellen aufgebaut sein soll, sind bei den Libelluliden beiderlei Elemente an seinem Aufbaue betätigt. Auf Grund dieser Angaben kommt nun Heymons zum Schlusse, daß während der phyletischen Entwicklung der Insekten die Dotterzellen aus dem Aufbaue des Mitteldarmepithels allmählich und zuletzt vollkommen ausgeschlossen wurden, während ihre Rolle das Ektoderm übernommen hat.

Obwohl diese Theorie sich mit den Tatsachen, die einer großen Reihe neuerer Arbeiten zu entnehmen sind, nicht gut vereinigen läßt, indem immer mehr die Anschauung von der Genese des Mitteldarmepithels aus dem unteren Blatte an Geltung gewinnt, so sind dennoch in den Arbeiten Heymons' und Tschuproff's manche Tatsachen enthalten, die in morphogenetischer Hinsicht Beachtung verdienen: Ich meine hier das Verhalten der großen, dotterreichen Dotterzellen, die bei *Lepisma* und den Libelluliden sich aneinander legen und einen epithelartigen Verband eingehen, woraus ein im inneren der Muscularis gelegener Sack respektive Schlauch entsteht, dem die Bezeichnung eines provisorischen Mitteldarmepithels wohl kaum abzusprechen ist. Es ist nun im Zusammenhange damit darauf hinzuweisen, daß ein solches Verhalten die Dotterzellen auch bei denjenigen Pterygoten manchmal zeigen, bei welchen (Orthopteren, Hymenopteren), wie wir dies heute wissen, das Mitteldarmepithel ausschließlich aus den Zellen des unteren Blattes aufgebaut wird. Solche Verhältnisse konnte Heymons bei *Gryllus* feststellen, dessen Larven zur Zeit des Auschlüpfens nur einen vorderen und hinteren, aus den Zellen des definitiven Mitteldarmepithels aufgebauten Polster haben, während in der ganzen Mittelpartie die Darmmuscularis, ähnlich wie bei den Libelluliden, von Innen, von den Dotterzellen bedeckt ist, die eine deutlich epitheliale Anordnung zeigen. Ein ähnliches Verhalten der Dotterzellen konnte auch Carrière und Bürger bei *Chalicodoma* und Strindberg bei *Vespa* beobachten. Fig. 98 stellt uns, nach Strindberg, einen Querschnitt durch einen älteren *Vespa*-Embryo dar; das Mitteldarmepithel (*mde*), welches dem unteren Blatte entstammt und hier den Dotter von der Dorsalseite umwächst, ist von der Ventralseite noch nicht zu einem Rohre abgeschlossen; diesem Epithel liegt von innen eine dunkle Plasmaschicht an, welcher Dotterkerne meistens in einer Schicht eingelagert sind. Diese Plasmaschicht bildet ein auch von der Ventralseite geschlossenes Rohr, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie, obwohl keine Zellengrenzen zu sehen sind, dem Dotterepithel von *Lepisma*, *Gryllus* und der Libelluliden gleichzustellen ist, also auch eine provisorische Innenwand des Mitteldarmes ausmacht. Diese Tatsachen, die wir erst später theoretisch verwerten

wollen, weisen daraufhin, daß die trägen, dotterbeladenen Dotterzellen, die der Regel nach keinen Anteil am Aufbaue des Insektenkörpers haben, doch in manchen Fällen gewisse morphogenetische Tendenzen äußern und provisorische Mitteldarmwände aufbauen, die einen epithelialen oder abgeleiteten, syncytialen Charakter haben können.

Nachdem das definitive Mitteldarmrohr schon ausgebildet ist, ist das Procto- und Stomodaeum noch gewöhnlich blind geschlossen, so daß die Lumina dieser drei Darm-Abschnitte noch nicht einstweilen ineinander übergehen. Die Gangbarkeit des Darmtrakts wird allmählich durch gewisse Vorgänge vorbereitet, die schon bei jüngeren Embryonen zu beobachten sind und die Enden des Stomo- und Proctodaeums treffen. Man bemerkt gewöhnlich, daß das Stomodaealende keulenartig aufgetrieben wird, wodurch seine Wand einer Verdünnung unterliegt; indem diese Keule hernach in oral-aboraler Richtung abgeplattet wird, nimmt es ein pilzhutförmiges Aussehen an, wobei die Ränder dieses Pilzhutes oralwärts eingekrümmt werden (Fig. 99); bei solchen

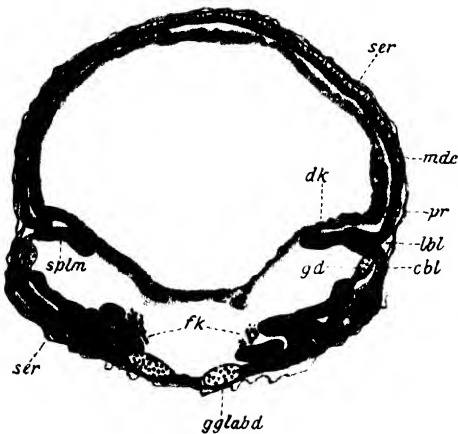


Fig. 98.

Vespa, Querschnitt durch einen älteren Embryo. *ser* Serosa; *mde* Mitteldarmepithel; *dk* Dotterzellenschicht; *lbl* laterale Blutlakune; *cbl* Cardioblasten; *gd* Gonade; *spln* splanchnisches Mesoderm; *gglabd* Ganglienanlage (nach Strindberg).

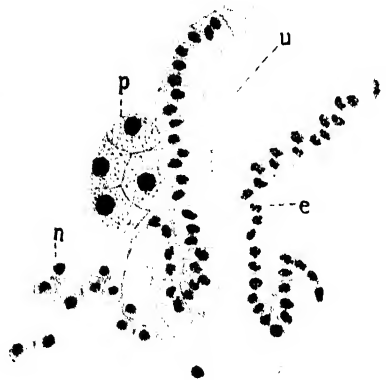


Fig. 99.

Euryonia, Fragment von einem Sagittalschnitte. *u* Stomodaeum; *e* Ektoderm; *p* Subösophagealkörper; *n* Zellen, die das Mitteldarmepithel aufbauen (nach Hirschler).

Stomodaeen ist also ihr Lumen nach hinten durch eine dünne Lamelle, die sog. vordere Grenzlamelle begrenzt; an die Ränder dieses Pilzhutes grenzt nun eben das Mitteldarmepithel (*en*) an (Fig. 100 A); indem die Grenzlamelle hernach springt und involviert wird, tritt das Lumen des Stomodaeums (*st*) mit demjenigen des Mitteldarmes in Verbindung. Die Vereinigung des stomodaealen Epithels (*ek*) mit dem Mitteldarmepithel (*en*) kommt auf diese Weise zustande, daß sich (Fig. 100 B) die proximale Wand des primär doppelwändigen Pilzhutrandes mit dem letzteren (*en*) vereinigt und innig verwächst. Die Vereinigung des Hinterdarmlumens mit dem Mitteldarmlumen vollzieht sich dagegen auf eine einfachere Weise: Ähnlich wie am Stomodaealende verdünnt sich die Wand auch am Proctodaealende, wodurch eine dünne Lamelle, die sog. hintere Grenzlamelle entsteht. Zur Zeit (Fig. 100 C), wo das Mitteldarmepithel (*en*) schon entwickelt ist, liegt das Procto-

daeum (*pr*) mit seiner Grenzlamelle diesem an; hernach verschwindet die letztere und wird wahrscheinlich entweder zwischen die Epithelzellen des Hinterdarmes eingezogen oder resorbiert; darauf treten die Zellen des Mitteldarmepithels vor dem Proctodaeallumen auseinander und gewinnen einen epithelialen Anschluß an das Epithel des Hinterdarmes, wodurch die Lumina beider Darmabschnitte in Verbindung treten. Auf diese Weise wird der Darmtraktus seiner ganzen Länge nach gangbar.

Um die Entwicklung des Darmtraktus noch zu ergänzen, sei auf die Genese der malpighischen Gefäße hingewiesen: diese Organe sind

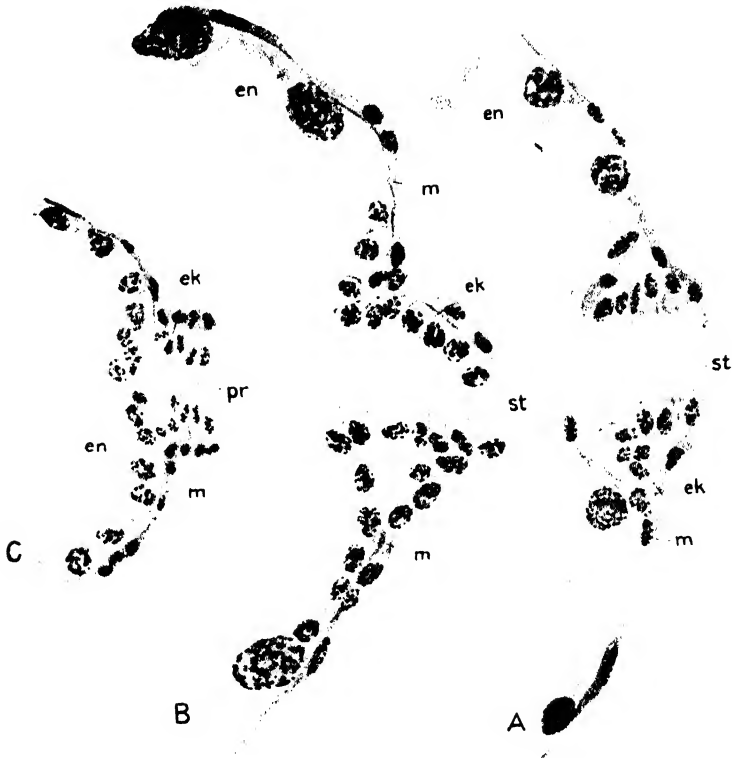


Fig. 100.

Donacia, Fragmente von Sagittalschnitten. A u. B Übergang des Vorder- in den Mitteldarm; C Übergang des Hinter- in den Mitteldarm; B älter als A; *st* Stomodaeum; *en* Mitteldarmepithel; *m* Mesoderm; *pr* Proctodaeum (nach Hirschler).

ektodermaler Herkunft und entwickeln sich aus dem Ende des Proctodaeums; sie werden entweder als solide Stränge angelegt, die erst hernach ein Lumen gewinnen, oder sie erscheinen schon vom Anfang an als Ausstülpungen des Hinterdarmepithels, die ein enges Lumen begrenzen. Sie treten bekannterweise in paariger Zahl auf, und es können ihrer 6, 4, 2 oder gar keine, wie bei den Collembolen, angelegt werden. Bei *Lepisma*, *Forficula* und den Blattiden werden zu jeder Seite des Proctodaealendes zwei malpighische Gefäße (Heymons) angelegt, bei den Coleopteren drei, bei *Vespa* hat Strindberg nur eins zu jeder Seite beobachtet. Bei *Isotoma* ist, nach Philpitschenko,

das Proctodaeum nur an derjenigen Stelle erweitert, aus welcher bei anderen Insekten die malpighischen Gefäße hervorgehen.

5. Die Beziehung der Eifurchung und der Entwicklung des unteren Blattes zur Keimblättertheorie.

In diesem Abschnitte wollen wir die Eifurchung und die Entwicklung des unteren Blattes, mit welcher auch die Ausbildung der Embryonalhüllen zeitlich zusammenhängt, in eine nähere Beziehung zur Keimblättertheorie bringen. Obwohl über den Wert dieser Theorie heute ziemlich verschieden gedacht und geschrieben wird, halten wir es dennoch für angezeigt, den genannten Weg zu gehen; denn in ihr liegt uns noch heute die umfassendste Synthese vor, die der vergleichenden Morphologie entsprungen, durch welche es möglich ist, die Embryogenese verschiedener Tiergruppen miteinander zu vergleichen und sie auf einfache Baupläne zurückzuführen. So lange diese Theorie durch eine neuere, bessere und ihr in ihrer Allgemeinheit ebenbürtige Synthese nicht ersetzt ist, würde man, wie uns scheint, fehlgehen, wenn man der Ansicht wäre, man könne die genannte Beziehung, wenn es sich um die Embryogenese einer Tiergruppe handelt, beiseite lassen; so ein Vorgehen würde einem Verzichten auf den Vergleich der Embryogenesen einzelner Tiergruppen miteinander gleichkommen und würde die Morphologie derjenigen Züge berauben, die ihr vor allem den Charakter einer ihrer Ziele bewußten und methodisch bewährten Wissenschaft aufprägen. Vergleichen heißt aber Homologien und Analogien nachzuweisen und zum Vergleiche diejenigen Tiergruppen heranzuziehen, die mit der zu vergleichenden Tiergruppe womöglich innig phyletisch zusammenhängen; denn wird in dieser Hinsicht zu weit gegriffen, so wird der Vergleich unsicher und man läuft die Gefahr, Irrwege zu betreten. Daraus ergibt sich eine gewisse Begrenzung unserer Aufgabe, und man könnte nur noch fragen, welche Tiergruppen zum Vergleiche heranzuziehen sind.

Bezüglich der phyletischen Abstammung der Insekten liegen uns heute vor allem zwei Anschauungen vor: die eine, die der vergleichenden Morphologie entsprungen ist, nimmt an, ihre phyletische Genese sei von den annelidenähnlichen Tieren über die onychophoren- und myriopodenähnlichen gegangen, während die zweite, die ein Werk der „äußeren“ Morphologie oder der Systematik ist, die Insekten sich aus den Trilobiten entwickeln läßt. Da bei der Aufstellung solcher Anschauungen die vergleichende Morphologie nicht nur die äußere Körpergestalt, sondern vor allem die innere Organisation und ihre Genese in Betracht zieht, die als im allgemeinen konstanter ein sichereres Material zu phyletischen Betrachtungen abgeben, werden wir zum Vergleiche diejenigen Tiergruppen heranziehen, auf welche die vergleichende Morphologie als auf die Insektenvorfahren hinweist, und daneben auch die Entwicklung anderer Arthropodengruppen (Arachniden, Crustaceen) berücksichtigen, inwiefern diese zur Klärung der bei den Insekten herrschenden Verhältnisse geeignet ist.

Bezüglich der morphologischen Deutung derjenigen Vorgänge, die wir bei den Insekten als Furchung und Entwicklung des unteren Blattes kennen lernten, wie auch ihrer Zurückführung auf ein einfaches Keimblätterschema, gingen die einzelnen Autoren sehr verschiedene Wege und gelangten oft zu widersprechenden Schlüssen; dies hat wohl

seine Ursache darin, daß die Insektenembryogenese durch den centrolecitalen Bau und den Dotterreichtum des Eies von den einfacheren Entwicklungsarten anderer Tiere ziemlich stark abweicht, weswegen eine allgemein befriedigende Zurückführung dieser Vorgänge auf das genannte Schema fast unmöglich ist und man dies überhaupt, wie sonst oft in der vergleichenden Morphologie, nur mit einem gewissen Grade von Wahrscheinlichkeit und Richtigkeit erreichen kann. Ohne hier auf geringere Nuancen in den Deutungen, die die genannten Vorgänge betreffen, einzugehen, wären in dieser Frage vor allem folgende drei Anschauungen in Betracht zu ziehen: Nach der einen von ihnen sind die Vorgänge, die zur Differenzierung des Oberflächenepithels und des zentralen Dottersyncytiums (Dotterzellen) führen, reine Furchungsvorgänge, die mit einer Gastrulation und Entwicklung von Keimblättern nichts Gemeinsames haben, während als Gastrulation und Entwicklung von Keimblättern nur die Genese des unteren Blattes zu betrachten ist. Dieser Deutung folgt naturgemäß auch die Nomenklatur; da die Dotterzellen (Dottersyncytium) überhaupt keinem Keimblatte angehören und nur eine Neubildung darstellen, die den Insektenvorfahren, den Anneliden, fehlt und sich erst unter dem Einflusse des Dotterreichtums des Onychophoren- und Arthropoden-, also auch des Insekteneies entwickelt hat, so besteht der eigentliche Embryo nur aus dem Oberflächenepithel, welches eine geschlossene Blase bildet, weswegen er selbst als eine Blastula und seine Wand als ein Blastoderm zu bezeichnen ist. Da als Gastrulation nur die Entwicklung des unteren Blattes zu deuten ist, die sich erst am Keimstreifen abspielt und ihn aus einem einschichtigen in einen zweischichtigen verwandelt, ist die äußere Schicht des Keimstreifens als Ektoderm, die innere dagegen als Entoderm respektive Entomesoderm (gemeinsame Anlage des Ento- und Mesoderms) zu bezeichnen. Nach dieser Auffassung besteht der Insektenkörper aus drei Keimblättern: dem Ecto-, Ento- und Mesoderm. Der Begründer dieser Anschauung ist Kowalewski; derselben Auffassung begegnen wir bei Grassi, Heider, Wheeler, in der neueren Literatur bei Nusbaum und Fulinski, Strindberg und Philpitschenko.

Die zweite Anschauung vertritt den Standpunkt, daß die Vorgänge, die zur Differenzierung des Oberflächenepithels und der Dotterzellen führen, eben als Gastrulation aufzufassen sind, die in zwei Phasen verläuft, von denen uns die erste in der intravitellinen, die zweite in der circumpolaren Sonderung (Heymons), d. h. in dem Auswandern von Zellen aus dem Oberflächenepithel in den Dotter gegeben ist. Nach dieser Auffassung kommt also dem Oberflächenepithel der Wert eines Ektoderms, den Dotterzellen der eines Entoderms zu, woraus folgt, daß den Insekten ein Blastulastadium und somit auch ein Blastoderm fehlt. Die Entwicklung des unteren Blattes ist nach dieser Anschauung nur eine Mesodermbildung (somatoblastische Sonderung Heymons'), die mit einem Gastrulationsvorgange nichts Gemeinsames hat. Da das Entoderm nur durch die Dotterzellen repräsentiert ist, die bei den meisten Insekten (Pterygoten) degenerieren und keinen Anteil am Aufbau des Körpers haben, ist dieser bei den pterygoten Insekten nur aus zwei Keimblättern, nämlich dem Ecto- und dem Mesoderm, aufgebaut. Eine Reihe älterer Forscher, deren Namen wir im vorangehenden Abschnitte angegeben haben, deuteten die Dotterzellen als Entoderm, indem sie den Mitteldarm aus ihnen

aufgebaut wissen wollten und derselben Deutung begegnen wir auch in der Cölomtheorie der Gebrüder Hertwig. Heymons hat diese Annahme, obwohl aus etwas anderen Gründen, übernommen und der ganzen Anschauung, die wir als die zweite anführten, ihre endgültige Fassung gegeben. Dieser Anschauung schlossen sich alle diejenigen Forscher an, die das Mitteldarmepithel der Insekten als ein ektodermales Derivat ansehen.

Die dritte Anschauung nimmt an, daß die Gastrulation der Insekten auch in zwei Phasen verläuft; die erste Phase könnte als centrifugale bezeichnet werden und sie entspricht begrifflich vollkommen der ersten Gastrulationsphase der zweiten Anschauung, also der intravitellinen Sonderung Heymons'; die zweite Gastrulationsphase, die als die centripetale zu bezeichnen wäre, umfaßt dagegen nach dieser Anschauung die circumpolare und die somatoblastische Sonderung der zweiten Anschauung, also das Einwandern von Zellen aus dem Oberflächenepithel in den Dotter und die Entwicklung des unteren Blattes. Nach dieser Auffassung kommt also den Insekten auch kein Blastulastadium und kein Blastoderm zu, sondern das Oberflächenepithel hat den Wert eines Ektoderms, welches sich in ein Hüllenektoderm, die Anlage der Embryonalhüllen, und ein Keimektoderm, den Keimstreifen, sondert. Aus dem Keimstreifen entwickelt sich nun das untere Blatt, welches am Aufbaue des Embryos beteiligt ist und deswegen als definitives oder als Keimektoderm zu bezeichnen ist, während die Dotterzellen, sei es, daß sie durch die centrifugale oder centripetale Sonderung entstanden sind, keinen Anteil am Aufbaue des Embryos haben und degenerieren, weswegen ihnen die Bezeichnung eines provisorischen oder Dotterektoderms zukommen kann. Die dritte Anschauung unterscheidet sich von der zweiten und stimmt mit der ersten überein darin, daß sie den Insektenkörper allgemein als aus drei Keimblättern, dem Ekto-, Ento- und Mesoderm, bestehend betrachtet. Dieser als dritter angeführten Anschauung begegnen wir in den Arbeiten Noack's, Dickel's und Schwangart's; Hirschler trachtete sie in seiner Aphiden-Arbeit eingehender zu begründen und auszubauen.

Wenn wir nunmehr aus diesen drei Anschauungen das herausgreifen, was vor allem einer Deutung und Klärung bedarf, so handelt es sich hier hauptsächlich um zwei Fragen: Welches ist der morphologische Wert der Dotterzellen und welches ist jener des unteren Blattes. Von der Antwort, die wir auf diese Fragen geben werden, hängt es ab, ob wir die Insektenentwicklung auf diese oder jene Weise zu der Keimblättertheorie in Beziehung bringen; denn jede von diesen Fragen ist in der genannten Hinsicht eine Kernfrage, deren Beantwortung viele Folgen nach sich zieht und zu einer der drei genannten konsequent ausgebauten Anschauungen führt.

Wir wenden uns nun zuerst der Frage nach dem morphologischen Werte der Dotterzellen zu. Bei den Insekten können sie bekanntermaßen auf zweierlei Weise entstehen, indem sie entweder im Dotter zurückbleiben, während ein anderer Teil der Furchungszellen in centrifugaler Richtung wandert und an der Eioberfläche das Oberflächenepithel aufbaut (centrifugale Sonderung), oder indem sie sich aus dem Verbande des Oberflächenepithels losmachen und in centripetaler Richtung in den Dotter einwandern (centripetale Sonderung). Da nun die Dotterzellen eine zweierlei Genese haben, und diese hat bei

der Bestimmung des morphologischen Wertes einer Zellenart das erste Wort (vor anderen Homologisierungskriterien) zu sprechen, nehmen wir zuerst diejenigen Dotterzellen in Betracht, die auf dem Wege der centrifugalen Sonderung entstehen. Diese Dotterzellen sind nämlich vor allem diejenigen, um deren morphologischen Wert gestritten wird.

Aus den drei Anschauungen, die wir vorher anführten, ergibt sich, daß diese Dotterzellen entweder als Elemente betrachtet werden, die mit den Keimblättern nichts Gemeinsames haben, oder daß ihnen der Wert eines Entoderms zugeschrieben wird. Welche sind nun die Denkweisen und Argumente derjenigen Forscher, die die erste Anschauung vertreten? In dieser Frage wird folgendermaßen vorgegangen: Man nimmt an, daß die Dotterzellen einfach Furchungszellen sind, die die Aufgabe haben, als Vitellophagen (Nusbaum) den Dotter zu verarbeiten. Mit dem Zuwachse des Dotters im Insektenei trat im Bereiche der Furchungskerne eine Arbeitsteilung ein, die dahin ging, daß ein Teil von ihnen die Dotterverarbeitung, der zweite dagegen die Durchführung der weiteren morphogenetischen Vorgänge übernahm. Da die Differenzierung der Dotterzellen der Entwicklung des unteren Blattes, welche einzig als Keimblätterbildung zu betrachten ist, vorangeht, können die Dotterzellen, weil sie eben gegenüber den Keimblättern ontogenetisch älter sind, keinem Keimblatte angehören, sondern nur als mit einer speziellen Funktion vertraute Furchungszellen gedeutet werden. Gegen die Zugehörigkeit der Dotterzellen zu einem Keimblatte und speziell zum Entoderm (was andere Autoren annehmen), werden nun noch folgende zwei Argumente ins Feld geführt: Die Dotterzellen können deswegen keinem Keimblatte angehören und speziell als Entoderm betrachtet werden, weil sie am Aufbaue des Insektenkörpers unbeteiligt sind und nach Verarbeitung des Dotters in Degeneration verfallen; zweitens können die Dotterzellen auch deswegen nicht das Entoderm darstellen, weil bei manchen Insekten sämtliche Furchungskerne (Zellen) am Aufbaue des Oberflächenepithels teilnehmen und Dotterzellen auf dem Wege der centrifugalen Sonderung überhaupt nicht gebildet werden. Würde man nun annehmen, daß die Dotterzellen tatsächlich das Entoderm ausmachen, so würde man folgern müssen, daß den einen Insektenarten ein Entoderm zukommt, den anderen dagegen fehlt, was natürlich nicht überzeugend wäre.

Wie steht es nun mit denjenigen Argumenten, die die entodermale Natur der Dotterzellen wahrscheinlich machen sollen. Die Anhänger dieser Anschauung weisen darauf hin, daß im ganzen Tierreiche, wo wir nur einer totalen und inäqualen Furchung begegnen, die größeren Furchungszellen, die gewöhnlich als Macromeren bezeichnet werden, entweder ausschließlich oder jedenfalls vornehmlich den Dotter beherbergen und aus diesem Grunde als Dotterzellen zu bezeichnen wären. Diese Macromeren kommen den Insektenvorfahren, den Anneliden, zu, inwiefern nur ihre Eier dotterreicher sind, was eine deutlich inäquale Furchung zur Folge hat: sie bilden einen Zellenkomplex, der an der vegetativen Seite des Eies gelegen ist, stellen uns ganz unzweideutig die Anlage des Entoderms dar, bevor es noch zu ihrer Umwachsung seitens der Micromeren (der kleineren, dotterlosen oder dotterarmen Furchungszellen) und zur Entwicklung einer Gastrula gekommen ist, und zeichnen sich durch eine gewisse Teilungsträgheit im Vergleiche mit den Micromeren aus, was offenbar durch ihren Dotterreichtum verursacht ist. Diese Teilungsträgheit ist überhaupt im Tier-

reiche ein Charakteristikum der dotterreichen Blastomeren, weswegen sie im allgemeinen zum Unternehmen morphogenetischer Vorgänge, die einer gewissen Kleinheit, Rührigkeit und Plastizität der Zellen bedürfen, als weniger geeignet erscheinen. Allerdings ist das Verhalten der Anneliden-Macromeren von demjenigen der Dotterzellen bei den Insekten insofern verschieden, als sie nicht wie die letzteren in Degeneration verfallen, sondern einen großen Anteil am Aufbaue des Darmtrakts haben.

Halten wir nun Umschau in der Arthropodenembryologie, so können wir uns davon überzeugen, daß die totale Furchung keiner systematischen Gruppe abkommt und aus der Entwicklung mancher Myriopoden, Insekten, Crustaceen und Arachniden bekannt ist. Wenn wir nun an der Abstammung der Arthropoden von den Anneliden, die eine totale Furchung besitzen, festhalten, so müssen wir die totale Furchung des Arthropodeneies, auch noch dabei das phyletische Alter der betreffenden Art berücksichtigend (denn Parasitismus und Viviparität können sie sekundär verursachen), als die primäre (ältere), die partielle dagegen, die eine vornehmlich superficielle, seltener discidale ist, als die sekundäre (jüngere) betrachten. Der zunehmende Dotterreichtum hat bei den meisten Arthropoden und speziell bei den meisten Insektenarten die totale Furchung verdrängt und sie, indem die großen Dottermassen im Eicentrum (centrolecitaler Eitypus) Platz nahmen, in eine partielle und zwar superficielle umgewandelt. Dennoch blieb der alte totale Furchungstypus, wie schon bemerkt wurde, bei manchen Insekten und zwar eben bei den primitiven — ähnlich wie bei den Anneliden und den gegenüber den Insekten älteren Myriopoden — den hüllenlosen Collembolen erhalten und wir begegnen ihm, wie gesagt, bei den Myriopoden entweder in seiner reinen (*Lignau-Polydesmus*) oder etwas abgeänderten Form (die Dotterpyramiden von *Scolopendra* nach Heymons). Durch diese Tatsachen verliert die vorher gemachte Annahme von der Umwandlung des totalen Furchungstypus in den superfiziellen den Charakter einer Hypothese und wird, wie uns scheint, zu einer zureichend begründeten Theorie. Wenn wir nun die Furchung des *Polydesmus*- und Collembolen-Eies näher in Betracht ziehen, so sehen wir, daß ihre totale Furchung zu einer gewissen Zeit in die superfizielle umschlägt, und gleichzeitig damit findet die für das Arthropodenei charakteristische centrifugale Sonderung statt; ein Teil der Furchungszellen bleibt im Eiinnern und zwar im Dotter zurück, während ein anderer die Eioberfläche erreicht und dort das Oberflächenepithel aufbaut. Auf diese Weise sind zwei Zellarten entstanden, wie wir ihnen auch bei der Furchung der Anneliden begegnen, die sich bei allen drei Tiergruppen vollkommen topographisch entsprechen. Die ektodermalen Micromeren der Anneliden umwachsen die entodermalen Macromeren und entwickeln ein dem Oberflächenepithel der Myriopoden und Insekten entsprechendes Epithel, welches das Ektoderm darstellt; im Innern dieses Ektodermsackes liegen die entodermalen, dotterreichen Macromeren, während bei den Insekten und Myriopoden im Innern des Oberflächenepithelsackes die Dotterzellen und die Dottermasse zu liegen kommt. Angesichts dieser topographischen Übereinstimmung, die einerseits zwischen dem Ektoderm der Anneliden und dem Oberflächenepithel der Insekten und Myriopoden und andererseits zwischen den entodermalen Macromeren der ersteren und den Dotterzellen der letzteren herrscht,

wobei sich sowohl die Macromeren wie auch die Dotterzellen, übereinstimmend, durch ihre innige Beziehung zum Dotter auszeichnen, halten wir es für möglich und richtig, das Oberflächenepithel der Myriopoden und Insekten (und auch der Onychophoren und anderer Arthropoden überhaupt) als ein Ektoderm, die Dotterzellen dagegen als ein Entoderm und somit den ganzen Vorgang, der zur Differenzierung dieser beiden Zellarten führt, als einen Gastrulationsakt, nämlich als die erste Gastrulationsphase zu betrachten. Dieser Gastrulationsakt verläuft natürlich bei den Myriopoden und Insekten nicht nach einem der bekannten reinen Gastrulationstypen, sondern wir begegnen in ihm Motiven, die einerseits der Epibolie und andererseits der Delamination eigen sind; von der Epibolie ist hier entliehen das Umwachsen des Dotters, welches allerdings aus mehreren Zentren ausgeht, von der Delamination dagegen die Abgrenzung des Oberflächenepithels von dem Dotter. Daß der genannte Gastrulationsakt nicht nach einem reinen Typus verläuft, kann übrigens nichts Befremdendes an sich haben, denn Dotterreichtum, auch sogar mäßiger, führt doch oft zur Verunreinigung des Gastrulationstypus, wobei beispielsweise nur das bekannte Froschei zu erwähnen ist, bei welchem die Gastrulation teils durch Epibolie und teils durch Embolie zustandekommt; und ähnlich finden wir im Tierreiche Kombinationen von Epibolie und unipolarer Immigration, oder von multipolarer Immigration und Delamination. Die Unreinheit des Typus, die dem ersten Gastrulationsakte (erste Gastrulationsphase) bei den Myriopoden und Insekten eigen ist, kann somit, wie uns scheint, die Deutung dieses Aktes als eines Gastrulationsaktes keineswegs beeinträchtigen; denn diese fußt auf den sichersten Kriterien, die in dieser Frage in Betracht kommen können, nämlich auf dem Vergleiche der Myriopoden- und Insektenentwicklung mit derjenigen der Anneliden und auf der sich aus ihm ergebenden topographischen Übereinstimmung einerseits zwischen dem Anneliden-ektoderm und dem Oberflächenepithel und andererseits zwischen den entodermalen Macromeren und den Dotterzellen.

Obwohl wir nun aber das Oberflächenepithel der Insekten und Myriopoden als Ektoderm betrachten, so müssen wir dennoch das im Auge behalten, daß sich aus diesem Epithel hernach das untere Blatt entwickelt, welches uns nach der ersten und dritten der drei genannten Anschauungen das Ento- und Mesoderm, nach der zweiten dagegen nur das Mesoderm darstellt; daraus folgt nun, daß im Bereiche dieses Ektoderms an der Ventralseite des Eies Anlagen dieser Keimblätter vorhanden sein müssen, die ähnlich an der Eioberfläche gelegen sind, wie das Ektoderm selbst und sich als solche manchmal mehr oder weniger deutlich manifestieren (Mittelplatte der Insektenkeimanlagen). Wir weisen darauf schon hier hin, obwohl noch später eingehender darüber zu sprechen ist, um hervorzuheben, daß auch in dieser Beziehung eine Übereinstimmung zwischen der Annelidenentwicklung und derjenigen der Insekten und Myriopoden herrscht, indem bei den ersteren die Urmesodermzellen und die kleinen entodermalen Blastomeren (die sog. Entomeren), die hernach nach innen verlagert werden (ähnlich wie die Mittelplatte bei den Insekten), auch zuerst oberflächlich am Blastoporusrande gelegen sind und ähnlich wie ihr Ektoderm den Embryo von außen begrenzen.

Um den Vergleich der Annelidenentwicklung mit derjenigen der Insekten, den wir vor allem in unseren Betrachtungen im Auge be-

halten, weiter zu führen, ist darauf hinzuweisen, daß zwischen den Macromeren der ersteren und den Dotterzellen der letzteren, wenn es sich um die Embryogenese mancher Apterygoten (*Lepisma*, *Machilis*) und jene der meisten Pterygoten handelt, ein schon vorher hervor gehobener Unterschied besteht, der sich darin kundgibt, daß die Macromeren schon vom Anfange an als wohl individualisierte Zellen erscheinen, während die Dotterzellen mitsamt dem Dotter eigentlich ein Syncytium bilden, welches an jungen Stadien nicht in Zellterritorien zerlegt ist. Es ist nun interessant, daß die Insektenentwicklung auch in dieser Hinsicht Tendenzen aufweist zum primären totalen Furchungstypus der Anneliden zurückzukehren; denn sobald in den älteren Entwicklungsstadien der Dotter etwas verarbeitet ist, gewinnen die Dotterzellen über ihn Gewalt und zerlegen ihn bei manchen Arten in mehrkernige, bei anderen in einkernige, deutlich begrenzte Territorien, welcher Vorgang einer Furchung gleichzustellen ist und in der Literatur, wegen seines verspäteten Auftretens, unter dem Namen sekundäre Dotterfurchung bekannt ist. Auf diese Weise verwandelt sich das Dottersyncytium des Insekteneies in einen Komplex von mehr oder weniger deutlich voneinander abgegrenzten Gebilden, die wegen ihrer bedeutenden Dimensionen, ihres Dotterreichtums und ihrer Lagebeziehung zum Oberflächenepithel lebhaft an die Macromeren der Anneliden erinnern und ihnen als morphologisch gleichwertig zu betrachten sind. Das verspätete Eintreten der Dotterfurchung bei den meisten Insekten beraubt ihre Eifurchung des Charakters einer totalen Furchung; würde diese Dotterfurchung gleichzeitig mit der Entwicklung des Oberflächenepithels stattfinden, was durch den übermäßigen Dotterreichtum unmöglich gemacht wird, so würden die Entwicklungsvorgänge am Insektenei diese am Annelidenei noch deutlicher wiederholen, als sie das auch sonst tun. Wenn wir also von dem verspäteten Auftreten der Dotterfurchung am Insektenei als von einem abgeleiteten Verhalten gewissermaßen absehen, so können wir sagen, daß das Insektenei entweder einer wenn auch vorübergehend totalen Furchung unterliegt, oder im allgemeinen deutliche Tendenzen zur totalen Abfurchung zeigt, auf welche Weise es ziemlich genau die Entwicklungsart der Insektenvorfahren, nämlich der Anneliden, wiederholt.

Die sekundäre Dotterfurchung ist aber noch aus einem anderen Grunde von Wert, wenn es sich um die Deutung der Dotterzellen als Entodermzellen handelt. Sie weist nämlich darauf hin, daß die Dotterzellen nicht nur die Aufgabe haben, den Dotter zu verarbeiten und bloß als an diese Funktion adaptierte Zellen zu betrachten sind (welche Funktion übrigens bei vielen anderen Tiergruppen eben auch die Entodermzellen ausschließlich oder vornehmlich ausüben); sondern indem sie den Dotter abfurchen und ihn aus einem Syncytium in einen quasi Zellenkomplex umwandeln, nehmen sie einen gewissen Anlauf zu morphogenetischen Vorgängen, an denen die Annelidenmacromeren noch im vollen Maße beteiligt sind. Daß wir in dieser Umwandlung den genannten Anlauf erblicken können, dafür spricht eben der Umstand, daß durch sie das Dottersyncytium eine Form gewinnt, durch welche es den organbildenden und individualisierten Annelidenmacromeren verähnlicht wird. Bei den meisten Insekten ist dieser Anlauf nur rudimentär und nur durch die sekundäre Furchung ausgedrückt; bei manchen Insekten zeigen aber die großen aus dieser Fur-

chung hervorgegangenen Dotterzellen einer Tendenz, Epithel aufzubauen (worüber vorher eingehender gesprochen wurde), welches entweder nur als vorübergehendes Mitteldarmepithel zu betrachten ist (*Gryllus*) oder aus welchem auch das definitive Mitteldarmepithel entstehen soll (*Lepisma*, Libellulida). Diese Tatsachen sind aber jedenfalls, wenn es sich um den Nachweis des morphologischen Wertes der Dotterzellen handelt, nur mit einer gewissen Reserve anzuführen; denn es ist einstweilen unsicher, ob die Dotterzellen, die das genannte Epithel aufbauen, von denjenigen stammen, die im Dotter zurückgeblieben, oder von denjenigen, die vom Oberflächenepithel in den Dotter eingewandert sind. Für *Scolopendra* trifft das letztere zu (Heymons), bezüglich der Entwicklung von *Lepisma* und der Libelluliden klingen die Angaben unsicher (Heymons), für einen Collembolen wurde das Mitteldarmepithel aus dem unteren Blatte hergeleitet (Philipschenko-*Iso-toma*). Wenn aber diese Tatsachen sich auch nicht dazu eignen sollten, die Annahme von der entodermalen Natur der Dotterzellen zu stützen, gewissermaßen auch deswegen, weil hier bei der Homologisierung jedenfalls untergeordnete Kriterien (Anteil der Zellen am Aufbau des Organismus) in Betracht gezogen wurden, so scheinen mir andere Kriterien, die bei Homologisierungen vor allem maßgebend und anderen übergeordnet sind (inwiefern Homologisierungen überhaupt unternommen werden), nämlich das Kriterium der Genese und Lage, zureichend für eine morphologische Übereinstimmung der Anneliden-macromeren mit den Insektendotterzellen zu sprechen.

Nun haben wir aber schon vorher angegeben, daß eine Reihe von Forschern die entodermale Natur der Dotterzellen ablehnt und zwar aus zweierlei Gründen: 1. Weil sie keinen Anteil am Aufbaue des Insektenkörpers haben, und 2., weil nicht bei allen Insekten während der Furchung Zellen im Dotter zurückbleiben. Der erste Einwand geht bei den Kriterien der Genese und Lage vorbei und hält für entscheidend das Kriterium des Anteils, welchen ein gewisser Zellenkomplex am Aufbaue des Organismus hat. Da dem Entoderm ein Anteil am Aufbaue des Organismus bei anderen Tiergruppen zukommt, den Dotterzellen aber nicht, können sie keinem Keimblatte, also auch nicht dem Entoderm, angehören. Demgegenüber wäre zu erwähnen, daß das Kriterium des Anteils oder der morphogenetischen Rolle eines Zellenkomplexes nur dann von Wert zu sein scheint, wenn es mit dem Kriterium der Lage und Genese übereinstimmt; in diesem Falle gewinnt die Homologie zweier Organe an Sicherheit; führt aber dieses Kriterium zu anderen Schlüssen, wie das Kriterium der Lage und Genese und wird es diesen übergeordnet, so läuft man die Gefahr, eher Analogien als Homologien nachzuweisen. Und in der Tat betrachten diese Forscher die Dotterzellen der Insekten für Neubildungen, die keinem Keimblatte angehören und nichts Gemeinsames, im morphologischen Sinne, mit den Annelidenmacromeren haben, ihnen höchstens in der Funktion (in der Dotterverarbeitung) analog sind. Ob dieses Vorgehen methodisch richtig ist, scheint uns mehr als zweifelhaft zu sein; eine endgültige Antwort möge sich jeder Morphologe selbst geben. Wenn wir nun diesen Einwand weiter in Betracht ziehen, so muß doch gefordert werden, daß er auf methodischen Prinzipien allgemeiner Natur fuße. Die Embryogenese der Tiere stellt uns ja nur einen Teil der Morphogenese dar, welcher auch die Metamorphose angehört, und es wäre doch unmöglich, wenn bei der Beur-

teilung der embryonalen Organe und Vorgänge andere Prinzipien zu walten hätten wie bei der Beurteilung der metamorphotischen. Niemand würde wohl sagen, daß die verschiedenen Organe, die während der Metamorphose und während der Embryogenese in Degeneration verfallen und als larvale und embryonale Organe zu bezeichnen sind, eben deswegen, weil ihre Dauer nur eine kurze und vorübergehende ist, keinem Keimblatte angehören können. Und in den Dotterzellen der Insekten (und anderer Arthropoden) haben wir eben ein solches embryonales Organ vor uns, welches, wenn man die Kriterien der Lage und Genese nicht beiseite schafft und das historische Moment (die Abstammung der Arthropoden von den Anneliden) im Auge behält, nicht außerhalb der Keimblätter gelegen ist, sondern eben dem Entoderm angehört. Diese Anschauung trachteten wir vorher (1912) nicht nur für die Arthropoden, sondern für alle Tiergruppen (Cephalopoda, Pyrosoma, Cyclostomata, Selachia, Ganoida, Teleostia, Dipneusta) zu verteidigen, die sämtlich, oder bei einer Reihe ihrer Repräsentanten, während der Furchung Zellenkomplexe entwickeln, die in eine innige Beziehung zum Dotter treten, vorübergehender Natur sind und in der Literatur unter verschiedenen Namen (Dotterzellen, Dotterepithel, Parablast, Periblast) bekannt sind, unsererseits unter der Sammelbezeichnung „Dotterelemente“ zusammengebracht wurden. Ohne auf diese Ausführungen hier eingehen zu können, haben wir dort darauf hingewiesen, daß alle diese Elemente, die sich ihrer Genese, Lage und ihres Endschieds nach gleich kommen, dem Entoderm angehören und den Dotterzellen der Arthropoden gleichwertig sind. Auf diese Weise hofften wir für die morphologische Deutung der Dotterzellen bei den Arthropoden eine breite Basis geschaffen und einen allgemeinen Gesichtspunkt für eine Frage gewonnen zu haben, die gewöhnlich nur auf Grund der Tracheaten- respektive der Arthropodenentwicklung beleuchtet wird und deswegen vielleicht sich einer Lösung entzieht.

Wir gehen nunmehr zum zweiten Einwande über, der gegen die entodermale Natur der Dotterzellen erhoben wurde und den wir schon kennen lernten. Es ist ja richtig, wenn man behauptet, daß das Zurückbleiben von Zellen im Dotter keine allgemeine Erscheinung bei den Insekten und auch bei anderen Arthropoden ist; damit scheint uns aber die Frage nach dem morphologischen Werte der Dotterzellen nicht zu ungunsten ihrer entodermalen Natur entschieden zu sein. Es ist hier eher angezeigt zu fragen, welches Verhalten der Furchungszellen das primäre und phyletisch ältere ist: ist es dasjenige, bei welchem sämtliche Furchungszellen die Dotteroberfläche erreichen, oder dasjenige, bei welchem ein Teil der Furchungszellen im Eiinnern zurückbleibt und zu Dotterzellen wird. Wenn wir in dieser Hinsicht diejenigen Tracheatengruppen sichten, die in einem innigeren phyletischen Verhältnisse zu den Insekten verbleiben, so wurde bei den Onychophoren sowohl das eine wie auch das andere Verhalten nachgewiesen, und bei den Myriopoden scheint das Zurückbleiben von Zellen, d. i. die centrifugale Sonderung, vorzuherrschen (Zograf-*Geophilus*, Heymons-*Scolopendra*, Heathcote-*Julus terrestris*, Lignau-*Polydesmus abchasius*) und eben dort vorzukommen, wo wir einer echten totalen Furchung begegnen (z. B. bei *Polydesmus abchasius* nach Lignau), während bislang nur bei *Pachyjulius communis* (Silvestri) ein Fehlen dieser Sonderung beobachtet wurde. Die Onychophoren eignen sich leider zur Klärung der genannten Frage wenig; denn sie sind überhaupt

fragmentarisch untersucht, und diejenigen Arbeiten, die uns derzeit vorliegen, betreffen eben Arten mit dotterreichen Eiern, in welchen schon so manches Primäre verwischt sein kann. Bei den Myriopoden scheint die centrifugale Sonderung, wie gesagt, vorzuherrschen, aber auch aus dieser Tracheatengruppe wurden nur verhältnismäßig wenig Arten untersucht. Viel besser sind wir bezüglich des Verhaltens der Furchungszellen bei den Insekten unterrichtet; hier begegnen wir der centrifugalen Sonderung bei den Collembolen, die eine echte totale Furchung besitzen, bei den Thysanuren (*Lepisma*, *Machilis*) und bei den meisten Pterygoten, während sie einigen Pterygoten und *Campodea* (Uzel) abkommt. Bei den Insekten herrscht also die centrifugale Sonderung ganz gewaltig über ihrem Fehlen.

Wenn wir nun die Frage beantworten wollen, welches Verhalten bei den Insekten das primäre ist, ob das Vorhandensein oder das Fehlen einer centrifugalen Sonderung, so müssen wir vor allem die älteren Formen in Betracht nehmen, die, ihrer Organisation nach, den Anneliden näher stehen, und unter diesen wiederum diejenigen hervorheben, deren Eier, wie diejenigen der Anneliden, eine totale Furchung besitzen, also die Myriopoden und Apterygoten. Bei den Myriopoden begegnen wir, wie gesagt wurde, einer echten totalen Furchung bei *Polydesmus abchasius* (Lignau) oder einer Dotterzerklüftung, die höchstwahrscheinlich auf eine totale Furchung zurückzuführen ist und in der Entwicklung der sog. Dotterpyramiden (*Zograf-Geophilus*, Heymons-*Scolopendra*) ihren Ausdruck findet. Bei allen diesen Formen begegnen wir eben einer deutlichen centrifugalen Sonderung; wenn es sich um die Apterygoten handelt, so begegnen wir ihr wiederum bei den eine echte totale Furchung aufweisenden Collembolen (*Claypole-Anurida*, Philpitschenke-*Isotoma*). Auf Grund des Tatsachenmaterials also, welches uns derzeit vorliegt, können wir so nur zu dem Schlusse kommen, daß die centrifugale Sonderung, d. i. das Zurückbleiben von Zellen im Dotter, die wir als Dotterzellen bezeichnen, uns das primäre Verhalten darstellt, welches eine Reminiscenz an die Furchung des dotterreicheren Annelideneies ist. Daß wir diesen Vorgang, der mit der Entwicklung des Oberflächenepithels bei den Myriopoden und Insekten einhergeht, gleichzeitig als Furchung und Keimblätterbildung (erster Gastrulationsakt oder erste Gastrulationsphase) bezeichnen, hat an sich nichts Befremdendes; denn bei den Anneliden, die dotterreichere Eier und eine inäquale Furchung besitzen, wäre diese auch nur künstlich von der Keimblätterentwicklung zu trennen, und dasselbe kann überhaupt von allen Tieriern gesagt werden, die sich durch eine größere Dottermenge auszeichnen und einer inäqualen oder partiellen Furchung unterliegen. Da wir nun das Zurückbleiben der Zellen im Dotter (centrifugale Sonderung) als das primäre Verhalten betrachten, so müssen wir das Auswandern sämtlicher Furchungszellen an die Eioberfläche als eine abgeleitete und sekundäre Erscheinung ansehen, die durch den zunehmenden Dotterreichtum des Insekteneies verursacht wurde; diese Dotterzunahme hat bei den meisten Insekten die von den Vorfahren übernommene totale Furchung verdrängt und von ihr bei den meisten von ihnen nur das Zurückbleiben der Zellen im Dotter als eine kümmerliche Reminiscenz an diese Furchung zurückgelassen, während die partielle und zwar superficielle Furchung in den Vordergrund trat. Derselbe Faktor ist nun bei einigen Insektenarten in seiner modifizierenden Wirkung weiter gegangen;

er hat auch die genannte Reminiscenz total vernichtet und dem Insektenei die superficielle Furchung in ihrer reineren Form wie auch überhaupt eine neue Entwicklungsweise als ihre Folge aufgedrängt. Aus dieser Verwertung des Tatsachenmaterials geht nun konsequenterweise hervor, daß das Fehlen einer centrifugalen Sonderung bei manchen Insektenarten abgeleitet ist und somit die entodermale Natur der im Dotter zurückbleibenden Zellen nicht beeinträchtigen kann.

Die centrifugale Sonderung, die zugleich Furchung und Keimblätterbildung ist, stellt uns den zeitlich früheren, also den ersten Gastrulationsakt (Gastrulationsphase) vor, welcher zur Differenzierung der im Eiinnern gelegenen Dotterzellen und des Oberflächenepithels führt. Die ersteren gehören dem Entoderm an, das letztere ist vornehmlich als Ektoderm zu betrachten, welches aber in sich die Anlagen des unteren Blattes (Ento- und Mesoderm) beherbergt.

Wir gehen nun zur Entwicklung des unteren Blattes bei den Insekten über, welche entweder nur als Mesodermbildung oder als die einzig bei diesen Tieren stattfindende Gastrulation, also Entodermbildung betrachtet wird. Nach unserer Anschauung handelt es sich hier auch um einen Gastrulationsakt, und wir bezeichneten ihn vorher (1912) als die zweite Gastrulationsphase. Strindberg, der meine Anschauung kritisiert, bemerkt, man könnte mit demselben Rechte von einer zweiten Gastrulation wie von einer zweiten Gastrulationsphase sprechen. Diese Nomenklatur wäre aber nur dann richtig, wenn wir annehmen würden, die zweite Gastrulationsphase wäre eine Neubildung. Nun haben wir aber in dieser Frage eben einen ganz anderen Standpunkt angenommen, indem wir die zweiphasige Gastrulation als von der gewöhnlichen, einphasigen abgeleitet betrachten, die bei einer Reihe von Tiergruppen, unter dem Einflusse des Dotterreichtums, in zwei mehr oder weniger scharf von einander getrennte Etappen, Akte oder Phasen zerlegt wurde. Aus diesem Grunde halten wir es für richtig, nur von einer zweiten Gastrulationsphase zu sprechen, welche Bezeichnung eben dem historischen Zusammenhange des Geschehens einen Ausdruck gibt. Diese Gastrulationsphase kommt nun bei den Arthropoden auf die Weise zu Stande, daß Zellen von dem Oberflächenepithel nach innen wandern und entweder tief in den Dotter eindringen oder knapp unter dem genannten Epithel liegen bleiben. Es handelt sich hier also im allgemeinen um eine Zellenverlagerung in der Richtung gegen das Eizentrum, weswegen wir diese Vorgänge unter der Sammelbezeichnung centripetale Sonderung zusammenfassen.

Wollen wir nun diese Sonderung bei den Insekten richtig deuten, so müssen wir wiederum die Entwicklung ihrer Vorfahren (Anneliden, Onychophoren und Myriopoden) zum Vergleiche heranziehen. Wie gestalten sich nun die betreffenden Verhältnisse bei den Anneliden? Wir finden hier am Blastoporusrande (Wilson-*Nereis*) zwei oberflächlich gelegene Urmesodermzellen, die entodermaler Herkunft sind und ihrerseits wiederum kleine Entodermzellen abgeben, welche zuerst auch an der Eioberfläche gelegen sind. Dieser ganze Zellenkomplex wird hernach in das Eiinnere verlagert, und dort bauen die kleinen Entodermzellen mitsamt den entodermalen Macromeren fast den ganzen Darmtraktus auf, während aus den Urmesodermzellen die paarigen, zu beiden Seiten des Embryos gelegenen Mesodermstreifen hervorgehen. Was die Beziehung der beiden Keimblätter anbelangt,

so sehen wir, daß sie sehr innig genetisch zusammenhängen, indem Mesodermzellen aus Entodermzellen und diese wiederum aus Mesodermzellen entstehen können. Was weiter im Auge zu behalten ist, das ist die innige topographische Beziehung der kleinen Entodermzellen zu den Urmesodermzellen und ihrer aller zusammen zum Blastoporusrande, wie auch ihre spätere Verlagerung in das Eiinnere, die dem Begriffe einer centripetalen Sonderung entspricht.

Wenn wir nun mit diesen Vorgängen und Zuständen die Entwicklung der primitivsten Tracheaten, der Onychophoren, vergleichen und uns hier nach einer centripetalen Sonderung umsehen, so begegnen wir folgenden Verhältnissen: Vor allem muß bemerkt werden, daß diese phyletisch so interessante Tiergruppe nicht nur, was ihre centrifugale Sonderung, sondern auch was ihre centripetale Sonderung betrifft, noch äußerst ungenau bekannt ist, und es kommen hier vor allem in Betracht die Untersuchungen Sheldon's an *Peripatus novaeseelandiae* und Evan's an *Eoperipatus weldoni*. Bei *Peripatus novaeseelandiae* haben wir wahrscheinlich mit einer centrifugalen Sonderung zu tun, indem hier schon primär Furchungszellen im Dotter zurückbleiben. Im Bereiche des Oberflächenepithels, welches die ganze Eioberfläche bedeckt, bemerken wir an der Ventralseite des Eies, in der Nähe des hinteren Eipoles, eine scheibenförmige Verdickung, die ihrer Lage nach sowohl dem Blastoporus der Anneliden wie auch der Keimanlage bei den Myriopoden (*Scelopendra*) und Insekten entspricht. An dieser Scheibe findet eine mit einer Einstülpung verbundene Zelleneinwucherung statt, aus welcher einerseits die Mesodermstreifen gebildet, andererseits aber auch lose Zellen abgegeben werden, die tief in den Dotter einwandern; eine ähnliche Einwanderung von Zellen in den Dotter geht auch wahrscheinlich von dem außerhalb der Keimscheibe gelegenen Oberflächenepithel aus. Diese losen Zellen, die von dem Oberflächenepithel und der Keimscheibe in den Dotter einwandern, werden wir zur Unterscheidung von den während der Furchung im Dotter zurückgebliebenen als sekundäre Dotterzellen bezeichnen, während die zurückgebliebenen primäre zu nennen wären. Aus den Dotterzellen soll hernach der Mitteldarm aufgebaut werden; es ist aber unaufgeklärt, ob an diesem Aufbaue beiderlei Dotterzellen teilnehmen, primäre und sekundäre, oder nur eine und welche von diesen zwei Dotterzellarten. Dies wären, kurz geschildert, diejenigen Vorgänge, die zum Vergleich mit der Annelidenentwicklung heranzuziehen sind. Bei *Eoperipatus weldoni* liegen im allgemeinen die Verhältnisse sehr ähnlich. Wir begegnen hier an der ganzen Eioberfläche einem Oberflächenepithel, welches an der Ventralseite des Eies dicker erscheint und einen Keimstreifen bildet, während im Dotter keine primäre Dotterzellen gebildet werden. Längs dieses Keimstreifens entwickelt sich eine rinnenförmige Einstülpung, von deren Boden Zellen in den Dotter einwandern, die das Mitteldarmepithel aufbauen, teils aber wahrscheinlich degenerieren. Im Anschlusse an den hinteren Rand der genannten Rinne findet an zwei Stellen im Bereiche des Keimstreifens eine Zelleneinwucherung statt, die zur Entwicklung der beiden seitlich gelegenen Mesodermstreifen führt. Wenn wir nun diese Entwicklungsvorgänge mit denjenigen bei den Anneliden vergleichen, die dem Begriffe der centripetalen Sonderung entsprechen, so kann nur eine weitgehende Übereinstimmung festgestellt werden. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Einstülpungen der Onychophoren

dem Blastoporus der Anneliden entsprechen und daß so, wie von dem Rande des letzteren die centripetale Sonderung des Meso- und Entoderms ausgeht, auch bei den Onychophoren diese Sonderung des Meso- und Entoderms innig an diese Einstülpungen gebunden ist. Da die Mesodermstreifen sämtlicher Prostomier, welchen auch alle Articulaten angehören, als homologe Gebilde und zwar als Entomesoderm zu betrachten sind (Korschelt und Heider), so müssen wir diejenigen Zellen, die ihnen nicht angehören, die das Mitteldarmepithel aufbauen, aus den Einstülpungen hervorgehen und im Anschlusse an sie unter das Oberflächenepithel versenkt werden, als den kleinen Entodermzellen der Anneliden für gleichwertig halten und somit die centripetale Sonderung der Onychophoren, ähnlich wie diejenige der Anneliden, für einen Gastrulationsakt betrachten. Die centripetale Sonderung ist mit dem Begriffe der zweiten Gastrulationsphase identisch, woraus folgt, daß diese Bezeichnung auch dann anzuwenden ist, wenn einer Art die centrifugale Sonderung, d. i. die erste Gastrulationsphase fehlt. Obwohl nun die zweiten Gastrulationsphasen bei den Anneliden und den Onychophoren einander zweifellos homolog sind, so zeigen die letzteren im Vergleiche mit den ersteren die Eigentümlichkeit, daß bei ihnen die centripetale Sonderung nicht von einem kleinen streng umschriebenen Bezirk der Eioberfläche ausgeht wie bei den Anneliden; sondern die Tendenz hat sich auf einen größeren Teil der Eioberfläche auszudehnen, indem auch außerhalb der Keimanlage Zellen vom Oberflächenepithel an den Dotter abgegeben werden (*Peripatus novae-zealandiae*). Dieser Erscheinung werden wir auch bei den Myriopoden und Apterygoten begegnen, und es handelt sich hier um ein abgeleitetes Verhalten, welches durch den Dotterreichtum verursacht wurde; dieser hat nämlich nicht nur die totale Furchung in die superfizielle, sondern wahrscheinlich auch die determinierte Entwicklung der Anneliden in die indeterminierte der Tracheaten umgewandelt. Nachdem nun die Mesoderm- und Entodermanlagen unter das Oberflächenepithel versenkt wurden, stellt uns dieses das reine Ektoderm dar, welches aber schon bei den Onychophoren nicht seinem ganzen Umfange nach in den definitiven Körper übergeht, sondern auf der Dorsalseite des Eies vorübergehende embryonale Organe entwickelt, die den Dorsalorganen und somit auch der Sarcosa der Insekten homolog sind. Auf diese Weise finden wir schon bei den Onychophoren eine Differenzierung des Ektoderms angebahnt, die hernach bei den Insekten viel deutlicher erscheint und das Ektoderm in ein permanentes oder Keimektoderm und ein transitorisches oder Hüllenektoderm zerlegt.

Wir gehen nun zur Entwicklung der Myriopoden über und stellen diese mit derjenigen der Anneliden und Onychophoren zusammen, wobei wir uns hauptsächlich auf die für *Scolopendra* (Heymons) und *Polydesmus* (Lignau) gemachten Angaben stützen wollen. Bei diesen Myriopoden findet, wie schon gesagt wurde, eine centrifugale Sonderung statt; die primären Dotterzellen sind jedoch am Aufbaue des Embryos unbeteiligt und stehen in keiner Beziehung zur Mitteldarmentwicklung. Die centripetale Sonderung geht bei *Scolopendra* hauptsächlich von einer Verdickung aus, die an der Ventralseite und in der Nähe des hinteren Eipoles gelegen ist und seitens Heymons' als Cumulus primitivus bezeichnet wird. Dieser Cumulus entspricht seiner Lage wie auch seiner Beziehung zur Entwicklung der Mesoderm-

streifen nach dem Blastoporus der Anneliden und wird auf diese Weise auch seitens Heymons' gedeutet. Von ihm löst sich eine große Zahl von Zellen ab, die ein zweierlei Verhalten aufweisen; die einen, die zuerst entstehen, wandern tiefer in den Dotter ein, und in ihnen haben wir die sekundären Dotterzellen vor uns, die hernach das Mitteldarmepithel aufbauen und somit ihres Verhaltens, ihrer Genese und morphogenetischen Funktion wegen als den sekundären Dotterzellen der Onychophoren und den kleinen Entodermzellen der Anneliden gleich zu stellen sind. Obwohl ihre Einwanderung in den Dotter hauptsächlich vom Cumulus ausgeht, begegnen wir ihr, wenn auch in einem geringeren Grade, ebenfalls außerhalb von ihm, auf einen großen Teil des Oberflächenepithels, hauptsächlich auf die Ventralseite des Eies ausgebreitet. An die Einwanderung der Dotterzellen schließt sich innig, von denselben Stellen wie die erstere ausgehend, eine Immigration loser Zellen an, die an der Dotteroberfläche unter dem Oberflächenepithel liegen bleiben und seitens Heymons' als Mesenchymzellen bezeichnet werden. Streng dagegen an den Cumulus ist eine Zellenvucherung gebunden, die knapp den genannten Zelleneinwanderungen folgt und zur Entwicklung der Mesodermstreifen führt. Aus dieser Darstellung ergibt es sich nun, daß die Entwicklung des Mesoderms, Entoderms (sekundäre Dotterzellen) und Mesenchyms (welches wohl auch dem Mesoderm angehört), jene des ersteren ausschließlich, der zweiten vornehmlich, an den Cumulus gebunden ist, welcher dem Blastoporus der Anneliden gleichzustellen ist, womit die von ihm ausgehende Zellensonderung als die centripetale Sonderung, also als die zweite Gastrulationsphase zu betrachten ist. Einstülpungen sind zwar hier wie bei den Anneliden (ovaler Blastoporus) oder Onychophoren (Rinnen-Blastoporus) nicht am Cumulus zu sehen; ihr Fehlen kann aber die gezogene Homologie nicht beeinträchtigen, denn Embolie ist, wie bekannt, kein allgemeines Charakteristikum der Gastrulation. Mit *Scolopendra* hat *Polydesmus abchasius*, nach Lignau, gemeinsam, daß bei ihm die centripetale Sonderung auch einen großen Teil des Oberflächenepithels umfaßt und von der ganzen Ventralseite des Eies, rechts und links, teilweise auf die Seitenflächen des Eies übergreift. Ein Cumulus ist hier wie bei *Scolopendra* nicht zu finden, das Mesoderm wird in Form von zwei größeren Zellenplatten angelegt, die in Situ durch Einwanderung von Zellen unter das Oberflächenepithel entstehen und symmetrisch zur Medianebene des Eies, ventral und seitlich, zu liegen kommen. Annähernd gleichzeitig mit ihnen differenziert sich aus dem Oberflächenepithel ein ventral zwischen denselben gelegener Zellenstrang, aus dem das Mitteldarmepithel aufgebaut wird. Sowohl die Mesodermplatten respektive Mesodermstreifen wie auch der genannte Zellenstrang, der seiner Genese, Topographie und morphogenetischen Rolle nach dem Mittelstrange der Insekten entspricht, liegen hier knapp unter dem Oberflächenepithel, stimmen somit in dieser Beziehung genau mit der Lage des unteren Blattes bei den Insekten überein. Die Entwicklung dieser Gebilde umfaßt zwar auch hier, ähnlich wie bei *Scolopendra*, einen großen Teil des Oberflächenepithels, zeigt aber im Vergleiche mit der letzteren eine geringere Tendenz zur Lokalisierung, indem kein Cumulus primitivus entwickelt wird, was die genannten Vorgänge bei *Polydesmus* (worauf Philipstschenko hinweist) mehr der Entwicklung des unteren Blattes, wie sie den meisten Insekten zukommt, ähnlich macht. Das Mesoderm

von *Polydesmus* ist wohl zweifellos den Mesodermstreifen der Anneliden, Onychophoren und *Scolopendra* homolog; der Zellenstrang, der zwischen den Mesodermstreifen gelegen ist, entspricht seiner Genese, Lage und Aufgabe nach den sekundären Dotterzellen der Onychophoren, ist somit dem Entoderm zuzurechnen. Wir haben also in der centripetalen Sonderung bei *Polydesmus*, ähnlich wie bei *Scolopendra* und, wie anzunehmen ist, bei allen Myriopoden, einen Gastrulationsakt vor uns, der der zweiten Gastrulationsphase der Anneliden und Onychophoren entspricht. Die Tendenz der centripetalen Sonderung, sich auf einen größeren Teil des Oberflächenepithels auszubreiten, die schon bei manchen Onychophoren angebahnt ist (*Peripatus novae-zaelandiae*), hat hier bei den Myriopoden deutlich an Stärke zugenommen und ist, wie vorher bemerkt wurde, als eine Folge des Dotterreichthums, der superfiziellen Furchung (die schließlich auch bei *Polydesmus* eintritt) und der indeterminierten Entwicklung zu betrachten. Ähnlich wie bei den Onychophoren stellt uns das Oberflächenepithel nach stattgefundener centripetaler Sonderung das reine Ektoderm dar, an welchem, da bei den Myriopoden auch ein Dorsalorgan entwickelt wird (Heymons-*Scolopendra*), ein Hüllen- und ein Keim-ektoderm (ein transitorisches und permanentes Ektoderm) zu unterscheiden ist.

Auf diese Weise sind wir an den Insekten angelangt und wollen jetzt die centripetale Sonderung bei diesen Tieren in Betracht ziehen. An die Verhältnisse, die wir, bezüglich dieses Vorganges, bei den Myriopoden kennen gelernt haben, schließt sich ungezwungen die genannte Sonderung bei den Insekten an, die hier vornehmlich dem Begriffe der Entwicklung des unteren Blattes entspricht. Sowohl bei den Insekten wie auch bei den Myriopoden gewissermaßen kann man von Arten mit großen und kleinen Keimanlagen (Groß- und Kleinkeimer) sprechen. *Scolopendra*, bei welcher die Entwicklung aus einer kleinen Keimanlage, dem Cumulus, ausgeht, wäre, was die centripetale Sonderung anbelangt, mit einer *Lepisma* oder mit *Machilis* zu vergleichen, die unter den Insekten den typischen Kleinkeimern angehören, während die große Keimanlage von *Polydesmus* mit derjenigen der Collembolen weitgehend übereinstimmt. Vergleichen wir zuerst *Polydesmus* mit *Isotoma* (Collembolen), so sehen wir, daß sich bei ihnen die Anwesenheit der großen Keimanlage mit der ihren Eiern zukommenden, obwohl vorübergehenden totalen Eifurchung kombiniert, was wohl auf mehr primäre und mehr annelidenähnliche Verhältnisse im allgemeinen hinweist; von den Anneliden unterscheiden sie sich dagegen darin, daß ihre centripetale Sonderung sich nicht auf einen kleinen Bezirk der Eioberfläche beschränkt, sondern sich auf einen sehr großen Teil des Oberflächenepithels erstreckt und es bei *Isotoma* gänzlich umfaßt. Diese Erscheinung ist wohl als eine, mit der Entwicklung der Anneliden verglichen, abgeleitete und seitens der vorher genannten Faktoren (Dotterreichthum, superficielle Furchung, indeterminierte Entwicklung) verursachte zu betrachten; und insofern es die vorliegenden Tatsachen erlauben, könnte man vermuten, daß sie zuerst bei den Onychophoren (*Peripatus novae-zaelandiae*) angebahnt wurde, hernach bei den Myriopoden und manchen Apterygoten (Collembolen) ihren Höhepunkt erreicht hat, um bei den Thysanuren und Pterygoten wiederum abzuschwächen und eine deutliche Tendenz zur Lokalisation aufzuweisen. Diese Erscheinung steht

auch wahrscheinlich in einer ursächlichen Beziehung zum Antteile, welchen das Oberflächenepithel am Aufbaue des definitiven Hautepithels hat: Bei den Onychophoren und Myriopoden ist er groß; denn derjenige Teil des Oberflächenepithels, der auf dem Wege der Dorsalorganbildung involviert wird, ist klein, bei den Collembolen ist der genannte Anteil des Oberflächenepithels auch noch verhältnismäßig groß, bei den Thysanuren und Pterygoten dagegen im allgemeinen klein. Daraus folgt, daß wenn wir bei den Myriopoden und Insekten von Groß- und Kleinkeimern sprechen, sich diese Begriffe nicht vollkommen decken. Denn bei den Insekten handelt es sich um die Dimensionen der Keimanlage respektive des jungen Keimstreifens, das heißt um denjenigen Teil des Oberflächenepithels, welcher permanenter Natur ist und den eigentlichen Embryo darstellt; während bei den Myriopoden, deren permanentes Keimepithel immer groß ist und mit Ausnahme eines kleinen Bruchteiles der Eioberfläche, welcher das Dorsalorgan umfaßt, diese vollkommen bedeckt, darunter die Dimensionen desjenigen Teiles des permanenten Oberflächenepithels zu verstehen sind, von welchem die Entwicklung der äußeren Körpergestalt (die Segmentierung) ausgeht und welchen Heymons bei *Scolopendra* als Embryonalanlage (vielleicht nicht ganz zutreffend) bezeichnet. Der große Keimstreifen bei *Isotoma* und die große Embryonalanlage (um bei dem Heymons'schen Terminus zu bleiben) bei *Polydesmus* gehen also bei beiden Arten mit der centripetalen Sonderung einher, die einen sehr großen Teil des Oberflächenepithels umfaßt und ihrer Ausbreitung nach den Keimstreifen von *Isotoma* überholt, der Embryonalanlage aber von *Polydesmus* gleich kommt. Diese Differenzen sind jedoch, wie uns scheint, untergeordneter Natur und sie gleichen sich dadurch aus, daß sich bei *Isotoma* das untere Blatt hernach kontrahiert und nur unter demjenigen Teil des Oberflächenepithels zu liegen kommt, welcher dem Keimstreifen entspricht (Philipschenko). Nichtsdestoweniger ist diese Anlage des unteren Blattes außerhalb des Keimstreifens bei *Isotoma* deswegen interessant, weil sie darauf hinweist, daß auch das außerhalb des Keimstreifens gelegene Oberflächenepithel, welches transitorischer Natur und dem Amnion anderer Insekten gleichzustellen ist, dem Keimstreifen einst angehörte und nicht nur die Rolle eines vorübergehenden Hülleneithels spielte, aus welchem Grunde es Philipschenko als Hüllenektoderm bezeichnen möchte, wogegen nichts einzuwenden ist. Fassen wir nun das Zellenmaterial ins Auge, welches bei *Polydesmus* und *Isotoma* auf dem Wege der centripetalen Sonderung entstanden ist, so sind hier folgende Übereinstimmungen festzustellen: Es erscheint uns bei beiden Arten in Form von zusammenhängenden Zellenkomplexen, die zuerst knapp unter dem Oberflächenepithel gelegen sind, keine Tendenz haben, sich in Zellen aufzulösen, die wie bei den Onychophoren und *Scolopendra* in den Dotter in ansehnlicher Zahl einwandern würden und unsererseits als sekundäre Dotterzellen bezeichnet wurden, und somit ein Aussehen und Verhalten zeigen, welches dem unteren Blatte der meisten Insekten zukommt und für diese Tiergruppe im allgemeinen charakteristisch ist. Daß dieses Zellenmaterial bei *Polydesmus* und *Isotoma* homolog ist, kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, denn es entspricht einander vollkommen seiner Genese, Lage und Rolle nach. Ähnlich wie bei *Polydesmus* eine deutliche Dreiteilung des unteren Blattes in einen Mittelstrang und die seitlichen Mesoderm-

streifen wahrzunehmen ist, ähnlich begegnen wir auch bei *Isotoma* einem medianen Zellenstreifen und den seitlich gelegenen Mesodermkomplexen; in beiden Fällen ist auch die Rolle des medianen Zellenstranges respektive Zellenstreifens dieselbe, indem ersich an dem Aufbaue des Mitteldarmepithels beteiligt und die primären Dotterzellen vollkommen davon ausgeschlossen sind. Auf diese weite Übereinstimmung zwischen der Entwicklung der Diplopoden und Collembolen hat richtig Philpitschenko hingewiesen und die Anschauung ausgesprochen, daß die Diplopoden den Insekten näher zu stehen scheinen als die Chilopoden, obwohl der letzteren Ansicht fast allgemein zugestimmt wird. Ohne auf diese Frage näher eingehen zu können, wollen wir nur noch kurz dies zusammenfassen, was sich aus dem Vergleiche der *Polydesmus*- mit der *Isotoma*-Entwicklung ergibt: In beiden Fällen ist die centripetale Sonderung homolog und führt zur Entwicklung des unteren Blattes, welches aus den Mesodermstreifen und dem Mittelstrange (Mittelstreifen) besteht, welcher den sekundären Dotterzellen der Onychophoren und von *Scolopendra* entspricht und somit dem Entoderm angehört; angesichts dessen stellt uns die genannte Sonderung die zweite Gastrulationsphase von *Isotoma* dar.

Wie einerseits die Entwicklung von *Polydesmus* und *Isotoma* viel Gemeinsames haben, so begegnen wir einer ähnlichen Übereinstimmung zwischen der Entwicklung von *Scolopendra* und *Lepisma*. Diese Übereinstimmung kommt bei den zwei zuletzt genannten Arten vor allem davon, daß die junge Embryonalanlage bei der ersteren und der junge Keimstreifen bei der letzteren auffallend klein sind, was eine gewisse topographische Zentralisierung und Lokalisierung der centripetalen Sonderung bei beiden zur Folge hat; diese betreffen vor allem das Mesoderm, dessen Entwicklung an die genannte Anlage und Streifen gebunden ist, wobei es erst nachträglich, gleichzeitig mit der Verlängerung der Embryonalanlage bei *Scolopendra* und des Keimstreifens bei *Lepisma*, in die aus der Entwicklung anderer Tracheaten bekannten typischen Mesodermstreifen auszuwachsen beginnt. Zwischen diesen Streifen begegnen wir bei beiden Arten losen Zellen, die in situ entstehen und als Blutzellen bezeichnet werden, ihrer Genese und Lage nach aber dem Mittelstrange von *Polydesmus* und dem Mittelstreifen von *Isotoma* entsprechen. Bei *Scolopendra* wird bekanntlich der Mitteldarm aus Zellen aufgebaut, die nicht nur von der kleinen Embryonalanlage, dem Cumulus, sondern von einem großen Teile des Oberflächenepithels einwandern, welcher außerhalb dieser Anlage gelegen ist und die wir als die sekundären Dotterzellen bezeichnet haben; die Anlage des Mitteldarmes ist also bei *Scolopendra* eine ausgesprochen diffuse, und eine ähnliche ist sie auch bei *Lepisma*. Zwar wissen wir auf Grund der Heymons'schen Untersuchungen nicht gewiß, ob die Dotterzellen, die bei der letzteren den Mitteldarm entwickeln, den primären oder den sekundären angehören. Die Entwicklung von *Scolopendra* scheint aber dafür zu sprechen, daß diese Dotterzellen, die die Darmkrypten bei *Lepisma* (und den Libelluliden) aufbauen, auch den sekundären Dotterzellen angehören; denn es würde schwer zu vermuten sein, daß in dieser Hinsicht sich die Myriopoden so prinzipiell verschieden von den Apterygoten verhalten sollten. Es ist also wahrscheinlich, daß die Zellen, die bei *Lepisma* den Mitteldarm aufbauen, auf eine ähnliche Weise entstehen, wie diejenigen bei *Scolopendra*, das heißt durch ihr diffuses Einwandern aus dem Oberflächenepithel in den Dotter. Dieser

Vorgang ist für uns deswegen von Interesse, weil ein ähnliches diffuses Einwandern von Zellen in den Dotter, die wir als sekundäre Dotterzellen bezeichnen, aus der Entwicklung vieler Pterygoten bekannt ist. Es scheint uns nun anzuzeigen, diesen Vorgang bei den Insekten mit demselben bei *Scolopendra* zu vergleichen und ihn wie diesen, als einen Teil der centripetalen Sonderung, auch der zweiten Gastrulationsphase zuzurechnen, die bei den Insekten außerdem noch durch die Entwicklung des unter dem Keimstreifen gelegenen unteren Blattes sensu stricto zustande kommt. Das Verhalten dieser sekundären Dotterzellen ist nun aber bei den Pterygoten bekanntlich ein anderes als bei *Scolopendra* und *Lepisma*, indem sie von dem Aufbau des Mitteldarmes ausgeschlossen sind und ähnlich wie die primären Dotterzellen degenerieren. Diese Differenz könnte aber gewissermaßen dadurch erklärt werden, daß es wohl möglich ist, daß bei *Lepisma* diese Zellen dem permanenten Keimstreifen entstammen, während sie bei *Scolopendra* bekanntlich aus dem permanenten fast die ganze Eioberfläche (mit Ausnahme des Dorsalorgans) umfassenden Oberflächenepithel hervorgehen; bei *Lepisma* also, wahrscheinlich, und bei *Scolopendra*, sicher, entstammen die sekundären Dotterzellen permanenten Epithelien und haben auch die Fähigkeit, das Mitteldarmepithel aufzubauen. Bei den Pterygoten dagegen gehört, wie bekannt, der größte Teil des Oberflächenepithels der transitorischen und weniger lebensfähigen Hüllenanlage an, und somit wäre es zu verstehen, daß Zellen, die von dieser Anlage in den Dotter einwandern, nicht mehr zu einer morphogenetischen Aufgabe tauglich sind. Wie also, auf grund des Gesagten, diese diffuse Einwanderung von Zellen bei den Pterygoten der centripetalen Sonderung, also der zweiten Gastrulationsphase zuzurechnen wäre, so möchten wir nicht verhehlen, da bei derartigen Homologisierungen doch nur Wahrscheinlichkeitschlüsse zu erreichen sind, darauf hinzuweisen, daß dieser Vorgang vielleicht auch auf eine andere Weise zu deuten wäre. Es liegt nämlich die Möglichkeit vor, daß das Hülleneithel nicht auf einmal auf dem Wege der Dorsalorganbildung in Degeneration verfällt, sondern daß dieser kleinere Degenerationsetappen vorangehen, die ihren Ausdruck in der diffusen und nicht streng synchronischen Einwanderung von Zellen aus dem Hülleneithel in den Dotter finden. Diese Deutung hätte nun zur Folge, daß diese Einwanderung nicht dem Begriffe der centripetalen Sonderung und der zweiten Gastrulationsphase unterzuordnen wäre, sondern es handelte sich dann hier um eine abgeleitete Erscheinung, die durch die mächtige Ausbreitung des Hülleneithels bei den Pterygoten (im Vergleiche mit den betreffenden Verhältnissen bei den Myriopoden und Collembolen) verursacht wurde. Sei es also, daß die diffus in den Dotter einwandernden Zellen als sekundäre Dotterzellen oder als abgelöste Hülleneithelzellen gedeutet werden, beide Annahmen machen es verständlich, daß sie ihre Fähigkeit zu einem längeren Leben verloren haben. Die genannte Ausbreitung des Hülleneithels bei den Pterygoten hatte auch noch zur Folge, daß während bei den Myriopoden (*Scolopendra*) das permanente Keimeithel fast die ganze Eioberfläche umfaßt und dem Embryo schon vom Anfang an die Gestalt einer geschlossenen Kugel verleiht, wobei nur das untere Blatt von der Ventralseite den Dotter allmählich umwächst, uns der ganz junge Embryo der Pterygoten (und Thysanuren, in einem schon geringeren Maße derjenige der Collembolen) als

eine verhältnismäßig kleine, dorsal offenstehende Schale oder Scheibe erscheint, die vor der Anlage des Amnions und nach der Hüllensprengung zu einer Kugel nur provisorisch abgeschlossen wird, die auch durch ihr Ektoderm allmählich den Dotter umwächst und dadurch erst auf einem späten Entwicklungsstadium eine allseits abgeschlossene Form gewinnt. Diese geschlossene Form des jungen Myriopodenembryos geht aus einem Eie hervor, welches eine superficielle Furchung besitzt, die entweder aus einer totalen hervorgeht (*Polydesmus*) oder Anklänge an diese zeigt (Bildung von Dotterpyramiden bei *Scolopendra*), und dieser Form begegnen wir auch bei den Anneliden, deren Eier total abgefurcht werden. In dieser Beziehung zeigt also die Myriopodenentwicklung eine deutliche Annäherung an diesen Entwicklungstypus, dem wir vorwiegend bei den Anneliden begegnen; und ihre Besonderheiten (centripetale Sonderung lebensfähiger Zellen, auf einen großen Teil des Oberflächenepithels ausgedehnt) sind auf die noch reine superfizielle Furchung zurückzuführen, durch welche das noch fast in seinem ganzen Bereiche lebensfähige Oberflächenepithel gebildet wird. Bei den Insekten dagegen haben wir zwar auch eine superficielle Furchung, aber bei ihnen bilden die lebensfähigen Zellen eine offene Keimscheibe, die mit jener zu vergleichen ist, welche bei anderen Tiergruppen aus telolecitalen Eiern und aus der discoidalen Furchung hervorgeht. Diese Verhältnisse sind im Vergleiche mit der Myriopodenentwicklung als abgeleitete zu betrachten, indem sie schon eine deutliche Annäherung an denjenigen Entwicklungstypus zutage legen, der aus der discoidalen Eifurchung hervorgeht und bei anderen Arthropodengruppen (Arachniden, Crustaceen), wie bekannt, in einer mehr oder weniger reinen Form gelegentlich auftritt.

Fassen wir nun kurz zusammen, was sich aus dem Vergleiche der *Scolopendra*-Entwicklung mit derjenigen von *Lepisma* ergibt und gewisse Vorgänge bei den Pterygoten beleuchtet, so ist folgendes zu sagen: Die centripetale Sonderung äußert sich bei beiden nicht nur in der Entwicklung der einander homologen Mesodermstreifen, sondern auch im diffusen Einwandern von Zellen in den Dotter, die wir als sekundäre Dotterzellen bezeichnen und die das Mitteldarmepithel aufbauen. Die Genese und Rolle, welche diesem Zellenmateriale (Mesodermstreifen plus sekundäre Dotterzellen) zukommt, entsprechen vollkommen jenen des Zellenmaterials, welches während der centripetalen Sonderung bei *Polydesmus* und den Collembolen gebildet wird. Betrachten wir nun bei den letzteren und bei *Scolopendra* die centripetale Sonderung als die zweite Gastrulationsphase, so ist diese Sonderung auch bei *Lepisma* als die zweite Gastrulationsphase aufzufassen. Da nun aber bei ziemlich vielen Pterygoten ein diffuses Einwandern von Zellen in den Dotter beschrieben wurde, die allerdings keinen Anteil am Aufbaue des Insektenkörpers haben, so wäre es möglich, diesen Vorgang entweder auch der zweiten Gastrulationsphase zuzurechnen, wie bei *Scolopendra* und *Lepisma*, oder ihn als eine Degenerations- etappe des Hülleneithels zu deuten. Welche von diesen Auffassungen das Richtige trifft, wäre einstweilen schwer zu entscheiden; wobei auch mit der Möglichkeit zu rechnen ist, daß hier vielleicht beides, und zwar nicht nur bei den Pterygoten, sondern auch bei den Thysanuren (bei *Lepisma* und *Machilis*, die ein umfangreiches Hülleneithel haben), nämlich Gastrulation und Hülleneitheldegeneration mit einander vermengt sind. In diesem Falle würde dann dem Degenerations-

vorgange bei den Pterygoten auch dasjenige Einwandern von Zellen zugehören, welches von manchen Autoren mit der Entwicklung eines primären Dorsalorganes bei ihnen in Zusammenhang gebracht wurde; und wahrscheinlich auch das aus der Entwicklung mehrerer Insekten (Heymons-Orthopteren u. a.) bekannte Auftreten von Paracyten, die als in die Keimanlage versprengte Hüllenepithelzellen zu betrachten wären, durch deren Auswandern in den Dotter die Keimanlage von provisorischen Elementen gereinigt wird.

Auf diese Weise bleibt uns noch übrig, auf den morphologischen Wert des unteren Blattes der Pterygoten einzugehen, womit wir denjenigen Zellenkomplex meinen, welcher unter dem Keimstreifen gelegen ist und keiner oder jedenfalls fast keiner diffusen Verteilung im Dotter unterliegt. In dieser Frage können wir uns nun schon kurz fassen; denn es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß dieses Blatt dem unteren Blatte von *Polydesmus* und der Collembolen homolog ist. Wenn wir zum Vergleiche mit dem unteren Blatte der Pterygoten gerade die zuletzt genannten Myriopoden- und Apterygoten-Arten heranziehen, so kommt dies davon, daß in beiden Fällen das untere Blatt als ein einheitliches oder aus einigen Zellenkomplexen bestehendes Ganze erscheint, dessen Elemente keine Tendenz haben, sich lose im Dotter zu verstreuen, wie wir dies im Gegenteil bei *Scolopendra* beobachten und wie dies wahrscheinlich auch während der *Lepisma*-Entwicklung stattfindet. Fassen wir nun die Entwicklung des unteren Blattes bei *Polydesmus* und den Collembolen als einen Gastrulationsakt und zwar als die zweite Gastrulationsphase auf, so müssen wir auch denselben Wert der Entwicklung des unteren Blattes bei den Pterygoten zuschreiben, wobei sie bei den letzteren entweder vollständig die zweite Gastrulationsphase ausmacht oder ihr jedenfalls zugehört, abhängig davon, ob wir das diffuse Einwandern von Zellen aus dem Hüllenepithel in den Dotter als der genannten Gastrulationsphase zugehörend oder einfach als eine teilweise Degeneration des Hüllenepithels betrachten. Dieselbe weitgehende Übereinstimmung, die zwischen dem unteren Blatte von *Polydesmus* und den Collembolen einerseits und jenem der Pterygoten andererseits, was ihre Genese und Lage betrifft, zu beobachten ist, erstreckt sich auch auf die Gliederung und Rolle des unteren Blattes bei ihnen. Bei einer Reihe von Pterygoten wurde ebenfalls zwischen den Mesodermstreifen ein Mittelstrang nachgewiesen, der vorn und hinten mit größeren, auch zwischen den Mesodermstreifen gelegenen Zellenanhäufungen zusammenhängt, die mitsamt dem genannten Strange, welcher daneben auch Blutzellen bildet, das Mitteldarmepithel aufbauen und somit nicht nur ihrer Genese und Lage, sondern auch ihrer Rolle nach als Entoderm zu betrachten sind, indem sie dieselbe Aufgabe erfüllen, welche dem Mittelstrange bei *Polydesmus* und dem Mittelstreifen bei den Collembolen zukommt. Nun wissen wir aber, daß bei anderen Pterygoten das Entoderm nicht längs des ganzen Keimstreifens angelegt wird, sondern in Form von gesonderten Mitteldarmanlagen erscheint, die in der Nähe des Stomo- und Proctodaeums gebildet werden; aus dem Vergleiche der Pterygotenentwicklung mit derjenigen von *Polydesmus* und der Collembolen würde sich nun ergeben, daß diese Ausbildung des Entoderms eine abgeleitete ist, während die Anwesenheit eines Entodermstreifens respektive Entodermstranges, der entlang fast des ganzen Keimstreifens angelegt wird, den primären Verhältnissen entspricht.

Da wir nun die Entwicklung des unteren Blattes bei den Insekten als einen Gastrulationsakt betrachten, wofür die Genese, die Lage und Rolle dieses Blattes spricht, so ist es natürlich für die morphologische Verwertung dieses Vorganges schon mehr nebensächlich, ob es auf dem Wege einer rinnenförmigen Einstülpung oder bloß durch Zellenwucherung und Zellenimmigration zustande kommt; denn Gastrulation kann doch bekanntlich auch ohne Embolie stattfinden. Inwiefern aber eine solche rinnenartige Einstülpung gebildet wird, wäre sie, unseren Anschauungen gemäß, als Blastoporus zu bezeichnen, der dann in diesen Fällen, in welchen die Entwicklung des unteren Blattes keine Rinnenbildung verursacht, als ein „solider“ zu bezeichnen wäre. Aus dem eingenommenen Standpunkte folgt nun weiter konsequenterweise auch dies, daß die Proliferationsherde, die bei manchen Insekten primär oder sekundär an den Enden des Stomo- und Proctodaeums zu liegen kommen, als Gastralherde (Hirschler) zu deuten sind, an welchen die zweite Gastrulationsphase länger als in anderen Körperregionen fort dauert und schließlich zur Entwicklung des Mitteldarmepithels führt.

Nun wissen wir aber, daß Heymons und andere Autoren die Entwicklung des unteren Blattes bei den Insekten nicht als einen Gastrulationsakt betrachten, sondern in ihr nur die Differenzierung des Mesoderms (die s. g. somatoblastische Sonderung — Heymons) erblicken wollen, wofür, ihrer Ansicht nach, folgende Gründe sprechen sollen: 1. Die Entwicklung des unteren Blattes kommt bei vielen Insekten nicht auf dem Wege einer Embolie zustande, 2. das untere Blatt ist bei den Pterygoten am Aufbaue des Mitteldarmes, welcher als ein Ektodermderivat zu betrachten ist, unbeteiligt. Auf das erste Argument haben wir schon vorher eine Antwort gegeben und darauf hingewiesen, daß Embolie kein spezifisches Zeichen des Gastrulationsaktes ist. Das zweite Argument fußt auf dem Kriterium der Rolle, welche einem gewissen Zellenkomplexe zukommt, während das Kriterium der Genese und Lage, welche bei Homologisierungen das erste Wort zu sprechen haben, nicht in Betracht gezogen werden. Letzteres ist daraus zu verstehen, daß Heymons diese Kriterien gewissermaßen fehlten, denn es waren ihm die erst später erschienenen Untersuchungen Philiptschenko's an *Isotoma* und Lignau's an *Polydesmus*, die den morphologischen Wert des unteren Blattes bei den Insekten ganz besonders klären, unbekannt, während die Entwicklung von *Scolopendra* und *Lepisma* wegen ihrer ausgesprochen diffusen Mitteldarmanlage weniger zu einer richtigen Deutung dieses Vorganges geeignet war. Angesichts dessen gewann bei Heymons das Kriterium der Rolle die Vorderhand, und weil nach ihm, gegen die Angaben älterer Autoren, das untere Blatt am Aufbaue des Mitteldarmepithels unbeteiligt ist, kann es kein Entoderm enthalten und somit kann auch seine Entwicklung nicht als Gastrulation gedeutet werden. Nun wissen wir aber heute, daß nicht nur das Kriterium der Genese und Lage, sondern auch das Kriterium der Rolle dafür spricht, die Entwicklung des genannten Blattes als einen Gastrulationsakt zu betrachten, indem in der neueren Literatur die Anschauung vorherrscht, daß aus einem Teile von ihm, dem Entoderm, das Mitteldarmepithel aufgebaut wird.

Aus dem Vergleiche der Insektenentwicklung mit derjenigen der Anneliden, Onychophoren und Myriopoden geht nun wohl sicher

hervor, daß die Ausbildung des unteren Blattes bei den ersteren entweder vollkommen oder wenigstens teilweise (abhängig davon, wie das Einwandern loser Zellen in den Dotter gedeutet wird) der centripetalen Sonderung bei den drei letzteren Tiergruppen entspricht; und da wir dieser bei den genannten Tiergruppen den Wert eines Gastrulationsaktes, nämlich der zweiten Gastrulationsphase, zugeschrieben haben, so ist dasselbe auch auf die Entwicklung des unteren Blattes bei den Insekten zu beziehen. Sobald nun das Oberflächenepithel bei den Insekten das untere Blatt und das lose Zellenmaterial ausgeschieden hat, ist es als reines Ektoderm zu bezeichnen, welche vollkommene Sonderung manchmal, angesichts der lange sich erhaltenden Gastralherde, erst ziemlich spät eintreten kann. Lange bevor dies eingetreten ist, hat sich während der Embryogenese das Oberflächenepithel der Insekten in ein dem Hüllenektoderm der Myriopoden homologes Hüllenepithel und ein dem Keimektoderm der letzteren homologes Keimepithel differenziert, wobei letzteres aus sich noch bei den Insekten das Amnion hervorgehen läßt. Dadurch erfährt das Hüllenektoderm bei den Insekten einen Zuwachs, das Keimektoderm dagegen eine weitere Einschränkung, die schon selbst durch die dem Dorsalorgane der Myriopoden und Collembolen homologe und sich auf einen großen Teil der Eioberfläche ausdehnende Serosa eine ganz gewaltige geworden ist.

Fassen wir nun kurz zusammen, was über die bis jetzt geschilderten und die Entwicklung des Insektenkörpers ganz besonders beherrschenden Vorgänge gehandelt wurde, so ergibt sich folgendes:

1. Die Entwicklung des Insektenkörpers wird hauptsächlich durch die superfizielle Furchung seines Eies bestimmt; wir finden aber in ihr deutliche Anklänge an die Entwicklung der Insektenvorfahren (der Anneliden), die als Reminiszenzen an die einst rein totale Eifurchung zu betrachten sind (centrifugale Sonderung oder erste Gastrulationsphase); andererseits begegnen wir in ihr gewissen Abweichungen von der Entwicklung der Myriopoden (nämlich der mächtigen Ausbreitung des Hüllenektoderms), durch welche sie einen Charakter gewinnt, wie er der aus der discoidalen Eifurchung hervorgehenden eigen ist.

2. Die behandelten Vorgänge lassen sich in zwei Haupterscheinungen zerlegen: Die centrifugale und die centripetale Sonderung. Die erstere ist eben eine Reminiszenz an die totale Furchung der Insektenvorfahren, und durch sie werden die Furchungszellen in die central gelegenen, primären Dotterzellen und in die an der Eioberfläche das Oberflächenepithel aufbauenden Zellen verteilt, wobei die genannten Dotterzellen den Macromeren der Anneliden entsprechen und als Entodermelemente zu betrachten sind, während das Oberflächenepithel den um die Macromeren gelegenen Micromeren der Anneliden gleichzustellen ist und ähnlich wie diese uns das Ektoderm mit den ihm eingelagerten Ento- und Mesodermzellen darstellt. Da nun die primären Dotterzellen dem Entoderm zugerechnet werden, ist konsequenterweise die centrifugale Sonderung als ein Gastrulationsakt, nämlich als die erste Gastrulationsphase zu betrachten.

Dieser Sonderung folgt hernach die centripetale Sonderung, die bei den Anneliden in der Verlagerung der Urmesoderm- und der kleinen Entodermzellen in das Eiinnere ihren Ausdruck findet und bei den Insekten ihr Homologon in der Entwicklung des aus Ento- und Mesodermzellen bestehenden unteren Blattes, wie auch im Einwandern

der sekundären Dotterzellen (bei manchen Apterygoten) hat. Da es sich bei der centripetalen Sonderung nicht nur um die Verlagerung von Mesodermzellen, sondern auch um diese von Entodermzellen unter das Oberflächenepithel handelt, so ist diese Sonderung ebenfalls als ein Gastrulationsakt und zwar als die zweite Gastrulationsphase aufzufassen.

3. Das Verhalten des Entoderms ist ein zweifaches: Ein Teil von ihm, welcher durch die primären Dotterzellen repräsentiert ist, nimmt keinen Anteil am Aufbaue des Insektenkörpers und degeneriert, er ist somit als transitorisches oder Dotterentoderm zu bezeichnen; in wiefern die sekundären Dotterzellen diesem Schicksale anheimfallen, sind sie auch dem Dotterentoderm zuzurechnen. Ein zweiter Teil des Entoderms, welcher dem unteren Blatte angehört und das Mitteldarmepithel aufbaut, stellt uns das permanente oder das Keimentoderm dar; inwiefern die sekundären Dotterzellen dieselbe Aufgabe erfüllen, gehören sie ebenfalls dem Keimentoderm an.

4. Wie das Entoderm aus einem transitorischen und permanenten besteht, so ist auch das Ektoderm durch ein transitorisches und ein permanentes repräsentiert; aus dem ersteren sind die Embryonalhüllen (Serosa und Amnion) aufgebaut, und deswegen ist es als Hüllenektoderm zu bezeichnen, während das zweite die definitive äußere Begrenzung des Insektenkörpers herstellt und Keimektoderm zu nennen ist. Die äußerst mächtige Ausbreitung des Hüllenektoderms hat den Insekten, im Vergleiche mit den älteren Myriopoden, eine Entwicklungsweise aufgedrängt, die eine gewisse Annäherung an diejenige aufweist, die durch die discoidale Furchung bedingt wird.

5. Das Mesoderm, welches uns in Form von zwei Seitenstreifen erscheint, ist ähnlich wie bei allen Prostoniern, als ein Entomesoderm aufzufassen.

6. Auf Grund neuerer Forschungen, die mit denjenigen älterer Autoren übereinstimmen, ist der Körper sämtlicher Insekten (nicht nur der Apterygoten, wie Heymons meinte) aus den Derivaten aller drei Keimblätter, des Ekto-, Ento- und Mesoderms aufgebaut, wobei in manchen Fällen dem Entoderm eine ziemlich unansehnliche Rolle (Aphiden, Cocciden) zukommen kann.

Durch dieses Vorgehen haben wir die Embryogenese der Insekten der Keimblättertheorie eingeordnet, und wir glauben, daß dies auf eine Weise geschehen ist, die sich aus den derzeit vorliegenden Tatsachen am ungezwungendsten ergibt. Allerdings sind wir uns dessen bewußt, daß unsere Schlüsse nur Wahrscheinlichkeitsschlüsse und keine anderen, wie sie überhaupt bei derartigen Betrachtungen sein können, und daß neue Tatsachen noch so manches an unserem Versuche zu ändern haben werden.

Um über die auf den vorangehenden Seiten gezogenen Homologien einen besseren Überblick zu gewinnen, erlauben wir uns drei Schemen vorzuführen, die uns einen Anneliden- (*Nereis*, *Amphitrite*), einen Myriopoden- (*Scolopendra*) und einen Insekten-Embryo darstellen. Im Einnehmen liegen bei den Anneliden (Fig. 101 A) die entodermalen Macromeren (*ma*), bei den Myriopoden (Fig. 101 B) die Dotterpyramiden mit ihren Kernen (*p*), beiden Insekten (Fig. 101 C) die primären Dotterzellen (*z*), die den Dotter sekundär abgefurcht haben. Alle diese Gebilde sind nach der vorangehenden Darstellung einander homolog und Entodermgebilde, ihre Sonderung entspricht der ersten Gastrulations-

phase. Am Blastoporus (*bl*) finden wir bei den Anneliden die kleinen Ento- und Mesodermzellen (*mi*), an dem ihm bei den Myriopoden

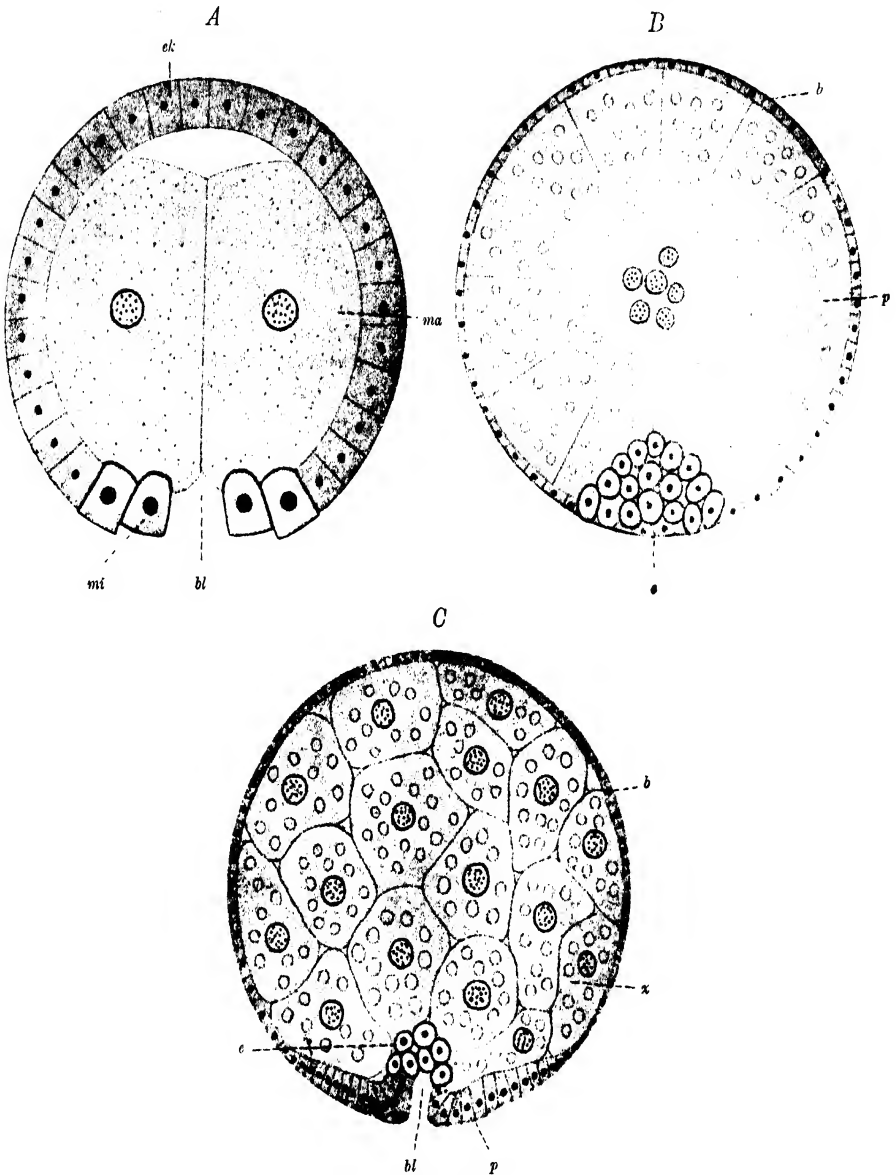


Fig. 101.

Schemen zur Erläuterung der Keimblätterfrage. A bei den Anneliden; B bei den Myriopoden (*Scolopendra*); C bei den Insekten; *ek* Ektoderm; *ma* Macromeren; *mi* Micromeren; *bl* Blastoporus; *b* Ektoderm; *p* Dotterpyramiden; *c* Cumulus primitivus; *e* unteres Blatt; *p* Keimektoderm; *z* Dotterzellen (A u. B aus Hirschler nach Heymons; C nach Hirschler).

homologen Cumulus (*c*) und am Boden des rinnenartigen Blastoporus der Insekten (*bl*) — der hier im Querschnitte zu sehen ist — ebenfalls

dieselben Zellen (*e*), deren Verlagerung in das Eiinnere die zweite Gastrulationsphase ausmacht. Sonst ist der Annelidenembryo und der Myriopodenembryo von außen durch das Ektoderm (*ek*, *b*) bedeckt, wobei am Myriopodenschema (Fig. 101 B) das Dorsalorgan (Hüllenektoderm), welches einen kleinen Teil der Eioberfläche einnimmt, weggelassen ist. In dieser Hinsicht unterscheidet sich von den ersteren bedeutend der Insektenembryo, denn er besitzt ein mächtiges Hüllen- (*b*) und ein verhältnismäßig kleines Keimektoderm (*p*). —

IV. Blastokinese und Entwicklung der äußeren Segmentierung des Keimstreifens.

Wir vereinigen in diesem Kapitel die Blastokinese und die äußere Segmentierung des Keimstreifens nicht deswegen, um dadurch auszudrücken, daß diese Vorgänge inniger miteinander zusammenhängen als mit anderen, die sich im Innern des Keimstreifens abspielen, sondern um hervorzuheben, daß es sich hier um Vorgänge handelt, die die äußere Form des Keimstreifens vor allem betreffen und auch methodisch gewöhnlich anders erforscht werden; denn während wir der Entwicklung der Keimblätter und der Organe am besten mit Hilfe der Schnittmethode nachgehen können, gewinnt man über den Verlauf der Segmentierung und der Blastokinese den genauesten Anschluß auf dem Wege, daß man die Eier oder die isolierten Keimstreifen, nach geeigneter Verfärbung (seltener *in vivo*), *in toto* betrachtet.

Unter Blastokinese (eine von Wheeler stammende Bezeichnung) verstehen wir gewöhnlich die Krümmungen, welchen der Insektenembryo während seiner Entwicklung unterliegt; zeitlich lassen sich aber die Krümmungen des Embryos in manchen Fällen nicht von seinem Längenwachstum und von seinen Lageveränderungen im Ei trennen, wodurch der Begriff der Blastokinese einen gewissermaßen verschwommenen Charakter gewinnt.

Was die Segmentierung des Keimstreifens betrifft, wollen wir im folgenden die zwei Haupttypen kennen lernen; nämlich denjenigen, bei welchem die definitiven Segmente von Anfang an angelegt werden, wie auch denjenigen, bei welchem sich diese erst allmählich aus den primären Segmenten (den Macrosomiten) entwickeln. Im Anschluß daran werden wir die Ausbildung der Körperanhänge behandeln und hier auf diejenigen einen Nachdruck legen; die vom phyletischen Standpunkte interessant erscheinen und uns über die Vergangenheit der Insekten Zeugnisse abgeben.

1. Die Blastokinese des Keimstreifens.

Obwohl die Blastokinese bei den einzelnen Insektenarten eine Reihe von Varianten aufweist, läßt sie sich, wie wir dies von vornherein betonen wollen, auf ein Grundschema zurückführen, welches wir herausgreifen werden, nachdem wir auch die Besonderheiten, die das genannte Schema mehr oder weniger verunreinigen, kennen gelernt haben; unsere Darstellung beginnen wir mit der Blastokinese von *Forficula* (nach Heymons), deren Keimstreifen ein superficieller ist und dessen Krümmungen uns als ein zur Einführung geeignetes Beispiel erscheinen. Der junge *Forficula*-Keimstreifen kommt an der

Ventralseite des ovalen Eies zu liegen, sein Vorderende liegt in einer bedeutenderen Entfernung vom vorderen Eipol, während sein Hinterende den hinteren Eipol umfaßt. Während der weiteren Entwicklung wächst der Keimstreifen bedeutend in die Länge aus, und da dabei sein Vorderende an der früheren Stelle liegen bleibt, muß sein Hinterende sich um den hinteren Eipol herum auf die Dorsalseite des Eies begeben und schließlich den vorderen Eipol erreichen. In dieser Lage sehen wir den Keimstreifen, dessen Ventralseite der schon geschlossenen Amnionhöhle zugekehrt ist und der an sich die Körpersegmente und Extremitäten entwickelt hat, auf Fig. 102 A abgebildet: Sein Kopfende kommt hier in der Mitte der Ventralseite des Eies zu liegen, während das zweite Maxillarsegment (Mx_2) annähernd am hinteren Eipol zu finden ist; die Thoracalgegend des Keimstreifens (Tha_3) und der vordere, größere Teil der Abdominalregion hat sich auf die Dorsalseite des Eies begeben, während die hintersten Abdominalsegmente den vorderen Eipol umgreifen und das Hinterende des Keimstreifens sogar auf die Ventralseite des Eies umgebogen ist. Im ganzen ist also der Keimstreifen von seiner Ventralseite betrachtet, die der Amnionhöhle zugewendet ist, convex gebogen und diese Krümmung, die mehr oder weniger ausgesprochen bei verschiedenen Arten zum Vorschein tritt, bezeichnen wir als Dorsalkrümmung des Keimstreifens. Der Begriff der Dorsalkrümmung ist rein von der Form des Keimstreifens abgeleitet und nicht von der Lagebeziehung, die zwischen dem gekrümmten Keimstreifen und den Regionen des Eies (vorderer und hinterer Eipol, Dorsal- und Ventralseite des Eies) herrscht. In unserem Beispiele ist der größte Teil des Keimstreifens mit seiner Ventralseite der Dorsalseite des Eies zugewendet; nichtsdestoweniger kennen wir Fälle, wo dorsalgekrümmte Keimstreifen größtenteils entweder dem hinteren Eipol oder der Ventralseite des Eies mit ihrer eigenen Ventralseite zugewendet sind. Wenn wir nun den Mechanismus eruieren wollen, durch welchen diese Dorsalkrümmung verursacht wurde, so würde vor allem zu fragen sein, durch welche Faktoren dies bedingt wird, daß das Vorderende des *Forficula*-Keimstreifens, während des ganzen Zustandekommens der Dorsalkrümmung, stets an derselben Stelle, nämlich annähernd in der Mitte der Ventralseite des Eies liegen bleibt und hier wie an etwas angestemmt erscheint, was die Verlagerung des größten Teiles des in die Länge auswachsenden Keimstreifens auf die Dorsalseite des Eies zur Folge hat. Auf diese Frage, deren Beantwortung den Ausgangspunkt einer Erklärung des Zustandekommens der Dorsalkrümmung ausmachen muß, finden wir bei Heymons keine Antwort, was wohl daraus zu erklären ist, daß uns derzeit die physiologische Seite dieses Vorganges überhaupt fast vollkommen unbekannt ist. Heymons geht nur von der Tatsache aus, daß das Vorderende des Keimstreifens fast keinen Lageveränderungen unterliegt, und da nun der Keimstreifen in die Länge wächst, muß er der Eiform, die durch das Chorion fixiert ist, sich anpassen. Dies hat seine Dorsalkrümmung zur Folge, wobei auch der Widerstand des Dotters nicht außer Acht zu lassen ist. Kurz gesagt, Heymons trachtet die Dorsalkrümmung als hauptsächlich durch zwei Faktoren verursacht zu betrachten, nämlich durch das Längenwachstum des Keimstreifens und durch den Widerstand des Chorions, dem sich der Keimstreifen anpassen muß. Wenn wir uns nun den dorsal gekrümmten *Forficula*-Keimstreifen ansehen, so hat diese Erklärung gewiß

ziemlich viel Bestechendes für sich, und es liegt kein Grund vor, den seitens Heymons' hervorgehobenen Faktoren, inwiefern es sich um die Entwicklung von *Forficula* und anderer Insekten handelt, die genannte Rolle abzusprechen. Allerdings muß betont werden, daß diese Erklärung des Zustandekommens der Dorsalkrümmung nicht für alle

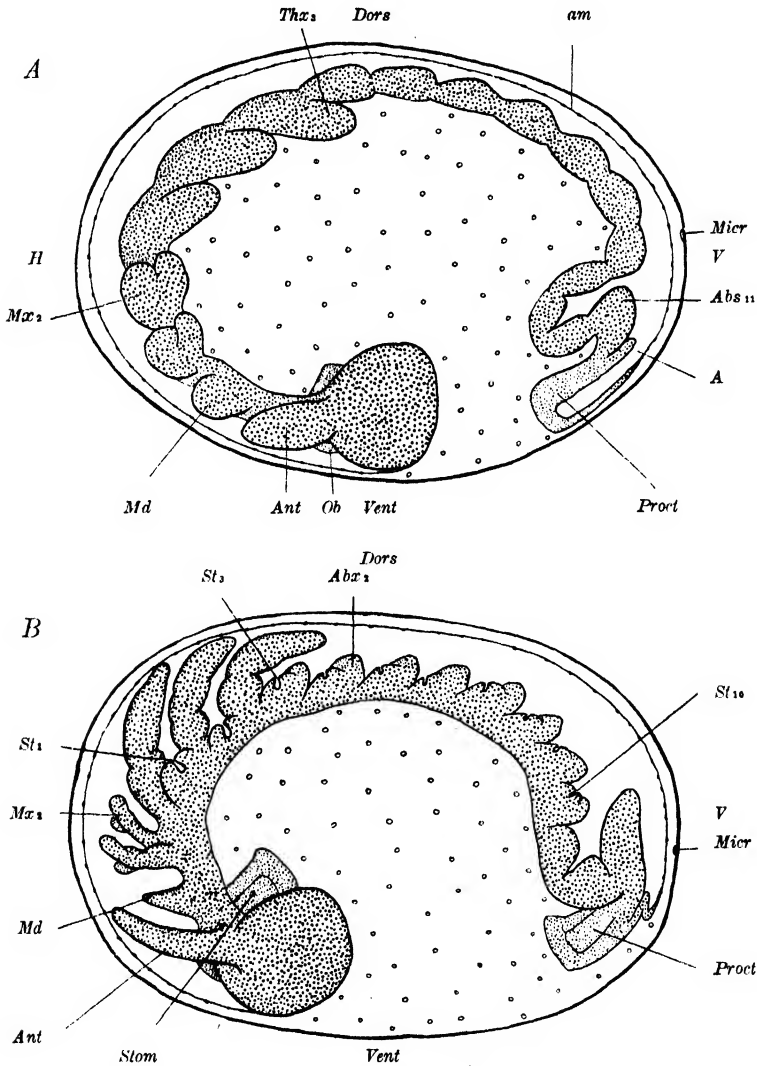


Fig. 102.

Forficula, Profilansichten von vier Entwicklungsstadien steigenden Alters (A—D) zur Erläuterung der Blastokinese des Keimstreifens. *Dors* Dorsal-, *Vent* Ventralseite des Eies; *H* Hinter-, *V* Vorderende des Eies; *am* Amnion; *ser* Serosa; *Micr* Micropyle;

Insektenarten gelten kann; denn wir kennen solche (z. B. die Lepidopteren), bei denen, wie bei *Forficula*, eine ganz typische Dorsalkrümmung zum Vorschein kommt, obwohl das Vorderende des Keimstreifens Lageveränderungen unterliegt und der Keimstreifen überhaupt in einer bedeutenden Entfernung von der Eioberfläche und von

dem Chorion gelegen ist. Diese Tatsachen berechtigen eher, wie uns scheint, zur Annahme, daß das Zustandekommen der Dorsalkrümmung, die bei allen Insekten in mehr oder weniger ausgesprochener Form auftritt, vor allem durch Faktoren bedingt wird, die uns einstweilen unbekannt und erst in der Zukunft aufzudecken sind.

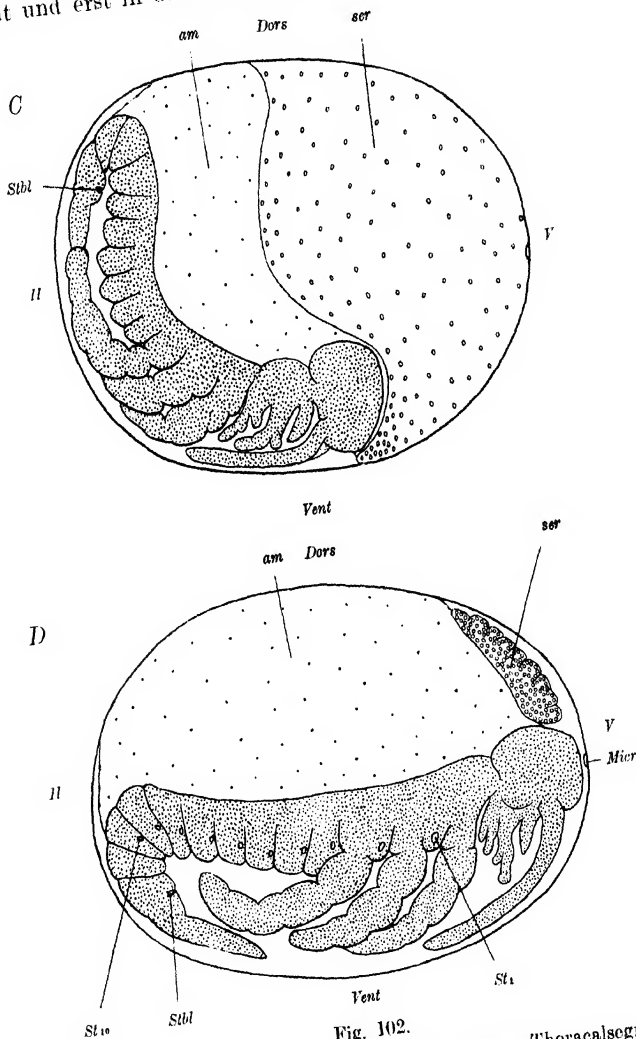


Fig. 102.

Md Mandibular-, *Mx*₂ 2. Maxillarsegment, *Thx*₃ drittes Thoracalsegment; *Ant* Antenne; *Abs*₁₁ elftes Abdominalsegment; *Ob* Oberlippe; *Stom* Stomo-, *Proct* Proctodaeum; *A* Anus; *St* Stigma; *Sibl* Stinkblase (nach Heymons).

Kehren wir nun aber zum *Forficula*-Keimstreifen zurück, wie er auf der zuletzt genannten Figur abgebildet ist: Wir bemerken hier, daß, obwohl der größte Teil dieses Keimstreifens convex gebogen ist, so zeigt uns sein hinterstes Körperende eben eine direkt entgegengesetzte, konkave Krümmung, die sich kurz hernach einstellt, sobald

der Keimstreifen seine größte Länge erreicht hat. Durch diese letztere Krümmung, die als Caudalkrümmung bezeichnet wird, wurde die Lage der zwei letzten Körpersegmente geändert, so daß sie mit ihrer Ventralseite nicht dem Eichorion respective dem Amnion, sondern der Ventralseite des dritten und vierten Abdominalsegmentes (von hinten gerechnet) jetzt zugewendet sind. Eine mechanische Erklärung dieser Caudalkrümmung kann einstweilen auch nur auf Vermutungen beruhen. In dieser Hinsicht wäre anzunehmen, daß das Amnion dem weiteren Längenwachstum des Keimstreifens nicht nachhelfen konnte und eine der Dorsalkrümmung entgegengesetzte Krümmung, sobald seine Dehnung (die in der bedeutenden Abflachung des Amnionepithels seinen Ausdruck findet) ihr Maximum erreicht hat, am Hinterende des Keimstreifens hervorrief. Dabei wäre auch dies zu beachten, daß das Amnion vielleicht schon in diesem Stadium gewissen degenerativen Änderungen unterliegt, die seine Dehnbarkeit herabsetzen und die Tendenz nach einer Kontraktion in ihm steigern. Welche Faktoren hier also vor allem im Spiele sind, ist einstweilen nicht zu entscheiden; wir bemerken nur, daß während der weiteren Entwicklung der Keimstreifen und somit auch das Amnion einer Verkürzung unterliegt, wobei es unaufgeklärt bleibt, ob dabei nur das Amnion oder nur der Keimstreifen oder beide zusammen aktiv beteiligt waren. In diesem verkürzten Zustande sehen wir den *Forficula*-Keimstreifen auf Fig. 102 B: Er ist in der Entwicklung fortgeschritten, was am besten aus den verlängerten Anlagen der Antennen (*Ant*) und der Thoracalbeine zu erkennen ist, hat seine frühere Dorsalkrümmung und Caudalkrümmung beibehalten und erscheint nur deutlich verkürzt, was eine gewisse Verlagerung des Kopfendes gegen den hinteren Eipol nach sich zog. Diesem Stadium folgt nun eine ganz bedeutende Änderung in der Lage und Form des Keimstreifens, die in der Literatur unter dem Namen Umrollung bekannt ist. Dieser Vorgang wird dadurch eingeleitet, daß das Amnion (worüber schon im vorangehenden Kapitel gehandelt wurde) mit der Serosa verlötet, wobei es an dieser Stelle zu der sog. Hüllensprengung kommt, die schließlich die Entwicklung des Dorsalorganes zur Folge hat. Gleichzeitig mit dieser Hüllensprengung unterliegt der Keimstreifen einer weiteren Verkürzung und Verlagerung, die zunächst dazu führt, daß sein Kopfende sich gegen den vorderen Eipol verschiebt, während sein kaudal gekrümmtes Hinterende etwas dorsalwärts vom hinteren Eipole zu liegen kommt. In dieser Lage sehen wir den Keimstreifen auf Fig. 102 C. Die Serosa (*ser*) hat sich auf die vordere Eihälfte zurückgezogen, während das Amnion (*am*) den von ihr verlassenen Teil der Eioberfläche bedeckt. Während der weiteren Entwicklung begibt sich der ganze Keimstreifen auf die Ventralseite des Eies; sein Vorderende (Fig. 102 D) kommt dadurch am vorderen Eipol, sein gekrümmtes Hinterende am hinteren Eipol zu liegen. Dorsalwärts vom Kopfe bemerken wir das seröse Dorsalorgan (*ser*), während dorsal und lateral die Dotteroberfläche durch das Amnion (*am*) bedeckt ist. Die Caudalkrümmung, die schon an dem dorsalgekrümmten Keimstreifen angelegt wurde, bleibt hier während und nach vollzogener Umrollung erhalten; und indem sie sich nach vorn ausdehnt und den ganzen Embryo umfaßt, geht sie in die sog. Ventralkrümmung über, die für den schlupffreien *Forficula*-Embryo charakteristisch ist. Von einer echten Ventralkrümmung sprechen wir dann, wenn der ganze Embryo seiner Länge

nach und in bezug auf seine Ventralseite konkav eingekrümmt erscheint.

Während uns die Embryogenese von *Forficula* einen Fall darstellt, in welchem die Dorsal- und Ventralkrümmung in ausgesprochener, typischer Form auftritt, zeigen viele andere Insektenarten ein weniger typisches Verhalten, wobei sich ihre Blastokinese auch bezüglich anderer Einzelheiten von derjenigen bei *Forficula* unterscheidet. Es würde uns natürlich zu weit führen, wollten wir in dieser Hinsicht alle bekannten Varianten eingehend darstellen. Deswegen begnügen wir uns damit, wenigstens einige näher kennen zu lernen.

Die Blastokinese von *Donacia* wird uns Gelegenheit geben, manche Einzelheiten vorzuführen, die uns einen genaueren Aufschluß über die Variabilität geben werden, welcher die Blastokinese bei verschiedenen Insektenarten unterliegen kann. Bei diesem Käfer liegt der junge Keimstreifen an der Ventralseite des Eies, oberflächlich auf dem Dotter, ähnlich

wie derjenige von *Forficula*. Sobald es zur Entwicklung der hinteren Amnionfalte kommt, wird sein Hinterende dorsalwärts eingebogen und in den Dotter eingekeilt. Annähernd dieselbe Form behält der Keimstreifen auch dann, wenn es schon zur Trennung des Amnions von der Serosa gekommen, was auf Fig. 103 A zu sehen ist. Die genannte Einkrümmung seines Hinterendes bedeutet

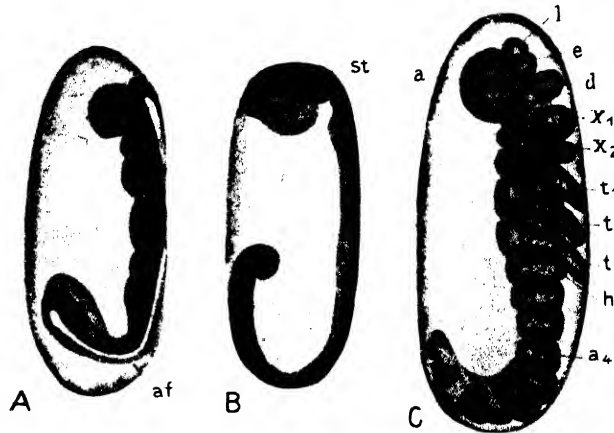


Fig. 103.

Donacia, Profilansichten dreier Entwicklungsstadien steigenden Alters (A—C) zur Erläuterung der Blastokinese des Keimstreifens. af Amnion; st Stomodaeum; a Kopf-lappen; l Labrum; e Antenne; d Mandibulum; X_1 , X_2 erste, zweite Maxille; t_1 — t_3 Gangbeine; h Anhang am 1. Abdominalsegment; a_4 viertes Abdominalsegment (nach Hirschler).

den Beginn der Dorsalkrümmung. Wir bemerken, daß ihr Zustandekommen nicht durch den Widerstand des Eiohorions verursacht ist; denn das dorsal eingebogene Hinterende steht überhaupt in keinem Kontakte mit der genannten Eimembran. Hernach findet ein bedeutendes Längenwachstum des Keimstreifens statt, wodurch sein Vorderende (Fig. 103 B) nach vorn geschoben wird und den vorderen Eipol umfaßt, während sein Hinterende eine superficielle Lage gewinnt und weit auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagen erscheint. In diesem Stadium hat das Längenwachstum und die Dorsalkrümmung des Keimstreifens ihr Maximum erreicht; und wenn wir jetzt ihr Zustandekommen und die Lage des Keimstreifens mit den entsprechenden Vorgängen und Zuständen bei *Forficula* vergleichen, so ergibt sich folgendes: Während beim Zustandekommen der Dorsalkrümmung bei *Forficula* das Vorderende des Keimstreifens an eine bestimmte Stelle

fixiert war, unterliegt es bei *Donacia* Verschiebungen gegen den vorderen Eipol; während bei *Forficula* nichts dagegen spricht, die Entwicklung der Dorsalkrümmung auf den Widerstand des Chorions zurückzuführen, würde diese Deutung aus den vorher genannten Gründen für *Donacia* nicht zutreffen. Die Verschiedenheiten im Verhalten des Vorderendes des Keimstreifens bei *Forficula* und *Donacia* hatten zur Folge, daß der dorsalgekrümmte Keimstreifen der ersteren Art größtenteils auf der Dorsalseite des Eies gelegen ist, während er bei *Donacia* größtenteils auf der Ventralseite des Eies zu liegen kommt. Schließlich wäre hier noch ein Unterschied hervorzuheben, nämlich dieser, daß bei *Forficula* während der Dorsalkrümmung eine Caudalkrümmung entwickelt wird, während bei *Donacia* am dorsal gekrümmten Keimstreifen keine Caudalkrümmung zum Vorschein tritt. Der weitere Lauf der Blastokinese ist bei *Forficula* und *Donacia* in dieser Hinsicht übereinstimmend, daß ähnlich wie bei der ersteren, so auch bei der letzteren der Keimstreifen einer Verkürzung unterliegt, wie sich dies aus Fig. 103 C ergibt. Das Vorderende des Keimstreifens hat sich hier auf die Ventralseite des Eies zurückgezogen, das Hinterende ist im Gange, die Dorsalseite des Eies zu verlassen. Auf dieses Stadium folgt nun ein solches, in welchem der Keimstreifen vollkommen gerade gestreckt erscheint, wobei sein Vorderende am vorderen, sein Hinterende am hinteren Eipole gelegen ist, um während der weiteren Entwicklung eine Caudalkrümmung aufzuweisen, die auch bei der schlupffreien Larve zu finden ist. Vergleichen wir nun die Umrollung, d. i. den Übergang aus der Dorsalkrümmung in die Ventralkrümmung bei *Forficula* und *Donacia*, so sind hier folgende Unterschiede festzustellen: *Forficula* fehlt das Stadium eines gerade gestreckten Keimstreifens, während es *Donacia* zukommt; bei *Forficula* wird die Ventralkrümmung schon während der Dorsalkrümmung durch die Caudalkrümmung eingeleitet, während sich letztere bei *Donacia* erst an dem gerade gestreckten Keimstreifen entwickelt; bei *Forficula* geht die Caudalkrümmung schließlich in eine typische Ventralkrümmung über, während bei *Donacia* die zuletzt genannte Krümmung auf dem Stadium der Ventralkrümmung stehen bleibt.

Um etwas ausführlicher der Variabilität der Blastokinese bei den Insekten nachzugehen, betrachten wir sie zunächst nicht, wie in den beiden vorangehenden Fällen, an superficiellen, sondern an invaginierten Keimstreifen der Cocciden, nach der Darstellung von Poluszyński (Fig. 104). Die einzelnen Stadien können wir hier nur an Parasagittal- und Sagittalschnitten durch das Ei verfolgen; denn die immerse Lage des Keimstreifens macht sein Stadium auf dem Wege der Besichtigung des Eies in toto unmöglich und ein Herauspräparieren der Keimstreifen aus dem Dotter könnte, abgesehen von der Mühsamkeit eines solchen Vorgehens, die natürliche Form der Keimstreifen ändern und würde uns dabei über die Lagebeziehung der Keimstreifen zu den Eiregionen keinen Aufschluß geben. Fassen wir nun das jüngste Stadium, Stadium A, ins Auge, so finden wir an der Eioberfläche das flache Oberflächenepithel, welches auf der Ventralseite des Eies (*v*) und in der Nähe des hinteren Eipoles (*hp*) in eine Einstülpung übergeht, deren Wand aus einem hohen Epithel aufgebaut ist, während dem blinden Ende dieser Einstülpung ein Häufchen von Zellen aufsitzt, das uns die Genitalanlage (*gz*) darstellt. Im Inneren des Eies bemerken wir einige Dotterzellen, dagegen in der Nähe des vorderen Eipoles

einem Zellenhäufchen (*myc*), aus welchem sich hernach das Pilzorgan (das Mycetom) entwickelt. Im älteren Stadium (Stadium B) hat die genannte Einstülpung bedeutend an Länge zugenommen; und wir können jetzt an ihr zwei Blätter unterscheiden, die am distalen Ende, welchem die Genitalanlage (*gz*) angeschmiegt liegt, ineinander übergehen. Das der Ventralseite (*v*) zugekehrte Blatt stellt uns den Keimstreifen (*ek*), das der Dorsalseite des Eies (*d*) zugekehrte Blatt das Amnion (*am*) dar; der Keimstreifen erscheint uns also zuerst gerade gestreckt, wobei seine Längsachse annähernd parallel zu derjenigen des Eies verläuft. Aus der weiteren Entwicklung ergibt sich, daß sein Hinterende dem vorderen, sein Vorderende dem hinteren Eipole zugewendet ist. Im älteren Stadium (C) erscheint uns der Keimstreifen schon S-artig gebogen; sein Vorderende weist eine leichte Dorsal- sein Hinterende eine leichte Caudalkrümmung auf. Im Stadium D hat er deutlich an Länge zugenommen, die Dorsalkrümmung des Vorderendes ist unverändert geblieben, die Caudalkrümmung tritt dagegen viel stärker hervor. Zwischen dem Stadium D und E ist das Längenwachstum des Keimstreifens weiter gegangen, und die wichtigste Änderung, die hier wahrzunehmen ist, beruht darauf, daß die Dorsalkrümmung des Vorderendes viel ausgesprochener erscheint, um im nächsten Stadium (F) noch stärker hervorzutreten; im Stadium F hat der Keimstreifen seine größte Länge erreicht, und sein äußerstes Hinterende unterlag darunter auch einer schwach angedeuteten Dorsalkrümmung. Von diesem Stadium angefangen beginnt der Keimstreifen sich zu verkürzen, was schon deutlich am Stadium G zu bemerken ist. Der größere vordere Abschnitt des Keimstreifens erscheint hier gerade gestreckt, der Kopf kommt gerade am hinteren Eipol zu liegen, während der hintere kürzere Abschnitt seine kaudale Krümmung behalten hat. In diesem Stadium sind das Amnion (*am*) und die Serosa (*ser*) noch in ihrem früheren Zustande erhalten, während es im Stadium H schon zur Hüllensprengung gekommen und der Keimstreifen im Begriffe ist, sich umzurollen. Dies verursacht eine Änderung in der Form und in der Lage des Embryos: Sein Vorderende, welches das Stomodaeum (*St*) kennzeichnet, wurde in die Länge ausgezogen und auf die Ventralseite (*v*) des Eies verlagert; es geht gegen den vorderen Eipol in das platte Amnionepithel über, welches in sich eine dickere Zellenplatte (*ser*) beherbergt, die uns die kontrahierte Serosa darstellt. Der ganze Keimstreifen macht einen Eindruck, als ob er über dem Dotter nach hinten (gegen den hinteren Eipol) gezogen wird, und dies würde als Ursache dessen zu betrachten sein, daß der kaudal eingekrümmte Endabschnitt jetzt kürzer als im Stadium G erscheint; an das hintere Ende des Keimstreifens schließt die nach erfolgter Hüllensprengung von neuen entstandene, hintere Amnionfalte (*am*) an, deren äußeres Blatt nach vorn den vorderen Eipol (*vp*) umgreift und ventralwärts in die Serosaplatte (*ser*) übergeht. Während der weiteren Entwicklung folgt dem Vorderende des Keimstreifens auf die Ventralseite des Eies der größte Teil des Keimstreifens und es kommt schließlich, indem dieses Ende sich immer mehr gegen den vorderen Eipol vorschiebt, an diesem zu liegen. In solcher Lage finden wir den Embryo im Stadium I: Das Vorderende, welches durch das Stomodaeum (*St*) markiert ist, hat den vorderen Eipol erreicht, über ihm finden wir die zu einem Dorsalorgane (*do*) verbackene Serosa liegen; der größte Teil des Keimstreifens liegt jetzt auf der Ventralseite des Eies und unter dem Dotter, während

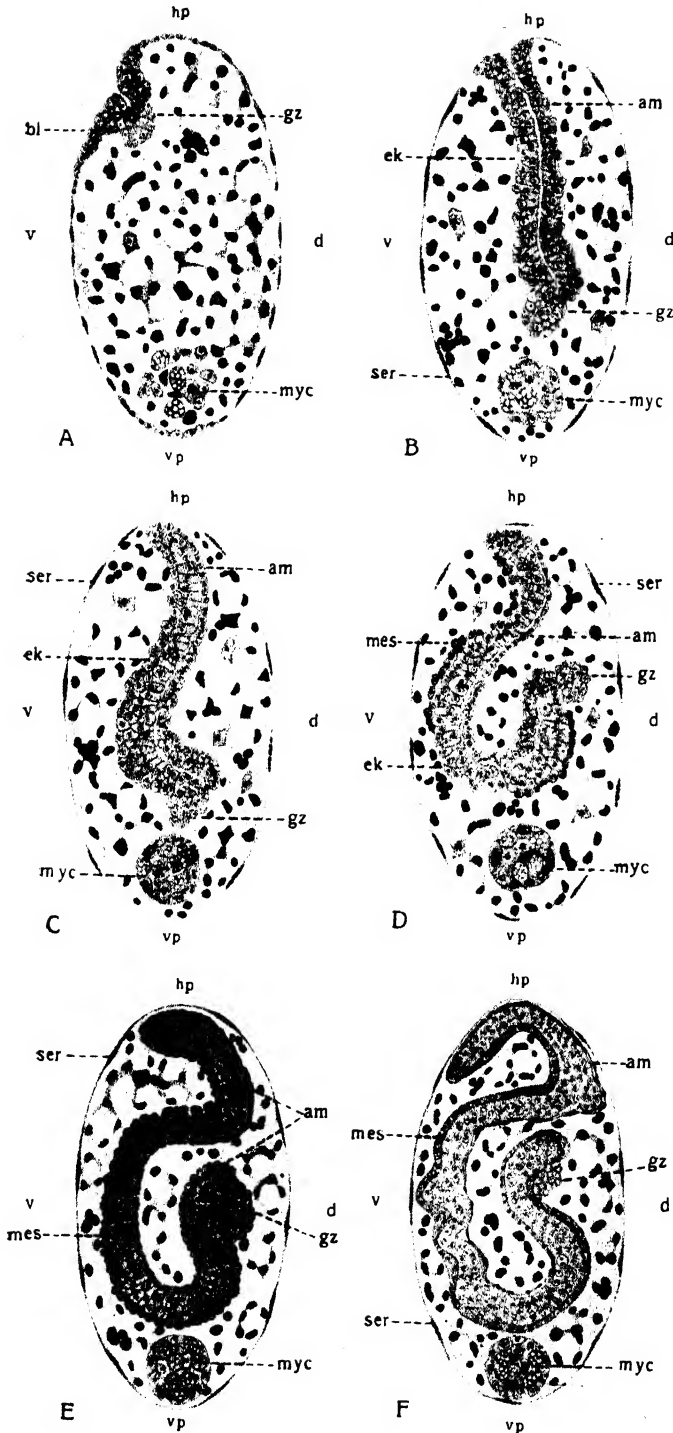


Fig. 104.

Eine Coccidia; Sagittalschnitte; neun Stadien (A—I) steigenden Alters zur Erläuterung der Blastokinese des Keimstreifens. *hp* hinterer, *vp* vorderer Epipol; *d* Dorsal-, *v* Ventralseite; *bl* Anlage des Keimstreifens und des Amnions; *gz* Geschlechtszellen; *myc* Mycetom; *ek* Ektoderm; *am* Amnion; *ser* Serosa; *mes* Mesoderm; *st* Stomodaeum; *pr* Proctodaeum; *ne* Nervensystem; *do* Dorsalorgan (nach Poluszyński).

er im Stadium H noch vornehmlich über diesem zu liegen kam; nur sein Hinterende ist noch auf die Dorsalseite des Eies umgerollt, wobei die Kaudalkrümmung desselben vollkommen verschwunden ist. Die weiteren Stadien der Blastokinese wurden nicht verfolgt; wenn wir aber die zuvor geschilderten, die mit der Blastokinese der Aphiden weitgehend übereinstimmen, mit den nämlichen Vorgängen bei *Forficula* und *Donacia* vergleichen, so ergibt sich folgendes: Bei *Forficula* wird der Keimstreifen, während der Umrollung, von der Dorsalseite des Eies

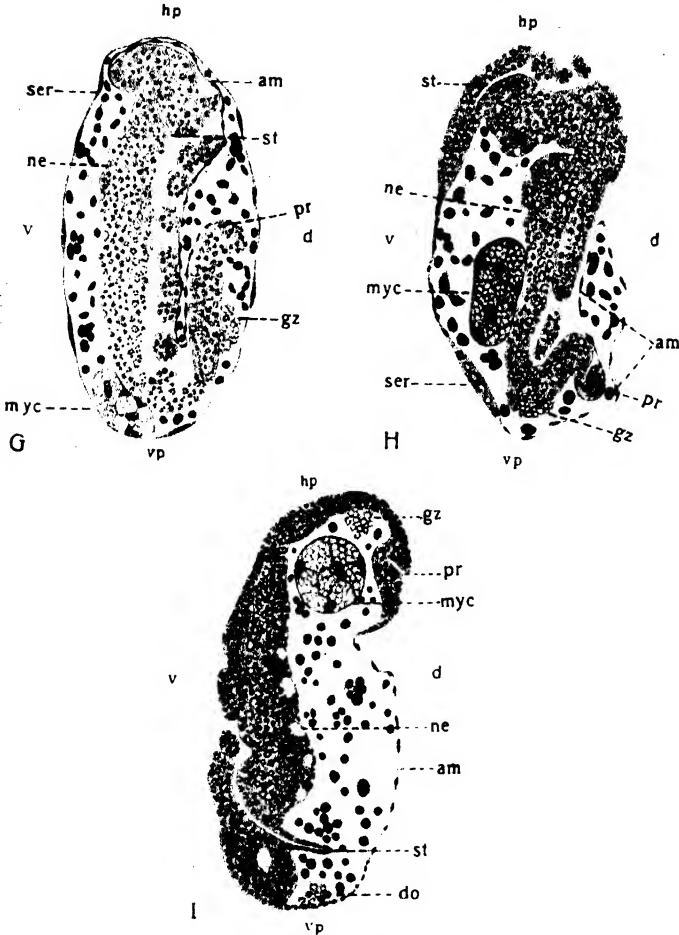


Fig. 104.

auf seine Ventralseite verlagert; diesem Vorgange entspricht bei den Cocciden die Verlagerung des Keimstreifens aus dem Einnern auf die Ventralfläche, wobei wir bei *Donacia* mit einer Verlagerung, die so ausgesprochen erscheinen würde, überhaupt nicht zu tun haben. Daraus folgt, daß die Stadien bei *Forficula* und den Cocciden, von welchen diese Verlagerung ausgeht, als gleichwertig zu betrachten sind; nun ist aber der *Forficula*-Keimstreifen in diesem Stadium gerade vorbildlich dorsal gekrümmt, während bei den Cocciden nur das vordere Viertel (Stadium F) eine Dorsalkrümmung aufweist und die

hinteren drei Viertel eine Kaudalkrümmung zeigen, die wegen ihrer Mächtigkeit eher mit einer Ventralkrümmung zu vergleichen wäre. Weiter ist festzustellen, daß, indem die Kaudalkrümmung bei *Forficula* während der Umrollung erhalten bleibt, dieselbe bei den *Cocciden* spurlos verschwindet; auf Grund der Aphidenentwicklung ist zu erwarten, daß auch der *Cocciden*embryo als gerade gestreckter zur Welt kommt, während bei *Forficula* eine ausgesprochene Ventralkrümmung zum Vorschein gelangt, die bei *Donacia*, schwächer ausgedrückt, nur in Form einer Kaudalkrümmung erscheint.

Diese drei Beispiele können uns gewissermaßen einen Aufschluß über die Variabilität geben, welchen die Blastokinese bei den Pterygoten unterliegen kann, und es scheint uns möglich, alle Fälle ungezwungen einem allgemeinen Schema einordnen zu können. Nach diesem Schema würden in der Blastokinese drei Hauptmomente zu unterscheiden sein: 1. Die Dorsalkrümmung (die mehr oder weniger ausgesprochen zum Vorschein treten kann), 2. die Umrollung, d. h. der Übergang des Keimstreifens aus der Dorsal- in die Ventralkrümmung und die 3. Ventralkrümmung (die bei manchen Arten als Kaudalkrümmung erscheinen oder auch vollkommen fehlen kann). Die Umrollung fällt bei den *Insecta amniota* mit der Hüllensprengung zeitlich zusammen, und es handelt sich hier um eine Formänderung des Keimstreifens, die rapide verläuft. Auf Grund dessen würde es nahe liegen, die Umrollung als durch die Hüllensprengung verursacht zu betrachten und letztere vielleicht auf eine übermäßige Ansammlung von Substanzen in der Amnionhöhle zurückzuführen. Man könnte vermuten, daß durch den Druck, den der Inhalt der Amnionhöhle auf das Amnion ausübt, dieses an die Serosa gepreßt und stark ausgedehnt wird; unterliegt nun dieser Druck einer Steigerung, so kommt es zum Platzen des Amnions und der Serosa, die nunmehr miteinander verlöten und, indem sie sich hernach kontrahieren, die Verlagerung und Formänderung des Keimstreifens verursachen, die wir als Umrollung bezeichnen. Dieser Vermutung wäre andererseits entgegen zu halten, daß den *Insecta amniota* (den Collembolen) eine typische Dorsalkrümmung, Umrollung und Ventralkrümmung zukommt, obwohl sie jeglicher Embryonalhüllen in dem Sinne, wie sie bei den meisten Pterygoten auftreten, vollkommen entbehren. Bezüglich der Collembolen ist aber nicht aus dem Auge zu verlieren, daß ihre Eier Häutungen unterliegen, was doch gewöhnlich, wenn wir die Häutungen der Arthropoden im allgemeinen betrachten, mit Wachstum, also mit Volumenvergrößerung zusammenhängt. Es ist also möglich, daß bei den Collembolen durch den vergrößerten inneren Druck diese Häutungen verursacht werden; und dann wäre es nicht auszuschließen, daß auch ihre Umrollung durch ähnliche Faktoren dirigiert wird, wie diejenige der Pterygoten. Auf diese Fragen werden erst speziell angestellte Untersuchungen eine sichere Antwort geben können; und wenn wir einstweilen nur die einzelnen Stadien der Blastokinese in bezug auf ihre Synchronie mit dem Verlaufe anderer embryogenetischer Vorgänge zusammenstellen, so scheinen hier folgende Korrelationen stattzufinden: Wir sehen nämlich, daß die Entwicklung einer Reihe von Gebilden, die sich an der Ventralseite des Embryos anlegen, wie der Segmente, der Extremitäten, des Nervensystems, eben mit der Dorsalkrümmung des Keimstreifens zusammenfällt, durch welche aber die Ventralseite des Keimstreifens ihre möglichst größte Ausdehnung gewinnt. Und umge-

kehrt, sobald der Keimstreifen in die Ventralkrümmung übergegangen ist, wodurch seine Dorsalregion an Größe zugenommen hat, erst dann kommt es gewöhnlich zum Rückenabschluß, zur Entwicklung des Herzrohres und der dorsalen Muskulatur, also kurz gesagt, zur Entwicklung solcher Gebilde, die dorsal im Embryo gelegen sind. Dieses zeitliche Zusammenfallen einer Reihe von Vorgängen einerseits mit der Dorsal- und andererseits mit der Ventralkrümmung, würde, wie uns scheint, dafür sprechen, daß diese Vorgänge in einer korrelativen Beziehung zu den einzelnen Krümmungen des Embryos stehen.

In den vorangehenden Zeilen haben wir uns vornehmlich mit der Blastokinese der Pterygoten beschäftigt und angegeben, daß die Collembolen dem allgemeinen Schema, welches wir früher aufstellten, sich aufs beste, was ihre Blastokinese betrifft, einordnen lassen. Es erübrigt nun noch auf die Blastokinese der Thysanuren einzugehen, da sie gewisse Besonderheiten zeigt, die wahrscheinlich durch die etwas eigentümliche Entwicklung der Embryonalhüllen verursacht ist. In dieser Hinsicht folgen wir der Darstellung Heymons', die uns über die Blastokinese von *Lepisma* und *Machilis* unterrichtet. Bei *Lepisma* kommt es zur Entwicklung einer ziemlich geräumigen Amnionhöhle, wobei der Keimstreifen, dessen Rand mit dem Amnion zusammenhängt, tief in das Eiinnere verlagert wird, während das Amnion hier nie mit der Serosa seinen Zusammenhang verliert. Dieser Komplex von Faktoren hat wahrscheinlich zur Folge, daß der *Lepisma*-Keimstreifen nicht die geringste Tendenz zu einer Dorsalkrümmung hat; in dem Stadium, welches demjenigen entspricht, in welchem bei anderen Insekten der Keimstreifen eine mehr oder weniger ausgesprochene Dorsalkrümmung aufweist, ist der *Lepisma*-Keimstreifen mit seiner Ventralseite der Ventralseite des Eies zugekehrt; sein mittlerer Abschnitt ist annähernd gerade gestreckt, während sein Hinterende eine Kaudalkrümmung, sein Vorderende dagegen eine analoge Cephalkrümmung aufweist. Während des Vorganges, der bei *Lepisma* der Hüllensprengung der Pterygoten entspricht und durch welchen der Keimstreifen wiederum auf die Eioberfläche gelangt, bleibt die Kaudalkrümmung erhalten, die Cephalkrümmung verschwindet dagegen, und der Keimstreifen erscheint dadurch wie taschenmesserartig gebogen. Die weitere Blastokinese bringt schließlich mit sich, daß die Kaudalkrümmung sich auf die vorderen Abdominalsegmente ausdehnt und auf diese Weise in eine ziemlich typische Ventralkrümmung übergeht.

Die Blastokinese von *Machilis* hat mit derjenigen von *Lepisma* so manches gemeinsame. Der zuerst auf der Eioberfläche liegende Keimstreifen wird hernach auf den Boden einer rinnenartigen, tiefen Einstülpung verlagert, wobei dann an ihm eine kaum angedeutete Dorsalkrümmung und eine deutlich entwickelte Kaudalkrümmung entwickelt sind. Die letztere ist permanenter Natur und geht zu Ende der Embryogenese in eine typische Ventralkrümmung über. Obwohl die Blastokinesen dieser beiden Thysanuren in manchen Einzelheiten von dem allgemeinen Schema abweichen, würde es doch, unserer Ansicht nach, zu weit gegangen sein, wenn man an die Homologie der einzelnen blastokinetischen Stadien bei ihnen und bei den Pterygoten zweifeln möchte. Das Fehlen einer Dorsalkrümmung bei *Lepisma* würde jedenfalls als ein abgeleitetes Verhalten zu betrachten sein, während die Kaudal- und Ventralkrümmung der Thysanuren zweifellos denjenigen der Pterygoten gleichzusetzen ist.

Die Blastokinese, die bei den Insekten in den Krümmungen und Verlagerungen des Keimstreifens ihren Ausdruck findet, ist für den sich entwickelnden Keimstreifen wahrscheinlich vor allem deswegen von

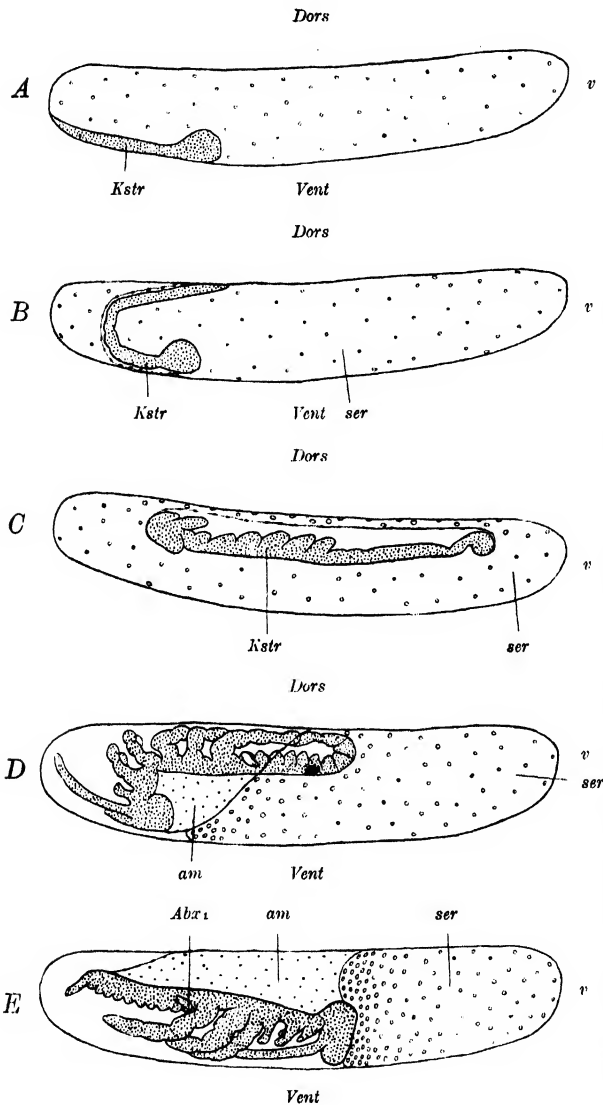


Fig. 105.

Gryllus, Profilansichten von fünf Entwicklungsstadien steigenden Alters (A—E) zur Erläuterung der Blastokinese des Keimstreifens. *Dors* Dorsal-, *Vent* Ventralseite; *V* vorderer Eipol; *Kstr* Keimstreifen; *ser* Serosa; *am* Amnion; *Abx*₁ Anhang am 1. Abdominalsegment (nach Heymons).

Wert, als sie ihn aus den Eiregionen, die mit der Zeit mit Stoffwechselprodukten überfüllt werden, in andere verlagert und dadurch in Kontakt mit frischen Dottermassen bringt, was für sein Gedeihen nur von Nutzen sein kann. Obwohl der Begriff der Blastokinese, streng genommen, nur von den Krümmungen des Embryos, nicht von seinen Verlagerungen abgeleitet ist, so ist es praktisch gewöhnlich unmöglich, beide von einander zu trennen; und dies gelingt gewissermaßen nur dann, wenn die Verlagerungen ausnahmsweise ganz bedeutende sind oder fast fehlen (wie z. B. bei den Collembolen), oder wenn sie Eigenartigkeiten zeigen, die mit den eigentlichen Krümmungen nicht im Zusammenhange zu stehen scheinen. Bezüglich der Verlagerungen wären im großen und ganzen zwei Hauptfälle zu unterscheiden, einer, der den meisten Insekten zukommt und dadurch charakterisiert ist, daß die

Medianebene des Keimstreifens, während er Verlagerungen unterliegt, annähernd ein und derselben Ebene angehört, die mit der Medianebene des Eies zusammenfällt, und ein zweiter, in welchem die

Medianebene des Keimstreifens während der einzelnen Verlagerungsstadien verschiedenen Ebenen angehört. Den ersten Fall, in welchem noch dazu die Verlagerungen ganz bedeutende sind und somit in einer reineren Form auftreten, repräsentiert uns die Entwicklung z. B. von *Gryllus* (nach Heymons): Kein Teil des Keimstreifens (wie z. B. das Vorderende bei *Forficula*) ist hier an eine bestimmte Stelle des Eies fixiert, er ist im Gegenteil als ganzes mobil; und da seine Größe im Verhältnisse zum Eivolumen geringer ist als gewöhnlich diejenige der Keimstreifen anderer Insekten, so findet er im Eie verhältnismäßig viel Raum und unternimmt ziemlich weite Wanderungen. Die beigelegten Abbildungen (Fig. 105), die uns zugleich auch seine Blastokinese illustrieren, geben uns über seine Wanderungen einen genügenden Aufschluß. Während dieser Wanderungen verhält sich nun der *Gryllus*-Keimstreifen in der Weise, daß seine Medianebene unabhängig von

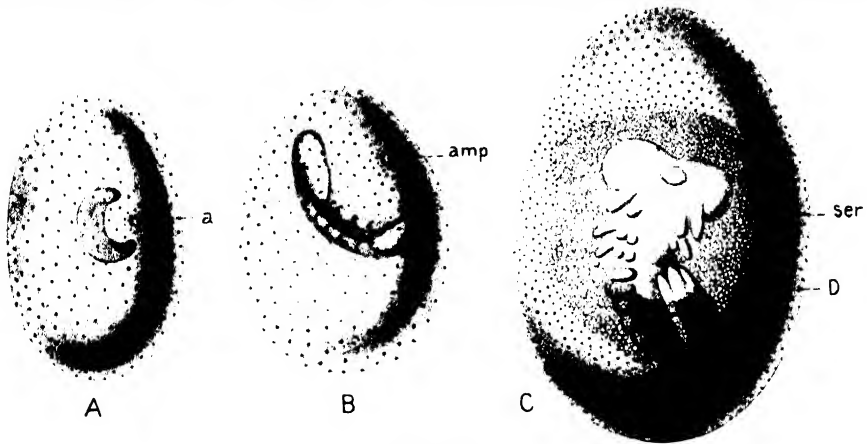


Fig. 106.

Lepisma, Totalansichten dreier Entwicklungsstadien (C stärker vergrößert) steigenden Alters (A–C) zur Erläuterung der Blastokinese des Keimstreifens. a, amp Amnionporus; ser Serosa; D Dotter (nach Heymons).

der Lage, die er im Eie einnimmt, immer mit der Medianebene des Eies zusammenfällt.

Der zweite Fall, wo die Medianebene des Keimstreifens während seiner Evolution im Eie verschiedenen Flächen nacheinander angehört, kann wiederum an Hand der *Lepisma*- und der Lepidopteren-Entwicklung erläutert werden. Die Medianebene des jungen *Lepisma*-Keimstreifens (Fig. 106 A) fällt meist mit der Medianebene des Eies zusammen. Dann unterliegt der Keimstreifen einer Schwenkung (Fig. 106 B), so daß sich jetzt beide Medianebenen miteinander schneiden, während hernach der Keimstreifen wiederum zu seiner früheren Lage zurückkehrt (Fig. 106 C); und es kommt dann schließlich dazu, daß beide Medianebenen zusammenfallen. Diese eigenartigen Evolutionen des Keimstreifens haben eigentlich nichts Gemeinsames mit seinen Krümmungen, und es handelt sich hier um Lageveränderungen, die möglicherweise durch das Verhalten der Embryonalhüllen verursacht werden.

Den zweiten Fall, nur in einer anderen Variante als bei *Lepisma*, haben wir auch bei manchen Lepidopteren, z. B. bei *Catocala* (nach Hirschler) repräsentiert. Das Ei dieses Schmetterlings hat die Form

eines Brotleibes und man kann an ihm eine obere kuppelartig gekrümmte und eine untere, flache Basalfläche unterscheiden. Fig. 107, 1a stellt uns das Ei schematisch von oben gesehen, 1b von der Seite gesehen dar; im Stadium 1a, b, in welchem die Dorsalkrümmung des Keimstreifens beginnt, steht die Medianebene des Keimstreifens senkrecht zur Basalfläche des Eies; diese Stellung behält sie auch im Stadium 2 a, b, in welchem die Dorsalkrümmung ihr Maximum erreicht

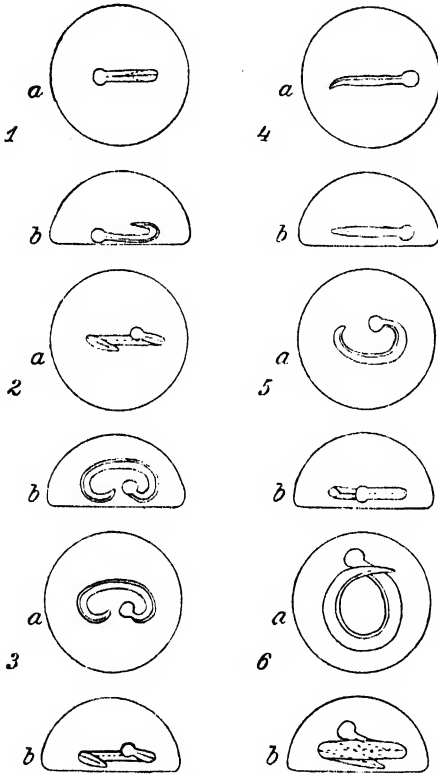


Fig. 107.

Catocala. Schemen zur Erläuterung der Blastokinese des Keimstreifens; sechs Stadien (1—6) steigenden Alters. a Ansicht von der Basalfläche des Eies; b Profilansicht des Eies; die im Keimstreifen gelegene, laufende oder punktierte Linie, deutet schematisch die Bauchganglienkette, respektive ihre Lage an, zur Unterscheidung der Dorsalseite des Keimstreifens von seiner Ventralseite; das verdickte Ende des Keimstreifens entspricht dem Kopfende (nach Hirschler).

hat, wobei zu bemerken ist, daß in unserem Schema die Ventralseite des Keimstreifens zur Unterscheidung von seiner Dorsalseite doppelt konturiert ist. Indem noch der Keimstreifen dorsal gekrümmt ist, macht er hernach (Stadium 3 a, b) eine Schwenkung, die dazu führt, daß seine Medianebene parallel zur Basalfläche zu liegen kommt. In dieser Lage unterliegt er einer Verkürzung und geht in den älteren Stadien (Stadium 5 a, b und 6 a, b), ohne Hüllensprengung, in die Ventralkrümmung über, in welcher er bis zum Auschlüpfen verharret.

Am Ende dieses Abschnittes wäre noch darauf einzugehen, ob bei anderen Tracheaten auch nicht während ihrer Embryogenese Vorgänge vorkommen, die sich mit der Blastokinese der Insekten vergleichen ließen. In dieser Hinsicht ist für uns besonders lehrreich die Embryogenese der Myriopoden. Bei diesen Tieren begegnen wir nämlich einer ausgesprochenen Dorsalkrümmung, Umrollung und Ventralkrümmung, kurz gesagt einer typischen Blastokinese, die sowohl für die Chilopoden (*Metschnikoff-Geophilus*, *Heymons-Scolopendra*), wie auch für die Diplopoden (*Heymons-Glomeris*, *Lignau-Polydesmus*) fest-

gestellt wurde. Ihre Blastokinese ist deswegen bemerkenswert, weil sie nicht mit Keimverlagerungen im Ei verbunden ist, die uns aus der Embryogenese der Insecta amniota (*Thysanura*, *Pterygota*) bekannt sind, und somit in ihrer primären, reinen Form auftritt. Da mit der Blastokinese der Myriopoden am weitgehendsten diejenige der ebenfalls hüllenlosen Collembolen übereinstimmt, so wäre daran

zu denken, daß das Erscheinen der Embryonalhüllen bei den Insekten den primären Modus der Blastokinese in vielen Fällen geändert hat und gewissermaßen zur Ursache der Keimverlagerungen wurde.

2. Die Entwicklung der äußeren Segmentierung und der äußeren Körperanhänge des Keimstreifens.

Bezüglich der Entwicklung der äußeren Segmentierung des Keimstreifens sind im allgemeinen zwei Anschauungen zu unterscheiden: Nach der einen kommt es am Keimstreifen, bei manchen Arten, zuerst zur Anlage einer primären Segmentierung, aus der sich erst allmählich die definitive entwickelt, während nach der zweiten der Keimstreifen schon von Anfang an in die definitiven Körpersegmente zerlegt werden soll. Wir beabsichtigen nicht, an dieser Stelle diese Anschauungen zu versöhnen; denn dies kann wohl am sichersten nur auf dem Wege von Nachprüfungen geschehen. Wir wollen nur die Möglichkeit hervorheben, daß die Entwicklung der Segmentierung bei sämtlichen Insekten vielleicht nicht in allen ihren Einzelheiten nach einem einheitlichen Schema verläuft, weswegen wir eben bei den einen Arten einer primären und definitiven Segmentierung begegnen, während es bei den anderen schon von Anfang an nur zur Entwicklung der letzteren kommt. Neben den genannten Varianten, deren Bestehen auf Grund der vorliegenden Tatsachen nicht zu leugnen ist, besitzt jedoch der Segmentierungsvorgang gewisse allgemein gültige Züge, indem sein erster Schritt Änderungen am Keimstreifen schafft, die wohl sämtlichen Insekten zukommen, während sein Abschluß dem Embryo eine Form verleiht, in welcher sämtliche Insektenarten weitgehend miteinander übereinstimmen.

Die Segmentierung setzt bei allen Insekten damit ein, daß das Vorderende des Keimstreifens bedeutend an Breite zunimmt und sich dadurch dem übrigen, größeren und nach hinten gelegenen Teile, der die Form eines Streifens beibehält, gegenüberstellt. Am vorderen Rande dieses in die Breite ausgewachsenen Vorderendes erscheint kurz hernach eine mehr oder weniger tiefe Einkerbung, die mit der Medianebene des Keimstreifens zusammenfällt, wodurch an diesem Ende zwei symmetrisch, links und rechts gelegene Lappen, die sog. Kopflappen, gebildet werden. Einen näheren Aufschluß über diese Vorgänge gibt uns Fig. 108, an welcher zunächst nur die äußere Kontur des Keimstreifens zu beachten und von den übrigen Einzelheiten abzusehen ist. Wir bemerken hier, daß das Vorderende des Keimstreifens (nach oben gerichtet) sich von den unmittelbar ihm folgenden Partien desselben durch seine bedeutendere Breite abhebt und daß es aus den lateral gelegenen Kopflappen besteht, zwischen welchen die vorher genannte, median gelegene Einkerbung zu sehen ist. Der übrige Teil des Keimstreifens hat im allgemeinen eine Streifenform, und er erscheint in seiner mittleren Region, die der künftigen Thoracalgegend entspricht, etwas breiter, um sich nach vorn, gegen die Maxillargegend, und nach hinten, gegen die Abdominalgegend, etwas zu verschmälern. Der junge Insektenkeimstreifen besteht somit zuerst aus zwei Abschnitten, der Kopflappenregion und der Streifenregion, die sich bei allen Insekten deutlich voneinander abheben und als die ersten zwei Segmente zu betrachten sind. Erst nachdem diese zwei Segmente angelegt sind, erscheinen die weiteren Körpersegmente, die nach den

Anschauungen derjenigen Forscher, welche eine primäre Segmentierung leugnen, nur aus dem Streifenabschnitte hervorgehen, während die Anhänger einer primären Segmentierung, wenigstens für gewisse Insektenarten, für die Zerlegung nicht nur des Streifen-, sondern auch des Kopflappenabschnittes in die definitiven Körpersegmente eintreten.

Wenden wir uns nun zuerst denjenigen Untersuchungen zu, die die Tatsachenbasis der ersteren Anschauung ausmachen. In dieser Hinsicht scheinen mir die gründlichen Studien Heymons', die die Entwicklung primitiver Pterygoten (Orthopteren und Dermapteren) betreffen, vor allem dazu geeignet zu sein, uns mit demjenigen Segmentierungsvorgange bekannt zu machen, der vom Anfange an zur Entwicklung der definitiven Körpersegmente führt. Es könnte vielleicht scheinen, daß in dieser Hinsicht eher die primitiveren Apterygoten, bei denen primäre Verhältnisse zu erwarten wären, den Ausgangspunkt unserer Darstellung ausmachen sollten. Da nun aber dies keineswegs der Fall ist, indem bei ihnen die Zahl der deutlich entwickelten Körpersegmente [sowohl bei *Lepisma* (Heymons), wie auch bei *Isotoma* (Philipschenko)] eine geringere ist als bei den Orthopteren, während der primäre Charakter der Segmentierung eben in der Entwicklung einer womöglich großen Anzahl zweifellos deutlich angelegter Segmente seinen Ausdruck findet, so scheinen uns die Orthopteren, trotz ihrer Zugehörigkeit zu den Pterygoten, vor allem denjenigen Forderungen zu entsprechen, die an ein Beispiel zu stellen sind, welches uns über das primäre Schema der Keimstreifensegmentierung zu unterrichten hat.

Bei den Orthopteren kommt es, nach Heymons, wie gesagt wurde, schon vom Anfange an zur Entwicklung der definitiven Körpersegmente, die aber nicht alle auf einmal angelegt werden, sondern von vorn nach hinten allmählich am Keimstreifen in Erscheinung treten. Das erste definitive Körpersegment ist uns bei diesen Insekten im Kopflappenabschnitt gegeben und wird seitens Heymons' als Oralsegment bezeichnet (Fig. 108, *Pro*). Diesem Segmente folgen nach hinten, der Reihe nach, folgende: Das Antennensegment (*De*), das Intercalarsegment (*Trc*), das Mandibularsegment (*Ma*), das erste (*Mx₁*) und zweite (*Mx₂*) Maxillarsegment, das erste (*Thx₁*), zweite und dritte Thoracalsegment, das erste (*Abx₁*) bis elfte (*Abx₁₁*) Abdominalsegment und als letztes das Analsegment (*Ans*). Nachdem nun der Keimstreifen seiner Länge nach in die definitiven Körpersegmente zerlegt wurde, zählt er bei den Orthopteren im ganzen 21 Segmente, die sich deutlich voneinander abgrenzen und, das Intercalarsegment ausgenommen, welches bei den Insekten überhaupt schwach entwickelt ist, keinen rudimentären Charakter tragen. Das Oral- und Analsegment zeichnen sich unter den übrigen Körpersegmenten dadurch aus, daß sie immer einheitlich erscheinen und in keine Felder respektive Platten zerlegt werden, wobei im Bereiche des ersteren nur die Mund- oder Stomodaealöffnung (*o*), dagegen im Bereiche des letzteren die Anal- oder Proctodaealöffnung gelegen ist. Nehmen wir dagegen ein jedes andere Körpersegment in betracht, so bemerken wir, was hauptsächlich deutlich an den 10 ersten Abdominalsegmenten zu sehen ist, daß es aus drei Platten, nämlich aus dem in der Symmetrieebene gelegenen Median- und aus den zu jeder Seite placierten Lateralfeldern besteht. An etwas älteren Entwicklungsstadien treten an der Oberfläche vieler Körpersegmente unpaarige oder paarige, knopfartige

Vorwölbungen auf, die uns die Anlagen der Körperanhänge darstellen. Im Bereiche des Oralsegmentes kommt es knapp vor der Mundöffnung zur Entwicklung einer unpaarigen (aus paarigen Anlagen hervorgehenden) Vorwölbung (*Obcl*), die als die gemeinsame Anlage des Labrums und des Clypeus zu betrachten ist. Diese Anlage zerfällt später der Quere nach in zwei rechteckige Gebilde, von denen das unmittelbar an die Mundöffnung angrenzende uns das Labrum, während das von dem letzteren nach vorn gelegene uns den Clypeus darstellt. Im Gegensatz zum Oralsegmente entwickeln alle folgenden Körpersegmente, das Intercalar- und Analsegment ausgenommen, paarige Anlagen der Körperanhänge, die zu beiden Seiten des Segmentes im Bereiche der Lateralfelder auftreten und durch die Medianfelder deutlich voneinander geschieden sind. Dem Antennensegmente (*De*) entspringen zwei zipfelfartige nach hinten gewendete Auswüchse (*Ant*), die Anlagen der Antennen, die an jungen Keimstreifen noch postoral zu liegen kommen, um erst während der weiteren Entwicklung ihre definitive, also präorale Lage zu gewinnen. Am Mandibularsegmente (*Md*) bemerken wir zwei längliche, fast die ganzen Lateralfelder einnehmende Vorwölbungen, die uns die Anlagen der Mandibeln darstellen. Aus den Lateralfeldern des ersten und zweiten Maxillarsegmentes (*Mx₁*, *Mx₂*) gehen aus jedem Felde drei Auswüchse hervor, von denen die zwei medianwärts gelegenen ziemlich klein sind, während der lateralwärts gelegene eine ziemlich anscheinliche Länge besitzt; in diesem letzteren haben wir die Anlage des Palpus labialis vor uns, während die beiden kleineren Vorwölbungen dem Lobus externus und dem Lobus internus entsprechen; sämtliche drei Anhänge sitzen zunächst auf einer gemeinen Basis, aus welcher sich erst hernach die beiden Basalglieder (Cardo und Stipes) der ersten Maxille entwickeln. Das zweite Maxillensegment (*Mx₂*) weist ganz dieselben drei Anhänge zu beiden Seiten auf, die

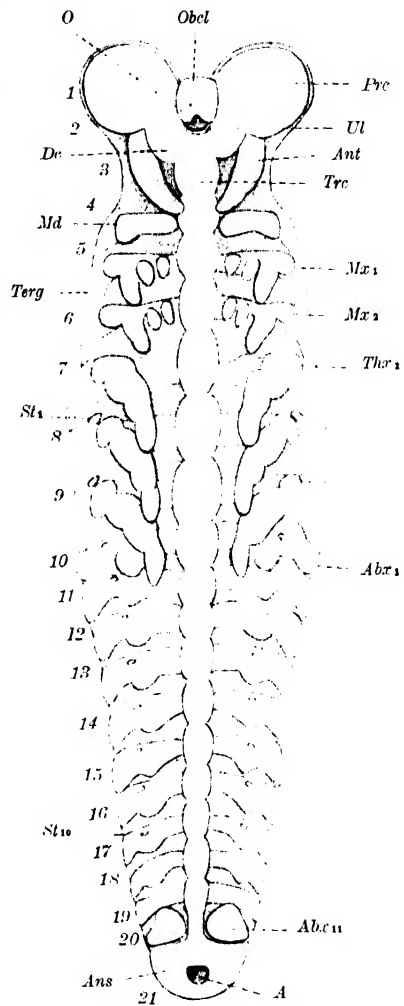


Fig. 108.

Keimstreifen eines Insekts von der Ventralseite gesehen, etwas schematisch dargestellt, im Anschluß an den Keimstreifen von *Gryllotalpa* gezeichnet. *Obcl* gemeinsame Anlage von Labrum und Clypeus; *O* Mundöffnung; *Pre* Kopflappen; *Ul* unterlippenartige Verdickung; *De* Antennensegment; *Ant* Antenne; *Trc* Intercalarsegment; *Md* Mandibel; *Mx₁*, *Mx₂* erste, zweite Maxille; *Thx₁* 1. Thoracalsegment; *Abx₁*, *Abx₁₁* 1., 11. Abdominalsegment; *Ans* Analsegment; *A* Anus; *Terg* Tergit; *St₁*, *St₁₁* Stigmen; 1–21 Körpersegmente (nach Heymons).

denjenigen des ersten Maxillensegmentes völlig homolog sind. Bemerkenswert ist hier die Tatsache, daß das Labium der Keimstreifen noch in Form von völlig getrennten und paarigen Maxillen erscheint, welche erst an älteren Entwicklungsstadien in das unpaarige Labium zusammen schmelzen. An den drei nächsten Thoracalsegmenten sehen wir ebenfalls zu beiden Seiten ziemlich mächtige Anhänge, zwei an jedem Segmente, die schon eine gewisse Segmentierung aufweisen und in denen uns die Anlagen der Gangbeine vorliegen. Was aber sowohl an diesem wie auch auf anderen Insektenkeimstreifen vor allem interessant erscheint und auf die Abstammung der Insekten von vielfüßigen, myriopodenartigen Formen hinweist, das ist die Anwesenheit kleiner Beinanlagen am ersten bis elften Abdominalsegmente. Von diesen Anlagen sind diejenigen des ersten Abdominalsegmentes etwas mächtiger entwickelt und besitzen die Form blasenartiger Auftreibungen, während die nach hinten folgenden unansehnlicher erscheinen und sich nicht so deutlich von der Oberfläche des Keimstreifens abheben. Am 10. Abdominalsegmente sind diese Anlagen fast nicht zu bemerken, während sie am elften (Abx_{11}) wiederum als ziemlich mächtige Gebilde auftreten; das Analsegment weist an jungen Keimstreifen überhaupt keine Vorwölbungen auf.

Sobald wir nun die Körperanhänge, wie sie am jungen Keimstreifen auftreten, kennen gelernt haben, fassen wir ihre Topographie wie auch ihre Homologie etwas genauer ins Auge. Wie sehen nämlich, wozu sich am besten die ersten Abdominalsegmente eignen, daß die kleinen Beinanlagen hier annähernd in der Mitte der Lateralfelder zu liegen kommen und sie gewissermaßen in einen medianen und lateralen Teil zerlegen, so daß wir zwischen den Beinanlagen in einem jeden Segmente drei Bezirke unterscheiden können, nämlich das Medianfeld und die beiden medianen Teile der Lateralfelder, während lateralwärts von ihnen die lateralen Abschnitte der Lateralfelder, an denen die Stigmen (St) zum Vorschein kommen, gelegen sind. Diese letzteren Abschnitte der Lateralfelder stellen uns paarweise, wie aus der weiteren Entwicklung hervorgeht, die Anlagen eines Tergites dar, während die drei median gelegenen Bezirke zusammen die Anlage eines Sternites ausmachen. Indem an den drei Kiefersegmenten (Mandibular-, erstes und zweites Maxillarsegment), an den drei Thoracal- und an den ersten zehn Abdominalsegmenten deutliche Tergite angelegt werden, entbehren ihrer das Antennen-, das Intercalar- und das elfte Abdominalsegment. Wenn wir nunmehr die ovale Anlage einer Mandibel, was ihre Lage betrifft, mit derjenigen der drei Vorwölbungen (Palpus, Lobus internus und externus) beider Maxillarsegmente vergleichen, so sehen wir, daß sowohl die erstere wie auch die drei letzteren das ganze Lateralfeld des Sternites einnehmen, was dafür sprechen würde, daß die Mandibularanlage allen drei Maxillaranhängen gleichwertig ist. Wenn wir nun weiter die Lage der Palpalanlagen mit derjenigen der Antennen- und der Gangbeinanlagen vergleichen, so bemerken wir, daß sie weitgehend übereinstimmen, was hauptsächlich in denjenigen Segmenten deutlich hervortritt, wo, wie in den Kiefer- und Thoracalsegmenten, neben den Sterniten auch Tergite angelegt werden; die Palpi und die Gangbeine liegen nämlich an der Grenze zwischen den Sterniten und Tergiten, was für eine Homologie der Palpi mit den distalen Teilen der Gangbeine spricht.

Fassen wir nun aber die Lage sämtlicher Anhänge ins Auge, so

erkennen wir, daß sie in dieser Beziehung ein zweifaches Verhalten aufweisen, indem sie entweder lateral- oder medianwärts von der Anlage des Nervensystems gelegen sind. Letzteres erscheint nämlich, worüber später eingehender zu sprechen ist, in Form eines Stranges, der vom Intercalarsegment bis zum elften Abdominalsegment unter den Medianfeldern gelegen ist, um sich vorn im Antennen- und Oralsegment und hinten im Analsegment in zwei Wülste aufzuspalten, die vorn beiderseits die Mund-, hinten dagegen die Analöffnung umfassen. Lateralwärts von der Anlage des Nervensystems sind nun alle Körperanhänge mit Ausnahme des Labrums und des Clypeus gelegen, und dadurch stellen sich die zwei zuletzt genannten Gebilde allen anderen Körperanhängen gegenüber. Diese Differenz in der Lagebeziehung zum Nervensystem hebt nun besonders Heymons hervor; denn sie ist, seiner Ansicht nach, vor allem maßgebend, wenn es sich um die Bezeichnung des morphologischen Wertes der Körperanhänge handelt. Ein gemeinsames Charakteristikum fast sämtlicher Körperanhänge liegt darin, daß sie paarweise auftreten und erst hernach manche von ihnen (zweites Maxillarpaar) in unpaarige Gebilde konfluieren; die Clypeo-labralanlage zeigt nun an jungen Keimstreifen bei vielen Insektenarten auch einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten paarigen Bau, was vielleicht für eine Homologie sämtlicher Körperanhänge also auch der Clypeo-labralanlage mit den übrigen stimmen würde. Gegen eine solche Auffassung der Dinge spricht nun, angesichts dessen, daß das Fehlen einer Segmentierung am Labrum und am Clypeus kein Kriterium zur Beurteilung ihres morphologischen Wertes sein kann (denn dasselbe kommt auch anderen Körperanhängen, z. B. den rudimentären Abdominalanhängen zu), ihre topographische Beziehung zum Nervensystem, die von derjenigen aller anderen Körperanhänge, wie gesagt wurde, verschieden ist, während die letzteren alle miteinander in dieser Hinsicht übereinstimmen. Aus diesem Grunde sind alle lateral vom Nervensystem gelegenen Anhänge als homolog aufzufassen und als Beine, die zu verschiedenen Funktionen adaptiert wurden, zu betrachten, während dem median zwischen den Nervenzwülsten gelegenen Labrum und Clypeus keine Beinnatur zukommt und sie somit als nicht anderen Anhängen homolog zu deuten sind. Die Antennen, die Mandibeln und die beiden Maxillen sind also den Thoracalbeinen und diese wiederum den Abdominalanhängen des Keimstreifens als gleichwertig zu betrachten, wobei sie sich untereinander, nur was ihre Dauer betrifft, unterscheiden. Denn die Antennen, die Anhänge der Kiefersegmente, der Thoracalsegmente und des elften Abdominalsegmentes, die uns die Anlagen der Cerci darstellen, sind permanente Gebilde, die mit dem Laufe der Embryogenese einer weitgehenden Entwicklung und Differenzierung unterliegen, während die Anhänge des ersten bis zehnten Abdominalsegments einschließlich nur den Embryonen zukommen und vor dem Abschlusse der Embryogenese, bei den Pterygoten, restlos involviert werden, auf welche Weise sie nur ein phyletisches Stadium rekapitulieren und den Grundstein für die Theorie von der Abstammung der Insekten von vielfüßigen, einfacheren Tracheaten ausmachen.

Fassen wir nun an älteren Entwicklungsstadien das Vorderende in Betracht (Fig. 109 A), so bemerken wir, daß die gegenseitige Topographie der Segmente und Körperanhänge sich in dieser Region erheblich geändert hat. Die Vorkiefer- und hauptsächlich die Kiefer-

segmente zeigen eine Tendenz, sich hinter dem Oralsegmente zusammenzudrängen, was als Vorbereitung zur Entwicklung des definitiven Kopfes zu betrachten ist. Die Antennen, deren Lage aus ihrer Ansatzstelle (*Ant*) zu erkennen ist (sie selbst wurden abpräpariert, um den Hypopharynx bloß zu legen), liegen nicht mehr postoral, sondern auf demselben Niveau wie die Mundöffnung (*o*); ein Beweis, daß sie eine Wanderung nach vorn durchgemacht haben. Unterdessen nahmen sie bedeutend an Länge zu, wobei ihre Sternite zu ihrem Aufbaue aufgebraucht wurden. Dieselbe Verschiebung nach vorn zeigen auch das Mandibel- und die Maxillensegmente, weswegen jetzt die Mandibeln (*Md*) knapp hinter der Mundöffnung zu liegen kommen und eine ähnliche Annäherung an die genannte Öffnung auch für die beiden Maxillarsegmente (*palp mx₁*, *palp mx₂*) festzustellen ist. Hinter der Mundöffnung begegnen wir hier einer unpaaren Platte (*Hyp*), die uns den Hypopharynx darstellt. Dieses Gebilde geht, nach Heymons, aus den medianen Teilen des Mandibular- und der beiden Maxillarsternite hervor; doch ist wahrscheinlich an seinem Aufbaue auch das Intercolarsegment beteiligt, wofür die Entwicklung anderer Insekten spricht. Der Hypopharynx hat somit eine andere Genese als die mehr lateral gelegenen Beinhänge und ist, nach Heymons, diesen letzteren nicht als homolog zu betrachten.

Während der weiteren Entwicklung kommt es allmählich zum Abschlusse der Kopfkapsel, dem noch folgende wichtige Änderungen vorangehen: Die Basalglieder des zweiten Maxillenpaares verschmelzen median miteinander zum Mentum und Submentum, auf welche Weise das unpaare Labium hergestellt wird, die Clypeolabralanlage zerfällt dagegen in das Labrum und den von ihr nach vorn gelegenen Clypeus. Der Abschluß der Kopfkapsel, der auf der Dorsalseite des Embryos zustande kommt, wird dadurch vorbereitet, daß das Oralsegment die Form einer von außen convexen Schale annimmt, deren Hinterrand an die sich zu beiden Seiten dorsalwärts erhebenden Tergite des Mandibularsegmentes angrenzt. Diese dorsale Einkrümmung machen mit-samt den Mandibulartergiten auch beiderseits die Tergite des ersten und zweiten Maxillensegmentes mit, wobei zu jeder Seite alle drei Tergite, das Mandibular- und die beiden Maxillartergite, in oro-aboraler Richtung miteinander zu einer Platte verwachsen. Nehmen wir den Kopf eines frisch aus dem Ei geschlüpften Insektes (*Forficula*) von der Dorsalseite in betracht, so ist folgendes zu sehen (Fig. 109 B): Am Vorderende begegnen wir dem Labrum (*Ob*), hinter ihm dem Clypeus (*Cl*), hinter diesem einer die ganze Kopfbreite einnehmenden Platte, der sog. Frons, die aus dem Oralsegmente hervorgegangen ist; hinter der Frons, von ihr durch eine Quernaht (*str*) abgegrenzt, liegen zwei durch eine Längsnaht (*sg*) von einander geschiedene Platten (*V. V*), die zusammen den sog. Vertex ausmachen; jede von den zwei Vertexplatten verdankt ihre Entstehung den zu derselben Seite gelegenen Tergiten der drei Kiefersegmente, die von vorn nach hinten vollkommen miteinander verschwommen sind, sich aber nach vorn von der Frons durch die Quernaht und median von der gegenüber liegenden Vertexplatte durch die Längsnaht abheben. Aus dieser Darstellung geht nun hervor, daß die genannten Nähte vom morphologischen Standpunkte deswegen interessant erscheinen, weil sie uns die Geschichte der Kopfentwicklung, in ihren Hauptzügen auch noch bei geschlüpften Tieren zutage legen. An der genannten Figur sind noch

die Antennen (*Ant*) zu sehen; während sie am jüngeren, zuvor besprochenen Stadium auf demselben Niveau mit der Mundöffnung zu liegen kamen, haben sie jetzt eine deutlich präorale Lage eingenommen, die für sie schon die definitive ist, und die auf eine noch weiter nach vorn angetretene Wanderung hinweist.

Die Embryogenese unterrichtet uns somit darüber, daß der Insektenkopf aus sechs Segmenten, dem Oral-, dem Antennen-, dem Intercalar- und den drei Kiefersegmenten (Mandibular- und zwei Maxillarsegmenten) aufgebaut wird, wobei es aber möglich ist, daß

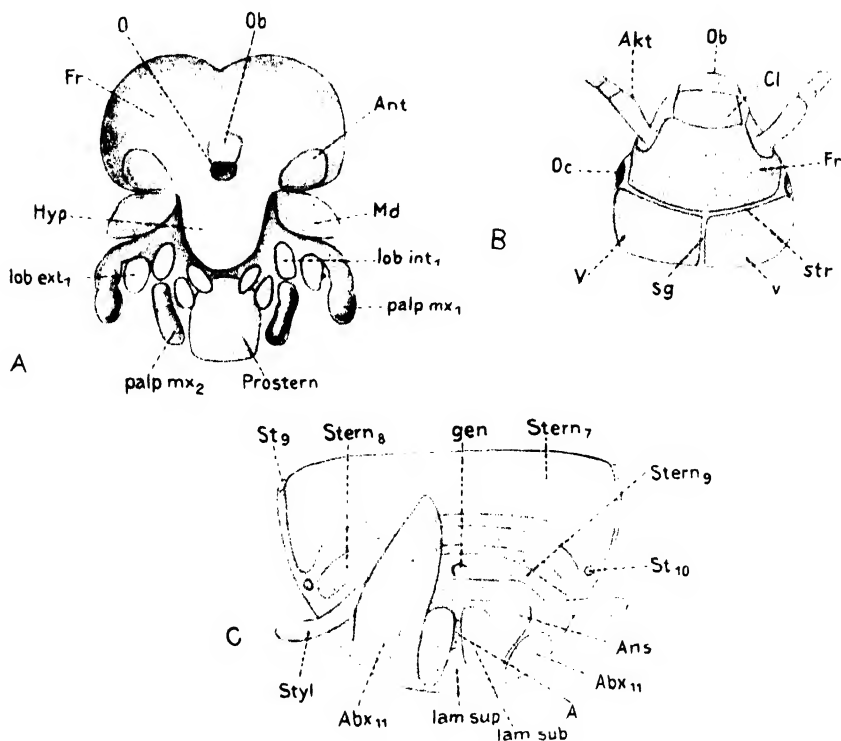


Fig. 109.

A Kopf eines Keimstreifens von *Periplaneta* von der Ventralseite; *B* Kopf einer frisch geschlüpften *Forficula*-Larve von der Dorsalseite; *C* Hinterende eines Keimstreifens von *Periplaneta* von der Ventralseite; *Ob* Labrum; *O* Mundöffnung; *Fr* Frons; *Ant* (abpräparierte) Antenne; *Md* Mandibel; *Hyp* Hypopharynx; *lob. ext1*, *lob. int1* Lobus externus, L. internus der 1. Maxille; *palp mx1*, *palp mx2* Palpus der 1. Maxille; *palp mx2* Palpus der 2. Maxille; *Prostern* Prosternum; *Cl* Clypeus; *Oc* Facettenauge; *V* Vertex; *str* sutura transversalis; *sg* sutura sagittalis; *St9*, *st10* Stigmen; *Stern7*, *8*, *9* Sternum; *Styl* Stylus; *Abx11* 11. Abdominalsegment mit Cerci; *A* Anus; *Ans* Analsegment; *lam sup* Lamina supraanalis; *lam sub* Lamina subanalis (nach Heymons).

einst an seinem Aufbau mehr und zwar sieben Segmente beteiligt waren. Diese Vermutung würde eine Stütze darin erfahren, daß es Heymons bei *Scolopendra* gelungen ist, ein Präantennalsegment nachzuweisen, welches bislang aus der Entwicklung keines Insektes und keiner anderen Arthropodengruppe überhaupt bekannt ist. Bei dieser Gelegenheit muß aber jedenfalls hervorgehoben werden, daß bei manchen Insekten (*Carrière-Chalicodoma*, *Graber-Hylotoma*) präantennale Höcker nachgewiesen wurden, welche dafür zu sprechen

scheinen, daß die Frage nach der Zahl der den Insektenkopf aufbauenden Segmente noch vielleicht nicht als definitiv abgeschlossen zu betrachten ist.

Dieselbe Rolle, welche die Tergite der Kiefersegmente erfüllen, kommt auch den Tergiten der Thoracal- und der Abdominalsegmente zu; auch in diesen zwei letztgenannten Körperregionen wachsen die Tergite zu beiden Seiten des Keimstreifens auf die Dorsalseite des Eies und verwachsen (die gegenüberliegenden) hier miteinander, wodurch eben der Rückenabschluß, von welchem schon früher die Rede war, zustande kommt. Dieses Verwachsen der Tergite geht von vorn und von hinten gegen die Mitte des Embryos zu und findet zuletzt gewöhnlich auf der Höhe des Pro- und Mesothorax statt.

Ähnlich wie der Abschluß des vorderen Körperendes (des Kopfes) mit gewissen Komplikationen, nämlich mit Involutionen mancher Sternite und mit Verlagerungen mancher Körperanhänge verbunden ist, ähnlich kommt auch der Abschluß des hinteren Körperendes auf dem Wege ziemlich verwickelter Vorgänge zustande, die bei verschiedenen Arten und sogar bei den Geschlechtern ein und derselben Art mit verschiedenen Varianten verlaufen, auf welche Einzelheiten hier nicht näher eingegangen, sondern auf die betreffende Original-literatur hingewiesen wird. Wir begnügen uns an dieser Stelle damit, die genannten Vorgänge bei einem primitiven Pterygoten kennen zu lernen und wollen den Angaben Heymons' folgen, die sich auf die Entwicklung von *Periplaneta* beziehen. Fig. 109 C, die uns das Hinterende eines männlichen *Periplaneta*-Embryos von der Ventralseite darstellt, läßt folgende Verhältnisse erkennen: Die Analöffnung (A) liegt im Bereiche einer Platte, der sog. Analplatte, die uns das frühere Analsegment darstellt; um die Analöffnung herum kommt es bei älteren Keimstreifen zur Entwicklung eines Ringwulstes, der in drei Teile zerfällt, von denen der eine (*lam. sup.*) nach hinten respective dorsalwärts von dem Anus, zwei dagegen (*lam. sub.*) seitlich und ventralwärts von diesem gelegen sind und uns (der erstere) die Lamina supraanalis (sive dorsalis) und (die zwei letzteren) die Laminae subanales darstellen: manche Autoren (Jacaze-Duthiers, Brunner von Wattenwyl) interpretierten die Lamina supraanalis als Tergit, die Laminae subanales dagegen als das Sternit des Analsegmentes. Gegen diese Homologisierung wie auch gegen die Deutung der genannten L. subanales als Beianhänge wendet sich nun Heymons; und er weist darauf hin, daß die L. supraanalis ihrer Lage nach der Clypeolabralanlage, die L. subanales dagegen kleinen, bei manchen Arten hinter der Mundöffnung gelegenen Vorwölbungen entsprechen, die nach ihm sämtlich im Bereiche des Oralsegmentes gelegen sind. Wie im Bereiche des Oralsegmentes keine Sternite und Tergite, wie auch keine den Beianhängen homologe Anhänge angelegt werden, so fehlen diese Gebilde auch vollkommen dem Analsegmente; in dieser Beziehung stimmen das Oral- und Analsegment vollkommen miteinander überein und sind allen anderen Körpersegmenten gegenüber zu stellen, an welchen sich mehr oder weniger distinkte Sternite und Tergite wie auch den Gangbeinen homologe Anhänge entwickeln.

Außer den erwähnten Laminae bemerken wir auf der zuletzt genannten Figur links einen mächtigen zipfelartigen Auhang (*Abx₁₁*), dessen rechter Partner abpräpariert wurde und dessen Lage nur durch die Ansatzstelle markiert ist; in diesen Anhängen haben wir die Cerci

vor uns, die dem elften Abdominalsegmente angehören und an jüngeren Embryonen rein ventral zu liegen kommen, hier aber deutlich ihre Lage geändert haben. Ähnlich wie die Antennen eine Wanderung nach vorn und auf die Dorsalseite des Embryos durchmachen, wandern die Cerci auch dorsalwärts, aber nach hinten; wir erinnern uns, daß das elfte Abdominalsegment keine Tergite, sondern nur ein Sternit entwickelt, und dieses unterliegt, ähnlich wie das Sternit des Antennensegmentes (welches auch eines Tergites entbehrt), einer totalen Involution, indem es zum Aufbaue der Cerci verbraucht wird. Das zehnte Abdominalsegment besitzt, wie bekannt, Tergite und ein Sternit; das weitere Schicksal dieser Gebilde ist nun folgendes: Die beiden Tergite bleiben erhalten, verwachsen, ähnlich wie die Tergite der vorderen Abdominalsegmente, auf der Dorsalseite des Embryos und grenzen nach hinten an die leicht konvexe Analplatte an; das Sternit dagegen unterliegt einer Involution, wodurch zuletzt die Analplatte an der Ventralseite des Embryos nach vorn an das Sternit des neunten Abdominalsegmentes (*Stern₉*) angrenzt, an welchem die männliche Geschlechtsöffnung (*gen*) zur Entwicklung gelangt und die Beinanhänge in die *Styli* (*Styl*) auswachsen, während alle anderen Abdominalanhänge eingeschmolzen werden. Auf diese Weise ist der totale Abschluß des hinteren Körperendes als vollzogen zu betrachten.

Nachdem wir nun an Hand der Orthopterenembryogenese denjenigen Fall kennen gelernt haben, in welchem es bei den Pterygoten von Anfang an zur Anlage der definitiven Körpersegmente kommt, wollen wir jetzt dieselbe Entwicklungsweise der äußeren Gestalt bei den Apterygoten betrachten und ihr zuerst bei einem Repräsentanten der Thysanuren, nämlich bei *Lepisma saccharina* (nach der Darstellung Heymons') nachgehen.

Der junge *Lepisma*-Keimstreifen besteht zuerst wie derjenige anderer Insekten aus dem breiten Kopflappen- und dem schmälern Streifenabschnitt (Fig. 110). Im Bereiche des ersteren kommt die Mundöffnung zu liegen, vor welcher eine zuerst noch ziemlich flache Vorwölbung, die Anlage des Labrums, zu bemerken ist. Die Entwicklung der Körpersegmente findet von vorn nach hinten statt, und ihr Verlauf ist bei *Lepisma* ein äußerst träger. Auf der genannten Figur sehen wir am hinteren Rande des Kopflappenabschnittes von jeder Seite eine noch unansehnliche Vorwölbung (*Ant*), die uns die Anlage des Antennensegmentes darstellt. Im Bereiche des Streifenabschnittes sind einstweilen nur das Intercalar- (*Trc*), das Mandibular- (*Md*), das erste (*Mx₁*) und zweite (*Mx₂*) Maxillar- und das erste Thoracalsegment zu erkennen, während die hintere Hälfte des Streifenabschnittes noch unsegmentiert erscheint. Während der weiteren Entwicklung werden

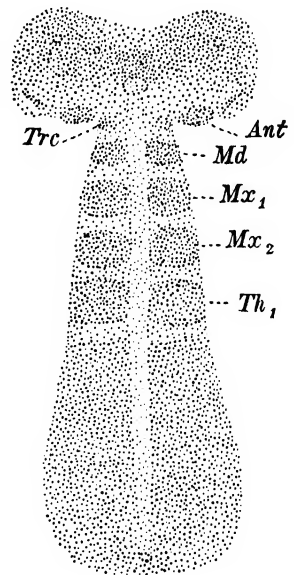


Fig. 110.

Lepisma, junger Keimstreifen von der Ventralseite. *Ant* Antennensegment; *Trc* Intercalarsegment; *Md* Mandibularsegment; *Mx₁*, *Mx₂* 1. u. 2. Maxillarsegment; *Th₁* 1. Thoracalsegment (nach Heymons).

erst allmählich die zwei folgenden Thoracal- und die ersten sechs Abdominalsegmente angelegt, so daß die ganze Abgrenzung der Segmente, von denen die nach hinten gelegenen immer die jüngsten sind, lebhaft an die Ausbildung der Segmentierung bei den Archianneliden (*Trochophora*) erinnert und als eine Rekapitulation der bei den Insektenvorfahren stattfindenden Vorgänge zu betrachten ist. Hinter dem sechsten Abdominalsegmente begegnen wir noch (Fig. 111 A) einem ziemlich langen unsegmentierten Abschnitte, dessen Ende in drei zipfelartige Auswüchse ausläuft, von denen zwei ventral und unter der Analöffnung (*SU*), der dritte dagegen dorsal und über ihr gelegen ist (*Std*). Die zwei ersten bilden die Anlagen der Cerci, der dritte dagegen die Anlage des dorsalen, unpaaren Schwanzfadens. Schließlich wird aber auch dieser hinterste Abschnitt des Keimstreifens in Segmente zerlegt, so daß zuletzt das Abdomen aus elf deutlich voneinander abgegrenzten Segmenten besteht. Fig. 111 B stellt uns eben das Hinterende eines solchen Embryos von der Ventralseite dar; wir bemerken zu beiden Seiten der Segmente unansehnliche Vorwölbungen, denen der Wert von rudimentären Beinanlagen (ähnlich wie bei den Ortho-

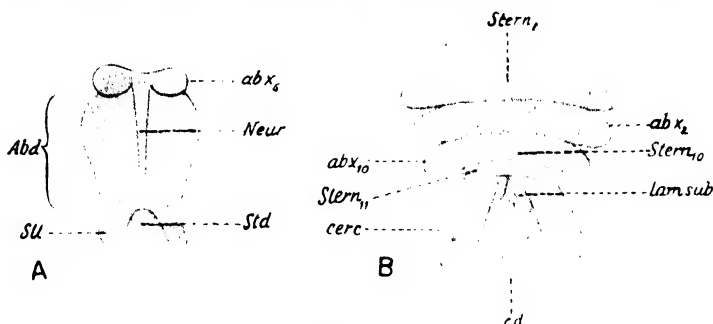


Fig. 111.

Lepisma, Hinterende zweier Keimstreifen steigenden Alters (A, B) von der Ventralseite. *Abd* Abdomen, unsegmentierter Teil; *abx* 6, 9, 10 6., 9., 10. Abdominalsegment; *Stern* 8, 11 Sternit des 8., 11. Abdominalsegmentes; *cerc* Cerci; *cd* Schwanzfaden; *lam sub* Lamina subanal; *Neur* Neuralrinne (nach Heymons).

pteren) zukommt und begegnen ihnen auch an allen nach vorn gelegenen Abdominalsegmenten; wobei diejenigen des ersten Abdominalsegmentes eine bedeutendere Größe erreichen und aus zwei Teilen, einem basalen Stiele und einer distalen, blasenartigen Verdickung bestehen. Alle die genannten rudimentären Beinanlagen werden zu Ende der Embryogenese involviert, und nur von den am achten und neunten Abdominalsegmente gelegenen bleiben kleine Überreste erhalten, die noch bei jungen Larven nachzuweisen sind. An der genannten Figur bemerken wir nun weiter, daß das elfte Abdominalsegment zwar schmaler ist als die voran liegenden Abdominalsegmente, jedoch eine deutliche Abgrenzung aufweist und ähnlich wie die übrigen Abdominalsegmente aus einem Sternit besteht, welchem die Cerci (*cerc*) entspringen, während die Basis des dorsalen Schwanzfadens (*cd*) als sein Tergit zu betrachten ist. Bei dieser Gelegenheit wollen wir noch auf drei warzenartige Vorsprünge hinweisen, von denen zwei zu beiden Seiten und ventral vom Anus (*Lam. sub*), während der dritte dorsal von diesem und an der Basis des dorsalen Schwanzfadens gelegen ist. Es handelt sich hier um die Anlagen der Laminae subanales

und der Lamina supraanalis; aus den zwei ventralen Wärzchen entwickeln sich nämlich später die ersteren, während aus der dorsalen die letztere, welche bei *Lepisma* klein ist, gebildet wird. Bei *Lepisma* wird hernach beim Abschlusse des hinteren Körperendes das Sternit des elften und zehnten Abdominalsegmentes involviert, während die Tergite der betreffenden Segmente erhalten bleiben; in dieser Beziehung steht *Lepisma* den genuinen Orthopteren näher als z. B. *Camptodea* oder *Japyx*, bei welchen das Sternit des zehnten Abdominalsegmentes keiner Einschmelzung unterliegt, welches Verhalten aber allerdings auch manchen Orthopteren (Phasmidae) zukommt. Wenn wir nun die übrigen Vorgänge, die bei *Lepisma* zur Entwicklung der äußeren Körpergestalt führen und mit denjenigen der Orthopteren weitgehend übereinstimmen, beiseite lassen und nur das hervorheben, worin sich die Segmentierung des *Lepisma*-Embryos von derjenigen der Orthopterenembryonen vor allem unterscheidet, so ist hier auf das Fehlen eines distinkten Analsegmentes hinzuweisen, welches nur in rückgebildeter, rudimentärer Form vorliegt und durch die drei Laminac anales angedeutet ist. Indem also am jungen Keimstreifen der Orthopteren im ganzen 21 deutlich abgegrenzte Körpersegmente angelegt werden (das Oral- und Analsegment mitgerechnet), so kommt es bei *Lepisma* und, wie wir sehen werden, auch bei den Collembolen zur Anlage einer geringeren Anzahl von Segmenten (bei *Lepisma* 20 Segmente), was als ein abgeleitetes Verhalten zu betrachten ist, obwohl sich die Apterygoten, im Vergleiche mit den Pterygoten, wie bekannt, durch viele primäre und phyletisch alte Züge auszeichnen.

Wir wollen uns nun der Segmentierung der Collembolen-Embryonen zuwenden und sie bei *Isotoma* und teilweise bei *Tomocerus* kennen lernen:

Fig. 112 A stellt uns in Profilansicht das Ei und den jungen *Isotoma*-Keimstreifen dar. An diesem letzteren bemerken wir die mächtig entwickelten Kopflappen (*Kl*), hinter welchen der aus einem schmäleren vorderen und einem breiteren hinteren Teil bestehende Streifenabschnitt zu sehen ist. Im Bereiche dieses schmäleren Teiles des Streifenabschnittes sind schon deutlich vier Körpersegmente angelegt, während der hintere, breitere Teil des genannten Abschnittes noch jeglicher Segmentierung entbehrt, was ein Zeugnis dafür abgibt, daß bei *Isotoma*, ähnlich wie bei *Lepisma*, im großen und ganzen die Segmente von vorn nach hinten zur Entwicklung gelangen. Diese vier, respektive mit den Kopflappen fünf ersten Segmente besitzen aber bei *Isotoma* (nach Philiptschenko) zusammen einen etwas anderen morphologischen Wert als die ersten Segmente am *Lepisma*-Keimstreifen; denn hinter dem Oralsegmente (d. h. hinter den Kopflappen) kommt zunächst das Mandibularsegment zu liegen, welchem nach hinten die Maxillarsegmente und das erste Thoracalsegment folgen. Ein Antennen- und ein Intercalarsegment ist also zu dieser Zeit noch nicht angelegt, während sie bei *Lepisma* in dem entsprechenden Stadium schon jedenfalls angedeutet sind. Ein weiterer Schritt in der Entwicklung der Körpersegmentierung (Fig. 112 B) äußert sich darin, daß an unmittelbar älteren Keimstreifen ein Antennensegment (*Ant*) und das zweite und dritte Thoracalsegment in Erscheinung treten, wobei kurz darauf die Anlagen der Antennen, der Mandibeln, der Maxillen und der Thoracalbeine wahrzunehmen sind. Darauf folgt, nach Philiptschenko, ein Stadium (Fig. 112 C), welches sich durch die Anwesenheit der

Clypeo-Labralanlage (*lbr*) und des ersten Abdominalsegmentes (*abd₁*) auszeichnet, während ein deutliches Intercalarsegment noch immer nicht wahrzunehmen ist. Der weitere Lauf der Körpersegmentierung ist nun folgender: Am ersten Abdominalsegment entwickelt sich ein Paar von Anhängen (Fig. 112 D), aus denen später der Tubus ventralis (*abd₁*) hervorgeht, welchem Vorgange die Anlage des zweiten, dritten und vierten Abdominalsegmentes folgt. Gleichzeitig damit werden die Paraglossae gebildet, die dem Sternit des Mandibular-

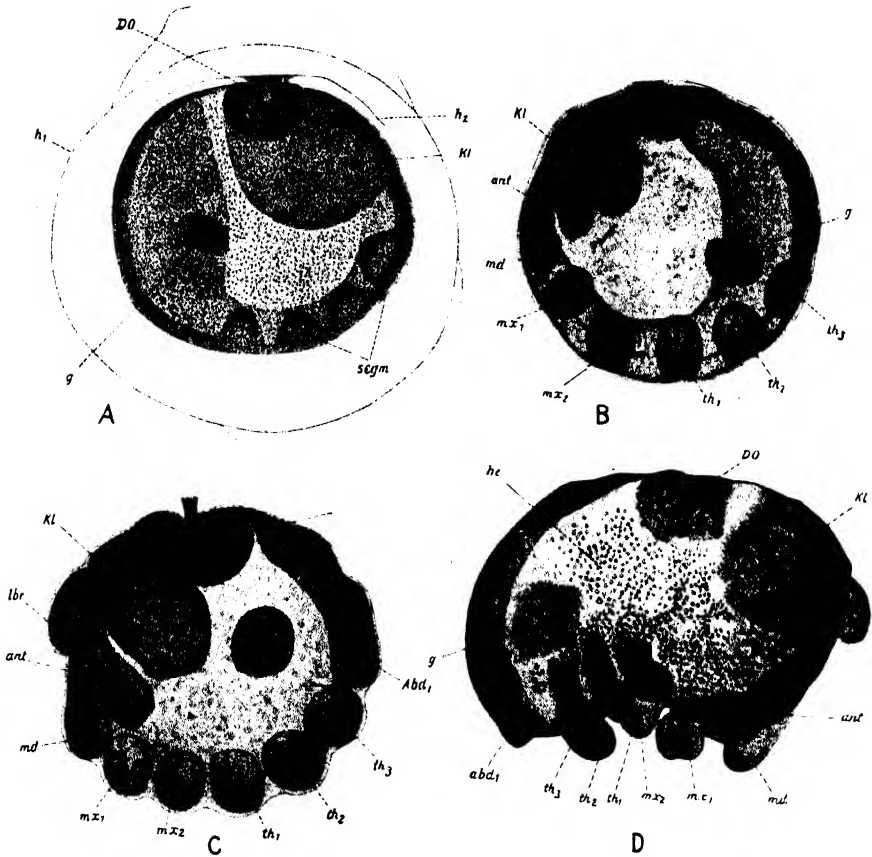


Fig. 112.

Isotoma, vier Entwicklungsstadien steigenden Alters (A—D); Total (Profil-)Ansichten. *Do* Dorsalorgan; *h₁ h₂* Häutungslamellen; *Kl* Kopflappen; *segm* Segmente; *g* Geschlechtszellen; *ant* Antenne; *md* Mandibel; *mx₁*, *mx₂* erste, zweite Maxille; *th₁ th₂ th₃* Thoracalbeine; *Abd₁* Anhang am 1. Abdominalsegment; *lbr*, Labrum; *he* „Hüllenektoderm“ (nach Philpitschenko).

segmentes entspringen, während später hinter ihnen die unpaare Glossa aus dem Sternit des ersten Maxillarsegmentes entsteht, welche Gebilde, Glossa und Paraglossae zusammen, dem Hypopharynx der Pterygoten entsprechen und somit den Beinanhängen, ähnlich wie die Clypeo-Labralanlage, nicht gleichwertig sind. Etwas später „tritt über den Mundwerkzeugen . . . jederseits eine Erhöhung des Ektoderms in Gestalt eines kleinen Wulstes oder einer Falte auf . . .“, letztere

beginnt an der Befestigungsstelle der Antenne (etwas mehr medianwärts als diese) und verläuft über der Mandibel und dem ersten Maxillarpaar, ohne sich jedoch auf das zweite Maxillensegment zu erstrecken. Dieser Wulst oder diese Mundfalte . . . umwächst die Mundwerkzeuge auf den nächsten Stadien von beiden Seiten, wodurch sie dieselben zu entognaten Organen verwandelt, während sie selbst zu der sog. Wange des fertigen Embryos und der erwachsenen Form wird.“ An Stadien, an welchen die Entwicklung der genannten Mundfalte im Werden ist, hat die Körpersegmentierung ihren Abschluß erfahren und zur Abgrenzung des fünften und sechsten, also des bei den Collembolen letzten Abdominalsegmentes geführt. Ähnlich wie bei *Lepisma* kommt es auch bei *Isotoma* nicht zur Anlage eines distinkten Analsegmentes, indem dieses hier nur in Form der drei *Laminae anales* angedeutet ist, die die Analöffnung auf dieselbe Weise wie bei anderen Insekten umringen. Vergleichen wir nun die Zahl sämtlicher Körpersegmente mit derjenigen des *Lepisma*- und Orthopteren-Embryos, so finden wir sie bei *Isotoma* ganz bedeutend reduziert; bei dem ersteren beträgt sie, wie wir uns erinnern, 20, bei dem zweiten 21, während der *Isotoma*-Embryo (und ähnlich auch die Embryonen anderer Collembolen) im ganzen (das Intercalarsegment mitgerechnet) nur aus 15 Segmenten aufgebaut ist und, obwohl den Apterygoten angehörend, in dieser Beziehung ein stark abgeleitetes Verhalten aufweist.

Dafür äußert sich die phyletisch alte Natur des Collembolenembryos darin, daß er an einigen Abdominalsegmenten Beianhänge entwickelt, die nicht wie die meisten der Pterygoten involviert werden, sondern permanente Gebilde darstellen und sich in speziellen Funktionen dienende Organe umwandeln. Die Anhänge am ersten Abdominalsegmente stellen, wie gesagt wurde, die Anlagen des *Tubus ventralis* dar; aus den Anhängen des dritten Abdominalsegmentes entwickelt sich das *Retinaculum* oder der *Hamulus*; und aus den Anhängen des vierten Abdominalsegmentes nimmt die Springgabel (*Furca*) ihren Anfang. Daß diese Anhänge als umgewandelte Gangbeine zu betrachten sind, dafür spricht nicht nur ihre Lage im Bereiche des betreffenden Segmentes, sondern auch wenigstens der Beginn ihrer Segmentierung, der mit derjenigen der Gangbeine, der Kieferbeine und der Antennen in seinen Hauptzügen übereinstimmt, wobei wir betreffs der Einzelheiten auf die Originalarbeiten (Folsom, Hoffmann) verweisen.

Einen weiteren phyletisch alten Zug gewinnt der Collembolenembryo auch noch dadurch, daß bei manchen Arten nicht nur ein Intercalarsegment, sondern an diesem auch den Beianhängen homodynamie, warzenförmige, obwohl nur transitorische Vorwölbungen zur Entwicklung gelangen. Solche Intercalaranhänge (die bei *Isotoma* fehlen) hat Wheeler bei *Anurida* und Hoffmann bei *Tomocerus* beobachtet, wobei es wahrscheinlich ist, daß sie auch bei *Sminthurus* (Lemoine) vorhanden sind. Auf Fig. 113 findet sich ein solcher *Tomocerus*-Keinstreifen (nach Hoffmann) abgebildet; wir begegnen hier im Bereiche des Intercalarsegmentes deutlichen Anhängen, die zwischen den Antennen (*Ant*) und den Mandibeln (*Mand*) gelegen sind und seitens Hoffmann als prämandibulare Extremitäten bezeichnet werden. Bei dieser Gelegenheit sei erwähnt, daß diese Intercalarextremitäten, die vom vergleichend-morphologischen Standpunkte interessant erscheinen, auch bei anderen Apterygoten, nämlich für *Campodea* durch Uzel, nachgewiesen wurden,

während sie bei *Lepisma* (nach Heymons) nicht angelegt werden und in ihrem Auftreten wie ein rudimentäres Organ gewöhnlich ziemlich launenhaft sind; dies ergibt sich auch daraus, daß sie bei manchen Chilopoda (*Zograf-Geophilus*) vorhanden sind, anderen dagegen (Heymons-*Scolopendra*) abkommen. Daß sie aber in gewissen Fällen mit einer großen Zähigkeit vererbt und erhalten werden, dafür spricht nicht nur die Embryogenese der Apterygoten, sondern auch vielleicht diejenige mancher Pterygoten.

Paarige Intumescenzen, die knapp hinter der Mundöffnung zu liegen kommen, wurden seitens Tichomiroff bei *Bombyx*, seitens Heider bei *Hydrophilus*, seitens Nusbäum bei *Meloë*, seitens Hirschler bei *Donacia* und seitens Korschelt bei *Dytiscus* beschrieben. Es ist nun wahrscheinlich, daß diese Vorwölbungen den Intercalarextremitäten von *Campodea* und der Collembolen entsprechen, obwohl nicht zu verhehlen ist, daß sie mehr median und knapp aneinander gelegen sind, während die Topographie der ersteren besser mit derjenigen echter Beinanhänge übereinstimmt.

Wir möchten nun noch genauer den Bau der Anhänge kennen lernen, die bei den Pterygoten am ersten Abdominalsegmente auftreten; diese Anhänge verdienen deswegen eine besondere Beachtung, weil sie, obwohl nur transitorisch, bei manchen Arten eine ansehnliche Größe und eine Organisation erreichen, welche uns über ihre Funktion Schlüsse abzugeben erlaubt. Bei den Ephemeriden und Odonaten fehlen sie nach den Angaben Heymons', bei den Trichopteren (Patten), Dermapteren (Heymons-*Forficula*) und manchen Coleopteren (Graber-*Lina*) sollen sie äußerst schwach entwickelt sein, während sie bei *Melolontha* (Graber) die maximale Größe gewinnen, die

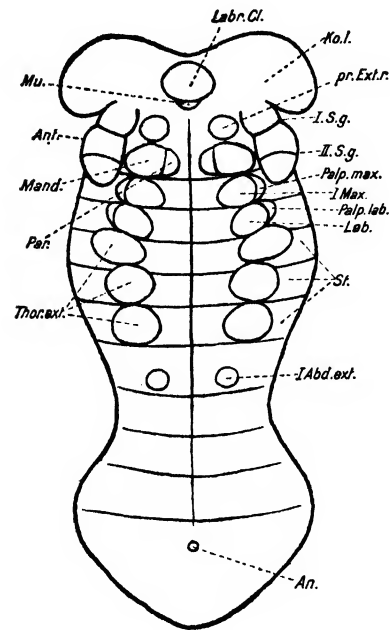


Fig. 113.

Tomocerus, Keimstreifen von der Ventralseite. *Labr.Cl.* Anlage des Labrums u. Clypeus; *Kol.* Kopflappen; *Mu.* Mundöffnung; *pr. Ext. r.* Extremitäten des Intercalarsegmentes; *Ant.* Antenne; *Mand.* Mandibel; *Par.* Paraglossa; *I. Max.* I. Maxille; *Lab.* Labium; *Palp. max.* Palpus maxillaris; *Palp. lab.* Palpus labialis; *Thor. ext.* thoracale Extremitäten; *I. Abd. ext.* Extremität am 1. Abdominalsegment; *St.* Sternite; *An.* Anus (nach Hoffmann).

sie überhaupt, inwiefern wir heute darüber unterrichtet sind, bei den Pterygoten erreichen. Ihrem morphologischen Baue nach könnte man sie in drei Typen einteilen, zwischen welchen jedenfalls Übergangsformen zu finden sind. Der erste Typus ist dadurch ausgezeichnet, daß der genannte Anhang aus einem proximalen Stiele und aus einer distalen Blase besteht; der zweite Typus läßt an dem Anhang dieselben zwei Bestandteile unterscheiden, nur ist die Blase an ihrem Ende sackförmig nach innen eingestülpt; der dritte Typus läßt schließlich nur eine Einstülpung erkennen, die aber auf keiner ektodermalen

Erhebung zu liegen kommt, so daß wir es in diesem Falle sensu stricto mit keinem Anhang zu tun haben. Wenn aber auch dieser Typus mit den zwei vorher genannten verglichen wird, so hat das seinen Grund darin, daß an die Homologie der allen drei Typen angehörenden Organe keineswegs zu zweifeln ist. Diese drei Typen sind nun folgenderweise auf die systematischen Gruppen der Pterygoten verteilt: Der erste Typus kommt den meisten Orthopteren (Rathke, Graber-*Gryllotalpa*, Ayers-*Oecanthus*, Patten, Wheeler, Cholodkowsky-*Blatta*, Heymons-*Periplaneta*, Graber-*Stenobotrus*, Wheeler-*Gryllus*) und manchen Coleopteren (Graber-*Melolontha*), der zweite manchen Orthopteren (Graber-*Mantis*) und manchen Coleopteren (Nusbaum-*Meloë*, Korschelt-*Dytiscus*), der dritte schließlich den Rhynchoten (Wheeler-*Cicada*, *Nepa*) und den Lepidopteren (Hirschler-*Catocala nupta*, *C. frazzini*) zu.

Die beiden Glieder der dem ersten Typus angehörenden Abdominalanhänge unterscheiden sich untereinander dadurch, daß der Stielabschnitt aus einem gewöhnlichen Ektodermepithel aufgebaut ist,

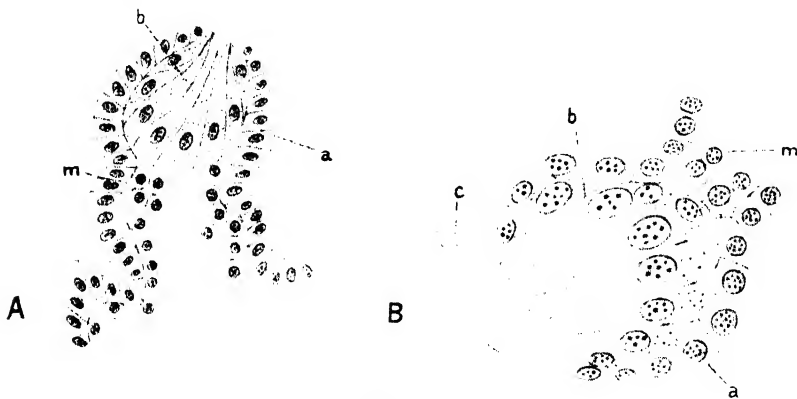


Fig. 114.

Meloë, Anhänge des 1. Abdominalsegmentes in Schnitten dargestellt. A jüngeres, B älteres Stadium; a Hautepithel; b Drüsenzellen; c Sekret; m Mesodermzellen (nach Nusbaum).

während die Wand der Blase aus hohen, zylinderförmigen Zellen besteht, deren Plasma eine Streifung und Granulation zukommt, wie sie den Drüsenzellen eigen ist. Bei diesem Typus wird gewöhnlich keine Sekretion beobachtet, und nur Graber hat bei *Stenobotrus* Bilder gefunden, an welchen eine Sekretabgabe wahrzunehmen ist, wodurch die Funktion dieser Organe eine klarere physiologische Definierung gewonnen hat. Die Abdominalanhänge, die dem zweiten Typus angehören, haben den Stiel- und Blasenabschnitt (Fig. 114 A) aus einem gewöhnlichen Deckepithel (a) aufgebaut, während die Einstülpung aus zylindrischen Sekretzellen besteht, die an jüngeren Stadien noch keine Ausscheidungsfunktion ausüben; im Innern des Organes sind daneben noch lose Mesodermzellen zu finden, die sich dem Ektoderm von unten anlegen. Erst während der weiteren Entwicklung beginnen die Drüsenzellen (Fig. 114 B) ein Sekret (c) auszuschcheiden, welches im mikroskopischen Bilde eine Zapfenform annimmt. Den dritten Typus haben wir schließlich bei den Lepidopteren repräsentiert. An jungen Keim-

streifen stülpt sich am ersten Abdominalsegmente an den Stellen, an welchen bei anderen Insekten Vorwölbungen erscheinen, das Ektoderm sackförmig ein, wobei das Epithel der Einstülpung zuerst den Charakter eines gewöhnlichen embryonalen Deckepithels trägt; erst hernach verwandelt sich das Epithel der Einstülpung in ein ausgesprochen cylindrisches (Fig. 115 A); das Zellenplasma seiner Elemente aber erscheint zunächst noch hell und homogen. Während der weiteren Entwicklung gewinnt erst das Plasma des eingestülpten Ektoderms einen drüsigen, granulären Bau, und bald darauf setzt der Sekretionsvorgang ein, der bei den Lepidopteren ziemlich intensiv zu sein scheint; dies ergibt sich nämlich daraus, daß das ausgeschiedene Sekret mächtige Kolben bildet, wie ein solcher auf Fig. 115 B zu sehen ist. Während an dem jüngeren Stadium unter den Drüsenzellen lose Mesodermzellen

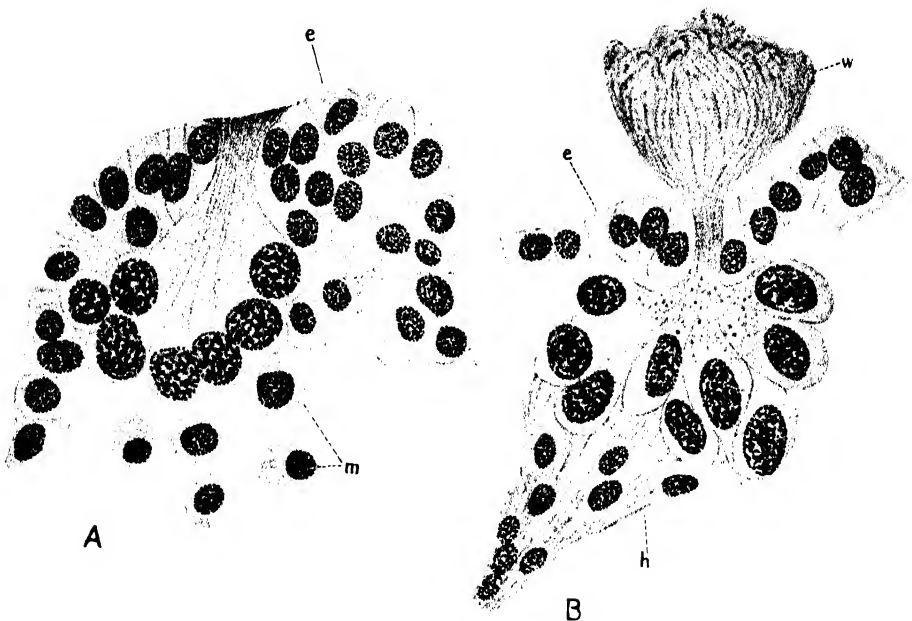


Fig. 115.

Catocala, Drüsen am 1. Abdominalsegmente in Schnitten dargestellt. A jüngeres, B älteres Stadium; e Hautepithel; m Mesodermzellen; h Muskel; w Sekret (nach Hirschler).

(m) zu finden waren, sehen wir auf der zuletzt genannten Figur einen ziemlich ansehnlichen Muskel (h), der mit dem Drüsenorgane in Verbindung steht und wahrscheinlich aus den losen Mesodermzellen hervorgegangen ist. Die Dauer dieser Drüsenorgane ist bei den Lepidopterenembryonen eine ganz beträchtliche, indem sie auch noch an den älteren, ventral gekrümmten Embryonen wahrzunehmen sind. Ihre Involution muß ganz rapide verlaufen, weswegen wir sie eben nicht eingehender studieren konnten; an jungen Räumchen, die vor dem Ausschlüpfen stehen, ist von diesen Organen schon nichts zu bemerken, und ihre Lage ist nur durch den genannten Muskel angedeutet, den wir jetzt an das gewöhnliche Hautepithel inseriert finden. Die Involution dieser drüsigen Anhänge hat Graber eingehend bei *Hydro-*

philus und *Mantis*, wo sie dem zweiten Typus angehören, beobachtet; sie kommt hier auf die Weise zustande, daß die an dem Anhangsende gelegene Einstülpung allmählich tiefer wird und das Epithel des Stielabschnittes mit sich nach Innen zieht; auf diesem Wege wird schließlich der ganze Anhang unter das Ektoderm eingestülpt und hier einer restlosen Resorption unterworfen.

Was den morphologischen Wert dieser Anhänge am ersten Abdominalsegmente anbelangt, so wurde schon früher hervorgehoben, daß sie als den übrigen Extremitäten homodynam zu betrachten sind. Es fragt sich nun, ob in dieser Hinsicht sich aber nicht eine engere Homologie zwischen ihnen und den ähnlich gelagerten Gebilden ziehen läßt, die bei den Apterygoten und auch anderen Arthropodengruppen auftreten. Diese Frage haben H. u. R. Heymons, wie uns scheint, vollkommen richtig gelöst, indem sie der Entwicklung der Ventralsäckchen bei *Machilis* nachgingen. Bei den Embryonen dieses Tieres wachsen an den Beinanlagen des ersten Abdominalsegmentes zurzeit, zu welcher die Proserosa in Degeneration zu verfallen beginnt, blasenartige, dünnwandige, mit Blut gefüllte Auftreibungen hervor, die sie als Lateralorgane bezeichnen und denen sie den Wert eines embryonalen Respirationsorganes zuschreiben. Diese Bläschen werden vor dem Abschlusse der Embryogenese involviert, während ganz ähnlich gebaute Gebilde auch aus den Beinanlagen des zweiten bis siebenten Abdominalsegmentes hervorsprossen und sich in die permanenten Ventralsäckchen umbilden, die dem erwachsenen Tiere in feuchter Luft als Atemorgane (Blutkiemen) dienen. Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß die embryonalen Lateralorgane von *Machilis* vollkommen den permanenten Ventralsäckchen desselben Tieres entsprechen und daß es sich hier um Anhänge des Beinbasalgliedes, nämlich der Coxa handelt. Denselben Wert legen nun Heymons auch den Anhängen des ersten Abdominalsegments sämtlicher Insekten bei und weisen darauf hin, daß es sich hier um von den Urarthropoden vererbte Organe handelt, die in Form von Ventralsäckchen oder Lateralorganen auch bei den Myriopoden, Arachnoiden und *Limulus* auftreten und deren Funktion zwischen der eines Drüsen- und Respirationsorganes schwankt, wobei auch beide Funktionen in einem Organe vereinigt sein können (z. B. bei *Japyx* oder bei den Pedipalpen).

Zu Ende dieses Abschnittes wollen wir noch den zweiten Segmentierungsmodus des Insektenkeimstreifens behandeln, der sich von dem zuvor geschilderten darin unterscheidet, daß es in diesem Falle zuerst zur Anlage einer primären Segmentierung kommt, aus welcher sich erst stufenweise die definitive entwickelt. Diesen Segmentierungsmodus hat zuerst Ayers bei *Oecanthus* beschrieben, und hernach wurde er seitens Graber bei *Stenobothrus*, *Pieris* und *Lina*, seitens Nusbaum bei *Meloë*, seitens Koulaguin bei den Platygastriiden und seitens Hirschler bei *Donacia* beobachtet. Ohne hier auf alle genannten Fälle eingehen zu können, wollen wir nur das Prinzip dieses Vorganges an Hand eines Beispielen kennen lernen und ihm am *Donacia*-Streifen nachgehen: „... an einem jungen, gerade gestreckten Keimstreifen können wir (wie bei anderen Insekten) zwei voneinander bedeutend differente Körperabschnitte unterscheiden: Einen kürzeren vorderen, der durch die Entwicklung der Kopflappen sehr breit erscheint, und einen hinteren schmäleren, der den ersten an Länge ums Vierfache übertrifft. Da die vordere Kopflappenpartie von dem hinteren Körper-

abschnitt durch eine tiefe Einkerbung abgegrenzt ist, können beide Keimstreifenregionen als Somite (Segmente) angesehen werden, die in bezug auf die weitere Segmentierung als Macrosomite, im Sinne Graber's (also als primäre Segmente), aufzufassen sind. Kurz gesagt, haben wir somit an diesem Stadium, um die Graber'sche Nomenklatur zu gebrauchen, einen dimerischen Keimstreifen, der aus dem Protocephaleum (Kopflappenabschnitt) und dem Protocormus (Streifenabschnitt) zusammengesetzt ist. . . . Während der weiteren Entwicklung . . . erkennen wir, daß der Protocormus drei Segmente aufweist, die deutlich von einander durch seitliche Einkerbungen getrennt erscheinen. Einen solchen

Keimstreifen haben wir . . . auf Fig. 116 A abgebildet. Die zwei ersten Protocormussomite sind hier seitlich ausgebaucht, und der erste von ihnen ist etwas länger wie der zweite. Am längsten erscheint der letzte Protocormussomit, der fast die Hälfte des ganzen Keimstreifens ausmacht. In seiner vorderen Partie zeigt er auch eine seitliche Ausbauchung, aber nach hinten wird er schmaler, um an seinem hinteren Ende wiederum ein wenig an Breite zuzunehmen. Der ganze Keimstreifen ist somit in diesem Stadium aus vier Segmenten zusammengesetzt (tetramerisch), dem Protocephaleum und den drei Protocormussomiten, welch' letztere, was sich aus den weiteren Zeilen ergeben wird, uns auch Macrosomite darstellen. An einem älteren Stadium, . . . können wir schon eine größere Zahl von Protocormussomiten wahrnehmen als vorher; dies kommt auf dem Wege

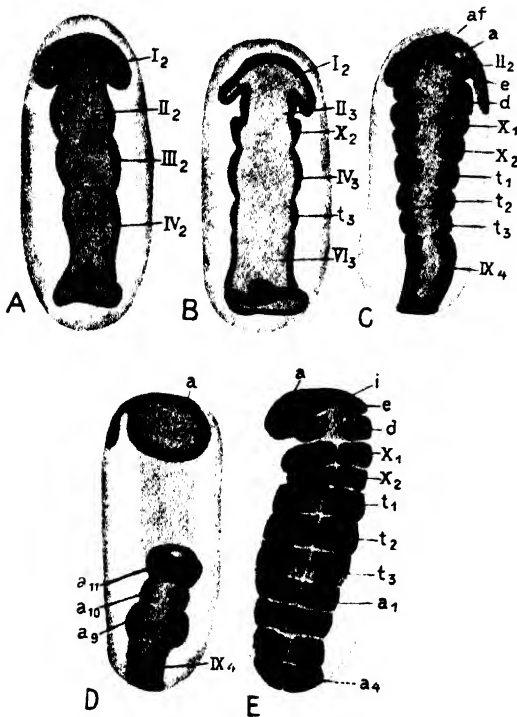


Fig. 116.

Donacia, Totalansichten der Keimstreifen steigenden Alters (A—E). A—C, E von der Ventralseite; D von der Dorsalseite des Eies; I—IX primäre Segmente; X₁, X₂ erstes, zweites Maxillensegment; e Antennensegment; d Mandibularsegment; a Kopflappen; af Amnion; t₁—t₃ Thoracalsegmente; a₁—a₁₁ Abdominalsegmente (nach Hirschler).

zustande, daß sich manche Macrosomite des vorherigen Stadiums in zwei kleinere Segmente teilten, wodurch die Zahl der sämtlichen Körpersegmente von vier auf sieben stieg. Einen solchen Keimstreifen stellt uns . . . Fig. 116 B dar. Vergleichen wir dieses Stadium mit dem vorherigen, so ist leicht zu erkennen, daß es der erste und dritte Protocormussomit ist, die einen Zerfall in zwei kleinere Körperabschnitte aufweisen. Der dritte Protocormussomit ist dabei in zwei sehr ungleich

große Abschnitte, nämlich in einen kleineren vorderen und in einen weit größeren hinteren zerfallen. Wie aus dem Vergleiche des jüngeren Stadiums mit dem älteren hervorgeht, können wir nicht alle Segmente des zuletzt beschriebenen Keimstreifens für gleichwertig ansehen; während nämlich das Protocephaleum und das vierte Segment seinen primären Charakter beibehalten haben, müssen wir den zweiten und dritten, wie auch den fünften und sechsten für sekundär entstandene Körperabschnitte ansehen. In bezug auf die weiteren Entwicklungsvorgänge erscheinen auch einzelne Segmente einander gegenüber sehr ungleichwertig. Im Gegensatze nämlich zu den meisten Segmenten, die als Macrosomite aufzufassen sind, begegnen wir in diesem Stadium zuerst echten Microsomiten (definitiven Körpersegmenten); es sind das das dritte und fünfte Segment, von denen uns ersteres das zweite Maxillensegment, letzteres aber das dritte Thoracalsegment darstellt. Den nächsten Schritt in der Segmentierung stellt uns Fig. 116 C dar; wir nehmen hier sehr bedeutende Fortschritte in der Körpersegmentierung wahr. Es teilte sich hier das Protocephaleum in zwei Segmente, in das vordere, das Labralsegment oder Acron (das Heymon'sche Oralsegment), und das hintere, welches als die gemeinsame Anlage des Antennen- und des Intercalarsegmentes zu betrachten ist. Das zweite Segment des vorherigen Stadiums zerfiel in das Mandibular- und das erste Maxillarsegment, dagegen das vierte in das erste und zweite Thoracalsegment. Der Abdominalabschnitt erscheint in seiner vorderen Partie noch unsegmentiert, an seinem hinteren Ende läßt er aber schon deutlich die drei letzten Abdominalsegmente erkennen (Fig. 116 D). Das letzte, elfte Abdominalsegment, an welchem schon die Proctodaealeinstülpung zu erkennen ist, weist eine größere Breite auf als das zehnte; aber am breitesten erscheint das neunte Abdominalsegment, an welchem sich zukünftig das große (letzte) Stigmenpaar entwickelt. Wir haben somit in diesem Stadium, mit Ausnahme der vorderen Abdominalregion, die als Macrosomit aufzufassen ist, und der miteinander verschmelzenen Antennen- und Intercalarsegmente, die sich auch in der Zukunft nie deutlich bei *Donacia* voneinander abheben, den größten Teil des Keimstreifens in Microsomite, in definitive Körpersegmente, zerlegt. An einem älteren Stadium . . . sehen wir in der Körpersegmentierung insoweit einen Fortschritt, als auch der vordere Abdominalabschnitt in acht definitive Körpersegmente zerfallen erscheint (Fig. 116 E), wobei die voranliegenden die mittleren etwas an Breite übertreffen. Um auf die Segmentierung des *Donacia*-Keimstreifens, wie wir sie eben beschrieben haben, einen guten Überblick zu gewinnen, fassen wir den ganzen Vorgang, nach dem Beispiele Graber's, in einer Reihe nachstehender Formeln zusammen, wobei die Bezeichnungen folgendes bedeuten: PC = Protocephaleum, PR = Protocormus, GC = Gnathcephaleum, T = Thorax, A = Abdomen; die hinter den römischen Zahlen (I, II usw.) stehenden kleinen arabischen Zahlen bezeichnen die „Generation“ des Segmentes, nämlich, ob es ein primäres, sekundäres oder tertiäres ist; z. B. das Symbol II₃ deutet an, daß das betreffende Segment in diesem Stadium, von vorn gerechnet, das zweite und als ein tertiäres Segment zu betrachten ist; die Klammern deuten ein nicht definitives Segment an und enthalten in sich die Bezeichnungen derjenigen definitiven Segmente, die aus dem betreffenden nicht-definitiven Segmente hervorgehen:

$$1. \overbrace{I}^{PC} \overbrace{II}^{PR} \\ 1. (acron, ant, intercal) + (mdbl \dots ab_{11})$$

$$2. \overbrace{I}^{PC} \overbrace{II_2}^{GC} \overbrace{III_2}^T \overbrace{IV_2}^A \\ 2. (acron, ant, intercal) + (mdbl, mx_1, mx_2) + (t_1, t_2) + (t_3, ab_1 \dots ab_{11})$$

$$3. \overbrace{I}^{PC} \overbrace{II_3}^{GC} \overbrace{IV_2}^T \overbrace{VI_3}^A \\ 3. (acron, ant, intercal) + (mdbl, mx_1) + mx_2 + (t_1, t_2) + t_3 + (ab_1 \dots ab_{11})$$

$$4. \overbrace{II_2}^{PC} \overbrace{GC}^{GC} \overbrace{T}^T \overbrace{IX_4}^A \\ 4. acron + (ant, intercal) + mdbl + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + (ab_1 \dots ab_8) + ab_9 + ab_{10} + ab_{11}$$

$$5. \overbrace{PC}^{PC} \overbrace{GC}^{GC} \overbrace{T}^T \overbrace{A}^A \\ 5. acron + ant + intercal + mdbl + mx_1 + mx_2 + t_1 + t_2 + t_3 + ab_1 + ab_2 + ab_3 + ab_4 + ab_5 + ab_6 + ab_7 + ab_8 + \dots ab_{11}$$

Wie es sich aus diesen Formeln ergibt, können wir bei *Donacia* primäre, sekundäre, tertiäre, quartäre und quintäre Körpersegmente unterscheiden. Fassen wir die zwei Segmente in dem Stadium 1 als primäre auf, so können wir im Stadium 2 die Segmente (*mdbl*, *mx*₁, *mx*₂), (*t*₁, *t*₂) und (*t*₃ . . . *ab*₁₁) als sekundäre, im Stadium 3 die Segmente (*mdbl*, *mx*₁), *mx*₂ u. a. als tertiäre bezeichnen; dann würden uns im Stadium 4 die Segmente *mdbl*, *mx*₁, *mx*₂ u. a. quartäre Körperabschnitte, im Stadium 5 *ab*₁, *ab*₂, *ab*₃ u. a. quintäre Segmente darstellen.

Hinsichtlich der primären Segmentierung, die erst allmählich in die definitive übergeht, stehen übrigens, wie bekannt, die Insekten nicht ganz vereinzelt unter den Arthropoden da. Schon früher konnte Metschnikoff bei *Scorpio* eine primäre Segmentierung feststellen, und ähnliches scheint sich auch aus der Entwicklung mancher Araneinen (Morin) zu ergeben. Auch die vier großen Körperabschnitte, aus denen der junge *Geophilus*-Keimstreifen zusammengesetzt ist (Zograf), könnten gewissermaßen als Macrosomite gedeutet werden. Als Macrosomiten sind weiter, bei *Polydesmus* (Lignau), die Kopflappen- und die Schwanzregion zu betrachten, denn die erstere zerfällt später in zwei Segmente, während aus der letzteren eine Reihe definitiver Körpersegmente hervorgeht. Nach den Angaben Heymons' könnte schließlich auch bei *Scolopendra* von Macrosomiten gesprochen werden; denn hier gelangen am jungen Keimstreifen in seiner mittleren Partie die definitiven Körpersegmente zuerst zur Entwicklung, während uns der große vordere und hintere Abschnitt einstweilen Macrosomite darstellt.

Wir glauben, es würde vielleicht im allgemeinen nicht zutreffend sein, wollten wir dem Segmentierungsvorgang, wie er uns aus der Entwicklung mancher Pterygoten bekannt ist, die schon vom Anfang zustandekommende, definitive Körpersegmentierung anderer Insekten scharf gegenüberstellen. Ich möchte vielmehr der Meinung sein, daß wir eben bei fast allen Insekten gewissermaßen eine primäre und definitive Segmentierung unterscheiden können. Wir können nämlich, wie gesagt wurde, an jungen Keimstreifen aller Insekten einen brei-

teren vorderen und einen längeren und dünneren hinteren Körperabschnitt wahrnehmen, die in bezug auf die weitere Segmentierung als primäre Macrosomite zu deuten sind. Die neueren Untersuchungen Blunk's am *Dytiscus*-Keimstreifen sprechen dafür, daß der Kopflappenabschnitt (ähnlich wie wir dies bei *Donacia* auch beobachtet haben) nicht nur als Oralsegment, sondern als die gemeinsame Anlage des Oral- und Antennensegmentes zu betrachten, woraus folgt, daß der genannte Abschnitt eben als Macrosomit aufzufassen ist. Zwar finden wir in der Arbeit Heymons', die die Segmentierung von *Lepisma* behandelt, keiner Erwähnung von der Anwesenheit einer primären Segmentierung bei diesem Insekte, wenn wir aber die junge Anlage des Antennensegmentes an dem in dieser Arbeit abgebildeten *Lepisma*-Keimstreifen betrachten, so müssen wir zugeben, daß sie im Bereiche des Kopflappenabschnittes gelegen ist. Wie also diese Tatsachen es wahrscheinlich machen, daß der Kopflappenabschnitt der Insekten ein primäres Segment darstellt, so kann es wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß derselbe Wert dem dünneren Streifenabschnitte, aus welchen regelmäßig viele definitive Segmente hervorgehen, beizulegen ist.

V. Entwicklung der ektodermalen Organe.

In diesem Kapitel soll vor allem die Entwicklung dreier ektodermaler Organsysteme behandelt werden, nämlich diejenige des Nervensystems, des Tracheensystems und der Önocyten. Am Nervensystem lassen sich, wie bekannt, bei den Insekten drei Hauptteile, das Gehirn, die Bauchganglienkette und das viscerale Nervensystem unterscheiden, von denen jeder in einer zusammenhängenden Darstellung, was seine Genese anbelangt, in den folgenden Zeilen besprochen wird. Das Gehirn und die Bauchganglienkette zeigen zur Zeit ihrer Anlage eine deutlich segmentale Entwicklung, durch welche sowohl das Mesoderm wie auch die äußere Körpersegmentierung sich bei ihren ersten Entwicklungsschritten auszeichnen; wie aber schließlich der segmentale Bau des Mesoderms fast vollkommen während der Entwicklung verwischt wird und die Körpersegmentierung durch Verlagerungen, Konkrescenzen und Involutionen viel von ihrem primären Charakter verliert, so begegnen wir auch in der Entwicklung des Nervensystems sekundären Verwachsungen und Verschiebungen, die ihn seiner anfänglich echt segmentalen Organisation teilweise berauben und ihm abgeleitete Formen aufprägen.

Bezüglich des Tracheensystems soll nur im allgemeinen das Prinzip seiner Genese klar gelegt werden, ohne auf die Details des so ungemein reich verzweigten Organsystems einzugehen, dessen Entwicklung nur äußerst schwer an Embryonen zu verfolgen wäre und deswegen auch in der Literatur nur fragmentarisch behandelt wurde. Auf dieselbe Weise sollen hernach auch die Önocyten in ihrer Entwicklung verfolgt werden.

Schließlich wird in diesem Kapitel kurz auf die Genese des Endoskeletts eingegangen, welches aus den in das Körperinnere gerichteten Hypodermeinstülpungen hervorgeht und mitsamt dem Ektoskelett seine Entstehung dem äußeren Keimblatte verdankt. —

1. Die Entwicklung des Nervensystems.

Unsere Darstellung beginnen wir mit der Entwicklung der Bauchganglienkette. Dieser große Bestandteil des Nervensystems beginnt seine Entwicklung an Keimstreifen, an welchen es schon zur Loslösung des unteren Blattes gekommen ist und an welchen die Mesodermstreifen im Begriffe sind, sich in die seitlich gelegenen Somitenreihen umzuwandeln. Zu dieser Zeit bemerken wir am Keimstreifen, wenn wir ihn in toto von der Ventralseite besichtigen, zwei bei verschiedenen Arten verschieden deutlich auftretende Längswülste, die entlang des Keimstreifens parallel und knapp zu beiden Seiten seiner Medianebene verlaufen und, in der Literatur unter dem Namen Neuralwülste bekannt, uns den Beginn der Differenzierung der Bauchganglienkette andeuten; diese Wülste reichen nach vorn bis an die Stomodäalöffnung, hinten bis an die Proctodäalöffnung und umfassen eine median zwischen ihnen gelegene Rinne, die allgemein als Neuralrinne bezeichnet wird. Wollen wir uns näher über die Ursachen unterrichten, die das

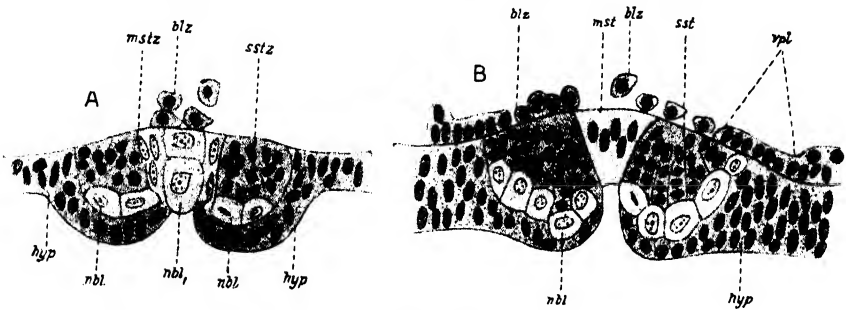


Fig. 117.

Forficula. A Querschnitt durch die interganglionäre; B Querschnitt durch die ganglionäre Region der Bauchganglienketteanlage; *mstz* Ganglienzellen des Mittelstranges; *sstz* Ganglienzellen des Seitenstranges; *nbl* Neuroblasten des Seitenstranges; *nbl*, Neuroblasten des Mittelstranges; *blz* Blutzellen; *hyp* dermatogene Schicht; *mst* Mittelstrang; *vpl* ventrale Muskelplatte (nach Heymons).

Erscheinen der genannten Neuralwülste zur Folge hatten, so müssen wir zur Besichtigung von Querschnitten greifen, die den Keimstreifen der Quere nach getroffen haben: Wir überzeugen uns dann, daß das Ektoderm entlang der Neuralwülste sich aus einem einschichtigigen in ein mehrschichtiges umgewandelt hat, und da dieser Dickenzuwachs zwischen den Neuralwülsten geringer ist, so mußte daraus die Entwicklung der genannten Neuralrinne resultieren. Schon beim Auftreten der Neuralwülste ist zu bemerken, daß sie nicht an allen Stellen auf die gleiche Weise über das Niveau des Keimstreifens erhoben sind; sondern sie lassen eine gewisse Segmentierung erkennen, die auf der Höhe der Kiefersegmente gewöhnlich verschwommen ist, in der Abdominalregion aber deutlich hervortritt und sich dadurch kund gibt, daß die Neuralwülste auf der Höhe der Körpersegmente nach außen vorgewölbt, intersegmental dagegen eingekerbt erscheinen. Auf diese Weise kennzeichnen sich schon äußerlich die Hauptbestandteile der künftigen Bauchganglienkette: Die Neuralwülste stellen uns größtenteils die Anlagen der neuralen Seitenstränge dar, die Neuralrinne deutet den neuralen Mittelstrang an, die segmentalen Vorwölbungen der

Neuralwülste entsprechen den künftigen Ganglien, die intersegmentalen Einkerbungen derselben den künftigen Längskommissuren.

Betrachten wir auf einem etwas älteren Stadium die Neuralwülste im Querschnitte, so sehen wir (Fig. 117 A), daß ihr mehrschichtiges Epithel in zwei Teile zerfallen ist; in einen lamellären, äußeren (*hyp*), der seitlich in das übrige Ektoderm übergeht, mit ihm die Anlage des Hautepithels darstellt und deswegen als dermogene Schicht bezeichnet wird, und einen inneren viel dickeren, die sog. neurogene Schicht, in welcher wir die Anlage des neuralen Seitenstranges zu erblicken haben. Der genannte Schnitt hat die Neuralwülste intersegmental getroffen, die Dicke der neurogenen Schicht erscheint dagegen viel mächtiger auf der Höhe eines Körpersegmentes, worüber uns Fig. 117 B unterrichtet. Wenn wir nun auf den beiden zuletzt vorgeführten Querschnitten die Verhältnisse, welche im Bereiche der Neuralwülste herrschen, mit denjenigen im Bereiche der Neuralrinne vergleichen, so sehen wir, daß ihr Ektoderm zwar mehrschichtig erscheint, noch aber keine Aufteilung in eine neuro- und dermogene Schicht erkennen läßt, welche sich erst hernach in den älteren Entwicklungsstadien einstellt. Im Bereiche der neurogenen Schicht der Neuralwülste sind ventral (die letztgenannte Figur) große Zellen zu sehen (*nbl*), die als Neuroblasten bezeichnet werden. In den

jüngeren Entwicklungsstadien der Insekten machen sie (*nb*) allein die neurogene Schicht der Neuralwülste aus (Fig. 118); während der weiteren Entwicklung unterliegen sie aber wiederholten Teilungen, aus welchen kleine dorsal von ihnen gelegene Zellen, die Nervenzellen, hervorgehen. Diese Zellen erscheinen über den Neuroblasten regelmäßig angeordnet und kommen über einem jeden von ihnen in einer (wie bei *Xiphidium* nach Wheeler) oder in Doppelreihen

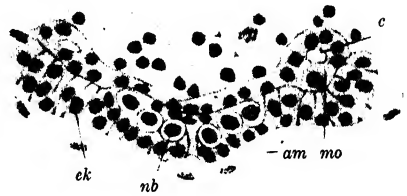


Fig. 118.

Donacia, Querschnitt durch einen ziemlich jungen Keimstreifen. *c* Coelom; *mo* Mesoderm; *ek* Ektoderm; *nb* Neuroblasten; *am* Amnion (nach Hirschler).

(wie bei *Forficula* nach Heymons, bei *Donacia* nach Hirschler) zu liegen; alle Nervenzellen, die oberhalb eines Neuroblasten zu sehen sind, sind als seine Abkömmlinge zu betrachten, die successive dorsalwärts sich von ihm abtrennen. Die Zahl der Neuroblasten, die an Querschnitten zu finden ist, unterliegt bei verschiedenen Arten gewissen Schwankungen; in der Mitte des Segmentes treten sie am zahlreichsten auf, um nach vorn und hinten, gegen die beiden Segmentgrenzen an Zahl abzunehmen; ähnlich wie im Bereich der Seitenstränge begegnen wir Neuroblasten (*nbl*) auch im Mittelstrange (Heymons: *Forficula*), am Boden der Neuralrinne, nur kommen sie hier ausschließlich intersegmental zu liegen, während auf der Höhe der Segmente der Mittelstrang (*mst*) aus kleinen Zellen aufgebaut ist.

Nachdem schon in den Seitensträngen die Zahl der Nervenzellen zugenommen hat, bilden sie einen kompakten Zellenkomplex, welcher sich seitlich deutlich von dem dermatogenen Ektoderm abgrenzt. Solchen Verhältnissen begegnen wir auf Fig. 119, die uns ein Querschnittsfragment durch ein älteres Entwicklungsstadium darstellt: Wir sehen hier, daß der Mittelstrang (*mstz*) von der Oberfläche des

Keimstreifens nach innen zurückgedrängt erscheint und ebenfalls von der dermogenen Schicht (*hyp*) bedeckt ist. Zu seinen beiden Seiten kommen die ganglionären Abschnitte der Seitenstränge (*sstz*) zu liegen, die sich ventral und seitlich von dem Hautektoderm abgegrenzt haben und mitsamt dem Mittelstrange ein Ganzes ausmachen, welches uns das jugendliche Bauchganglion darstellt. Die Nervenzellen des Mittel- und der Seitenstränge haben fadenförmige Auswüchse bekommen, die über den Zellen gelegen sind, sich miteinander kreuzen und als die jugendliche Punktsubstanz aufzufassen sind, aus welcher sich hernach die Quer- und Längskommissuren entwickeln. An der Ausbildung der beiden Querkommissuren sind vor allem (nach Heymons) die Zellen des Mittelstranges, daneben aber auch diejenigen der Seitenstränge beteiligt. Die Querkommissuren werden in den einzelnen Bauchganglien nicht gleichzeitig angelegt, sondern die vorderen von ihnen eilen den hinteren in dieser Hinsicht voran, so wie auch in dem einzelnen Ganglion die Entwicklung der vorderen Querkommissur derjenigen der hinteren vorangeht.

Während der weiteren Entwicklung gewinnen schließlich die Bauchganglien ihren endgültigen Bau, der auf die Weise zustande gebracht wird, daß die intersegmental gelegenen Zellen des Mittelstranges sich nach vorn verschieben und als ein zusammenhängender Zellenkomplex, jeder von ihnen in das unmittelbar vor ihm gelegene Bauchganglion, median aufgenommen wird. In so einem Ganglion sind dann im ganzen fünf Zellenkomplexe, oder wie sie Graber nannte, fünf Zellenlager zu unterscheiden:

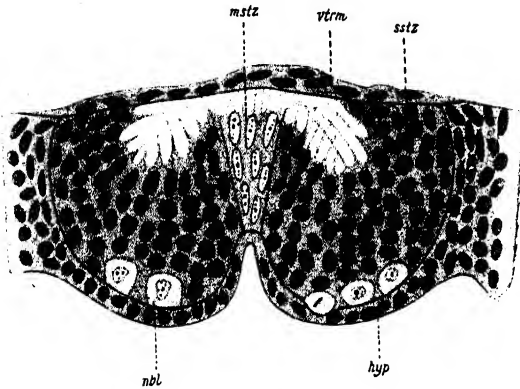


Fig. 119.

Forficula, Querschnitt durch das zweite Abdominalganglion; die Bezeichnungen bedeuten dasselbe wie auf Fig. 117 (nach Heymons).

Nämlich zwei größere Seitenlager, die aus den Seitensträngen hervorgehen und drei kleinere

Medianlager, die dem Mittelstrange ihre Entstehung verdanken. Das vordere und mittlere Medianlager hat sich aus dem ganglionären Abschnitte des Mittelstranges entwickelt, während das hintere Medianlager aus den intersegmentalen, nach vorn geschobenen Zellen des Mittelstranges entstanden ist. Die beiden Längskommissuren verlaufen zu beiden Seiten der drei Medianlager und grenzen seitlich an die Seitenlager an, während die vordere Querkommissur zwischen dem vorderen und mittleren, die hintere dagegen zwischen dem mittleren und hinteren Medianlager zu liegen kommt. Die Punktsubstanz, die in den jungen Ganglien frei an ihrer Dorsalseite gelegen ist, wird hernach von oben mit Nervenzellen bedeckt, die sowohl den Median- wie auch den Seitenlagern entstammen.

Die Zahl der Ganglien, die der Bauchganglienreihe angehören, ist bei den Insekten während ihrer Embryogenese gewissen Schwan-

kungen unterworfen; bei allen Insekten finden wir in jedem Kiefer- und jedem Thoracalganglion die Anlage eines Ganglions. Dabei zeigen die drei Ganglione der Kiefersegmente in der ganzen Insektenwelt insofern ein einheitliches Verhalten, als sie zu Ende der Embryogenese in oroboraler Richtung mit einander verschmelzen und auf diese Weise das große Unterschlundganglion aufbauen. Was die Abdominalregion anbelangt, so müssen diejenigen Fälle als die primären betrachtet werden, in welchen jedem Abdominalsegmente sein eigenes Ganglion zukommt; bei *Gryllotalpa* und *Periplaneta* konnte Heymons in allen elf Abdominalsegmenten deutlich eine Ganglionanlage beobachten; das im elften Abdominalsegmente zur Entwicklung gelangte Ganglion ist zwar hier kleiner als die voranliegenden, verdient es aber seiner Natur wegen vollkommen, als ein besonderes Ganglion betrachtet zu werden. *Forficula* zeigt (nach Heymons) dagegen insofern ein abgeleitetes Verhalten, daß bei ihr das letzte Ganglion im zehnten Abdominalsegmente angelegt wird, während in das elfte Abdominal- und in das Analsegment nur zwei Nervenstränge eindringen, an denen aber keine Ganglien wahrzunehmen sind. Ähnlich wie bei *Forficula* entbehrt auch bei den Grylliden und Blattiden das Analsegment eines Ganglions, und es sind hier nur die vorher genannten Nervenstränge zu finden. Wenn wir nun in bezug auf die Ganglienzahl eine andere Insektengruppe, z. B. die Coleopteren betrachten, so finden wir hier Arten mit zehn und mit elf Ganglienanlagen im Abdomen; der erstere Fall kommt nach Graber bei *Hydrophilus*, *Lina* und *Meloë* vor, während elf Abdominalganglien bei *Doryphora* (Wheeler) und *Donacia* aufgefunden wurden. Über die sekundäre Konkreszenz der in den Kiefersegmenten gelegenen Ganglien wurde schon früher gesprochen, und es ist hier noch einzuholen, daß derartige Konkreszenzen auch in anderen Partien der primär echt segmentalen Bauchganglienreihe noch während der Embryogenese vorkommen, wobei dies gewöhnlich in den hintersten Abdominalsegmenten und seltener an der Grenze zwischen dem Thorax und dem Abdomen stattfindet. Bei den Grylliden, Blattiden und bei *Donacia* verwächst frühe das elfte Abdominalganglion mit dem zehnten, während in den älteren Stadien diese Verwachsungen mehr nach vorn greifen können; so vereinigt sich bei *Donacia* das zehnte Doppelganglion mit den zwei voran gelegenen Ganglien zu einem größeren Ganglienkomplex, und ganz dieselbe Konkreszenz kommt auch bei *Forficula* zwischen den vier letzten Abdominalsegmenten vor. Dieses Insekt gibt uns ein Beispiel auch dafür ab, daß Abdominalganglien mit den thoracalen verwachsen können, indem bei ihm das erste Abdominalganglion mit dem letzten Thoracalganglion zu einer Einheit verschmilzt.

Wir gehen jetzt zur Darstellung der Gehirnentwicklung über, in welcher Hinsicht vor allem die Untersuchungen Viallanes an *Mantis*, Wheeler's an *Xiphidium* und Heymons' an *Forficula* maßgebend sind. Das Gehirn der Insekten läßt, wie bekannt, drei Abschnitte an sich unterscheiden, von denen jeder einem Ganglion entspricht, und die, von vorn nach hinten gelegen, mit den Namen Proto-, Deuto- und Tritocerebrum, oder Proten-, Deuteren- und Tritencephalum bezeichnet werden. Das Protocerebrum nimmt seinen Anfang aus dem Ektoderm des Oralsegmentes, welches aus den großen zwei Kopflappen zusammengesetzt ist, das Deutocerebrum aus demselben Keimblatte des Antennensegmentes und das Tritocerebrum aus dem des Inter-

calar- oder Prämandibularsegmentes. Die Entwicklung aller drei Gehirnabschnitte kommt im Grunde genommen, ganz auf dieselbe Weise zustande wie diejenige einzelner Ganglien der Bauchganglienkette: Symmetrisch zu beiden Seiten eines jeden der drei genannten Körpersegmente wird das Ektoderm mehrschichtig, wonach eine Delamination der äußeren Epithelschicht von der inneren stattfindet und es somit zu einer Differenzierung des Ektoderms in eine äußere dermatogene und innere neurogene Schicht kommt; diese Vorgänge verlaufen fast gleichzeitig mit dem Erscheinen der Neuralwülste und der Neuralrinne in den hinteren Regionen des Keimstreifens, wobei die Anlage des Tritocerebrums nach hinten an die letzteren angrenzt, während die enge Neuralrinne auf der Höhe des Intercalarsegmentes flacher wird und etwas an Breite zunimmt. Die neurogenen Zellenkomplexe, die zu beiden Seiten des Oral-, Antennen- und Intercalarsegmentes erscheinen, sind als homolog den Seitensträngen, die im Bereiche der Neuralwülste gelegen sind, zu betrachten. Zur Anlage eines Mittelstranges in dem Sinne, wie wir ihm in den hinteren Partien des Keimstreifens begegnen, kommt es in den drei ersten Kopfsegmenten zwar nicht, dennoch ist aber auch hier das median zwischen den neurogenen Zellenkomplexen gelegene Ektoderm am Aufbaue gewisser Gehirnbestandteile tätig, wie wir dies aus den folgenden Zeilen genauer erfahren werden.

Fig. 120 stellt uns einen Querschnitt durch das Vorderende eines *Forficula*-Embryos dar, der die Anlage des Protocerebrums der Quere nach getroffen hat; wir bemerken hier, daß das Ektoderm median eine mehrschichtige Verdickung (*Ob*) zeigt, die als die Anlage des Labrums aufzufassen ist, und daß es nach rechts und links in ein einschichtiges Epithel (*hyp*) übergeht, welches die dermatogene Schicht im Bereiche der Kopflappen ausmacht. Über der dermatogenen Schicht begegnen wir zu beiden Seiten der Labralanlage der in diesem Stadium schon ziemlich dicken, neurogenen Schicht, in welcher die Zellen (*glz*, *nbl*) in mehreren Lagern übereinander zu liegen kommen. Wir sehen hier weiter, daß diese Schicht seitlich von der Labralanlage fast die ganze Breite der Kopflappen einnimmt und nur an ihren Rändern einen schmalen Streifen von ihnen freiläßt. Während die Anlagen des Protocerebrums in den jüngeren Entwicklungsstadien in einem jeden der Kopflappen als ein einheitliches Ganzes erscheinen, bildet hernach die dermatogene Schicht im Bereiche eines jeden der Kopflappen zwei Längsfurchen, durch welche sowohl sie selbst wie auch die neurogene Schicht in drei Abschnitte aufgeteilt wird, in welchem Entwicklungszustande wir das Protocerebrum eben auf unserer Figur finden. Durch diesen Vorgang ist die Protocerebralanlage eines jeden Kopflappens in drei miteinander zusammenhängende Lobi zerlegt worden, die wir, der Nomenklatur Viallanes' folgend, als erster, zweiter und dritter Lobus (*lob₁₋₃*) (von der Seite gegen die Mitte gerechnet) bezeichnen.

Zwischen den ersten und zweiten, wie auch zwischen den zweiten und dritten Lobi finden wir das dermatogene Ektoderm eingekeilt, welche Einkeilungen von den Boden der vorher genannten Längsfurchen nach innen ausgehen; die mehr seitlich gelegene Einkeilung (*igv*) scheint eine echte doppelwandige Falte zu sein, wofür gewissermaßen der Umstand spricht, daß in ihrem Bereiche auf älteren Stadien ein Lumen erscheint, wodurch sie das Aussehen eines bläschenförmigen Gebildes gewinnt, welches sich nach innen vom Ektoderm loslöst; dieses bläs-

chenartige Organ, dessen Bedeutung unbekannt ist, stellt uns ein Rudimentum dar, welches noch bei den jungen Larven anzutreffen ist, um hernach spurlos zu verschwinden. Ähnliche Veränderungen sind an der zwischen dem zweiten und dritten Lobus gelegenen Ektodermeinkeilung nicht wahrzunehmen.

Betrachten wir den zweiten und dritten Lobus (lob_2 , lob_3), so sehen wir, daß ihr Bau vollkommen demjenigen entspricht, welchem wir in den Seitensträngen der Bauchganglien begegnet sind. Knapp über dem Hautektoderm finden wir hier ebenfalls die großen Neuroblasten (nbl), denen dicke Komplexe von aus ihnen hervorgegangenen Ganglienzellen (glz) aufliegen, während der erste Lobus ($ggl\ op$) im allgemeinen ein anderes Aussehen aufweist; in seinen hinteren Regionen sind auch einige Neuroblasten zu finden. Seine Hauptmasse besteht aber aus

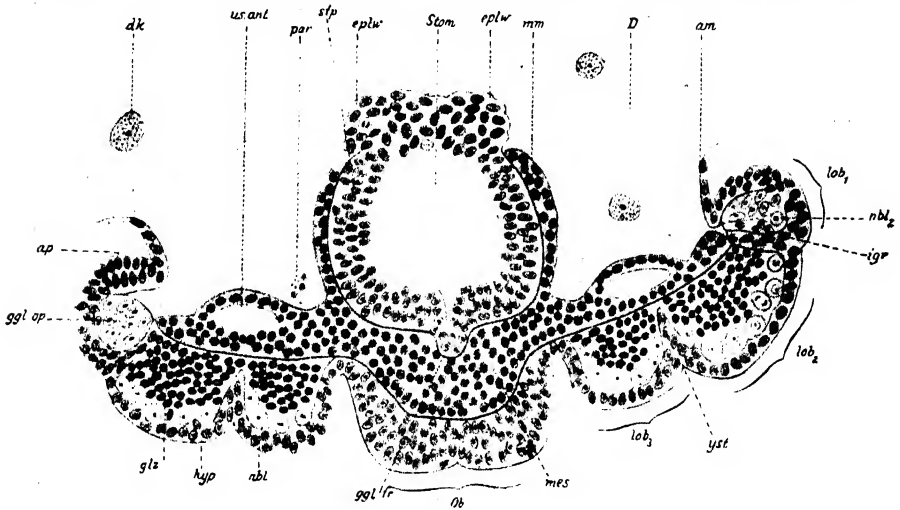


Fig. 120.

Forficula, Querschnitt durch den Keimstreifen auf der Höhe des Protocephalums (Protocephalums). *dk* Dotterkern; *us. ant* antennales Ursegment; *stp* Epithel des Vorderdarms; *eplw* vordere Mitteldarmlamelle; *Stom* Stomodaeum; *mm* Muskelschicht des Vorderdarms; *D* Dotter; *am* Amnion; *ap* Augenplatte; *ggl. op* Ganglion opticum; *glz* Ganglienzellen; *hyp* dermatogene Schicht; *nbl* Neuroblast; *ggl. fr.* Ganglion frontale; *Ob* Labrum; *mes* Mesoderm; *yst* Hypodermiseinstülpung; *igv* interganglionale Verdickung; *lob₁*, *lob₂*, *lob₃* Lobus primus, secundus, tertius (nach Heymons).

länglichen mit größeren, hellen Kernen versehenen Zellen, wobei es sich aus der weiteren Entwicklung ergibt, daß er als die Anlage des Ganglion opticum aufzufassen ist; dorsalwärts, über dem jungen Ganglion opticum, erscheint das Hautektoderm mehrschichtig, und in dieser Verdickung haben wir wiederum die Anlage des Facettenauges, die sog. Augenplatte (*ap*) vor uns.

Erheblich einfacher erscheinen die Anlagen des Deuto- und Tritocerebrums, indem ihnen eine Aufgliederung in Lobi abkommt und sie in ihrem Baue, bezüglich der Lage der Neuroblasten und der Ganglienzellen, vollkommen den Seitensträngen der Bauchganglien gleichen. Während der weiteren Entwicklung erscheint über den Anlagen dieser zwei Gehirnabschnitte, ganz ähnlich wie in den Seitensträngen der Bauchganglien, die Punktschubstanz, die in den einzelnen Lobi des

Protocerebrums gesondert angelegt wird und hier ebenfalls über den Ganglienzellen zu liegen kommt. An älteren Stadien treten die in den einzelnen Lobi eines Kopflappens entwickelten Punktsubstanzen miteinander in Verbindung, und indem das Deuto- und Tritocerebrum nach vorn geschoben wird, was eine innigere Vereinigung aller drei Gehirnabschnitte zur Folge hat, vereinigen sich die Punktsubstanzen aller drei Gehirnabschnitte auch miteinander zu jeder Seite.

Es erübrigt noch auf die Genese zweier wichtiger Gehirnbestandteile einzugehen, nämlich auf diejenige der Supra- und Subösophagealkommissur. Die erstere stellt uns die vordere Querkommissur des Gehirnes dar, die vor dem Stomodäum entwickelt wird, während die zweite hinter dem Stomodäum erscheint und als die hintere Querkommissur des Gehirnes zu bezeichnen ist. Die vordere Querkommissur verdankt bei *Forficula* (nach Heymons) ihre Entstehung dem Ektoderm, welches vor der Labralanlage zwischen den beiden Anlagen des Protocerebrums gelegen ist. An dieser Stelle wird das Ektoderm mehrschichtig; seine inneren Zellen, die sich von der dermatogenen Schicht isolieren, ziehen sich der Quere nach spindelförmig aus, und indem sie links und rechts Plasmafortsätze aussenden, die in die Punktsubstanz des Protocerebrums eindringen, kommt es zur Entwicklung eines Nervenstranges, der uns eben die supraösophageale Querkommissur darstellt. Ganz auf die ähnliche Weise entsteht auch die subösophageale Querkommissur, die sich aus nach innen losgelösten Zellen entwickelt, welche dem zwischen den Anlagen des Tritocerebrums gelegenen Ektoderm entstammen. Die Entwicklung beider Gehirnkommissuren entspricht also vollkommen derjenigen der Querkommissuren im Bereiche der Bauchganglien, und die Aufgabe, welche das zwischen den Hälften des Proto- und Tritocerebrums gelegene Ektoderm zu erfüllen hat, fällt mit derjenigen zusammen, die dem Mittelstrange im Bereiche der Bauchganglien zukommt. In dieser Beziehung weichen die die Entwicklung von *Eutermes* betreffenden Angaben von Strindberg insofern von den Heymons'schen ab, daß bei diesem Insekte nur die hintere Querkommissur aus dem median gelegenen Ektoderm hervorgeht, während die vordere ihre Entstehung den Lobi des Protocerebrums verdanken soll. Während Heymons bei *Forficula* und Strindberg bei *Eutermes* nur die Anlagen der zwei genannten Gehirnquerkommissuren beobachten konnten, hat Viallanes bei *Mantis* noch die Anlage einer dritten Querkommissur aufgefunden; sie soll hier vor dem Stomodaeum zwischen den Anlagen des Deutocerebrums erscheinen, ziemlich schwach entwickelt sein und hernach mit der Protocerebralkommissur zu einem einheitlichen Nervenstrange verschmelzen.

Ähnlich wie die Bauchganglienkette hebt sich auch das Gehirn in den älteren Entwicklungsstadien von dem Hautektoderm ab, und gleichzeitig damit erscheinen in Form von Gehirnauswüchsen die Anlagen der Kopfnerven, deren Entwicklung hauptsächlich seitens Viallanes eingehend verfolgt wurde, so daß wir uns hier damit begnügen, auf diese Arbeiten hinzuweisen. Erwähnt sei nur, daß die Genese des ansehnlichsten Kopfnerven, nämlich des Nervus opticus, gewissermaßen strittig ist. Nach Viallanes und Wheeler soll dieser Nerv aus dem Ganglion opticum herauswachsen und somit erst nachträglich das in Entwicklung begriffene Auge erreichen, was Viallanes zuerst für *Mantis* angegeben hat. Bei *Forficula* dagegen soll, nach den

Untersuchungen Heymons', die Verbindung zwischen dem Ganglion opticum und der Augenplatte eine primäre sein, woraus folgt, daß der Nervus opticus hier nicht erst sekundär mit der Augenplatte in Kontakt tritt, welches Verhalten auch bei den Embryonen von *Eutermes* (nach Strindberg) zu beobachten ist. Da nun schwer anzunehmen ist, daß derartige Entwicklungsvorgänge bei den einzelnen Insektenarten so variabel verlaufen würden, so kann eine Einigung der Angaben nur seitens künftiger Untersuchungen erwartet werden.

Wir gehen jetzt zur Entwicklung des Eingeweidennervensystems über und zwar zur Genese desjenigen Teiles, der in der Literatur als Schlundnervensystem bezeichnet wird. Die ersten Angaben über seine Entwicklung verdanken wir den Arbeiten Heider's, Gräber's, Carrière's und Wheeler's, während hernach Heymons den betreffenden Vorgängen nachgegangen ist und dieses Kapitel der Insektenembryologie am eingehendsten ausgearbeitet hat. Seine Untersuchungen wurden an *Forficula*- und Orthopteren-Embryonen angestellt, und wir werden somit in den folgenden Zeilen genauer die Genese des Schlundnervensystems bei *Forficula* behandeln und mit dieser die entsprechenden Vorgänge bei anderen Insekten vergleichen, was uns Gelegenheit geben wird, gewissermaßen die Variabilität kennen zu lernen, welche bei den Insekten die Entwicklung des genannten Systems aufweist.

Betrachten wir Fig. 121, die uns das Vorderende des noch vor der Umrollung stehenden *Forficula*-Embryos im Sagittalschnitte darstellt: Wir begegnen hier der mächtigen Stomodäaleinstülpung (*o*), deren vordere, also in der Zukunft dorsale Wand dicker erscheint und von innen drei Einkerbungen aufweist, denen von außen drei noch größtenteils unter dem Mesoderm (*mm*) gelegene Zellenkomplexe entsprechen, welche aus der Stomodäalwand hervorgegangen sind und mit ihr noch innig zusammenhängen. Der distalste Zellenkomplex ist von allen der größte und er läuft dorsalwärts und ventralwärts je in einen Lappen aus, von denen der ventrale Lappen frei gelegen und nicht von dem Mesoderm bedeckt ist. Dieser ventrale Lappen, der sich hernach vom Stomodäum abschnürt und als unpaarer, ansehnlicher Zellenkomplex an der Basis des Labrums zu liegen kommt, stellt die Anlage des Ganglion frontale (*ggl. fr.*) dar, während der dorsale Lappen, der dorsalwärts in zwei Hörner ausläuft, sich hernach auch vom Stomodäum losmacht und das Mesoderm nach vorn passiert, als die Anlage des Ganglion occipitale (*ggl. occ.*) zu betrachten ist. Der zweitdistalste Zellenkomplex verhält sich von dem ersten insofern verschieden, als aus ihm nicht unpaare, sondern paarige Gebilde, nämlich ein Ganglienpaar hervorgeht, welches als Ganglia pharyngea (*ggl. phar.*) bezeichnet wird. Diese Ganglien verlieren hernach ihren Zusammenhang mit dem Stomodäum, wandern lateralwärts und legen sich den Somiten des Antennensegmentes an; schließlich entstehen aus dem dritten Zellenkomplex bei *Forficula* keine Ganglien, sondern zwei Nervenstämme, die sog. Nervi splanchnici (*n. spl.*), welche an den Ganglia pharyngea beginnen und zu den Seiten des Ösophagus zu dessen distalem Ende hinziehen. Während alle diese Ganglien meist nahe beisammenliegen, entfernen sie sich in den älteren Stadien voneinander, bleiben aber alle mittels Nervensträngen in Verbindung, wobei derjenige von ihnen, der vom Ganglion occipitale zu dem G. frontale läuft, als Nervus recurrens bezeichnet wird. Gleich-

zeitig mit dem Erscheinen der genannten Ganglienanlagen wuchert im ersten Maxillarsegment vor der Maxillenbasis, also in einer ziemlich weit entfernten Körperregion, das Ektoderm an zwei symmetrisch gelegenen Stellen nach innen und entwickelt auf diese Weise ein neues Ganglienpaar, die sog. *Ganglia allata*, die hernach durch das Tentorium in das Körperinnere verlagert werden und beiderseits an der Aorta, in der Nachbarschaft der *Ganglia pharyngea*, zu liegen kommen. Hier treten sie mit den genannten Nachbarganglien in eine nervöse Verbindung, und indem sie sich darauf aneinander nähern, verschmel-

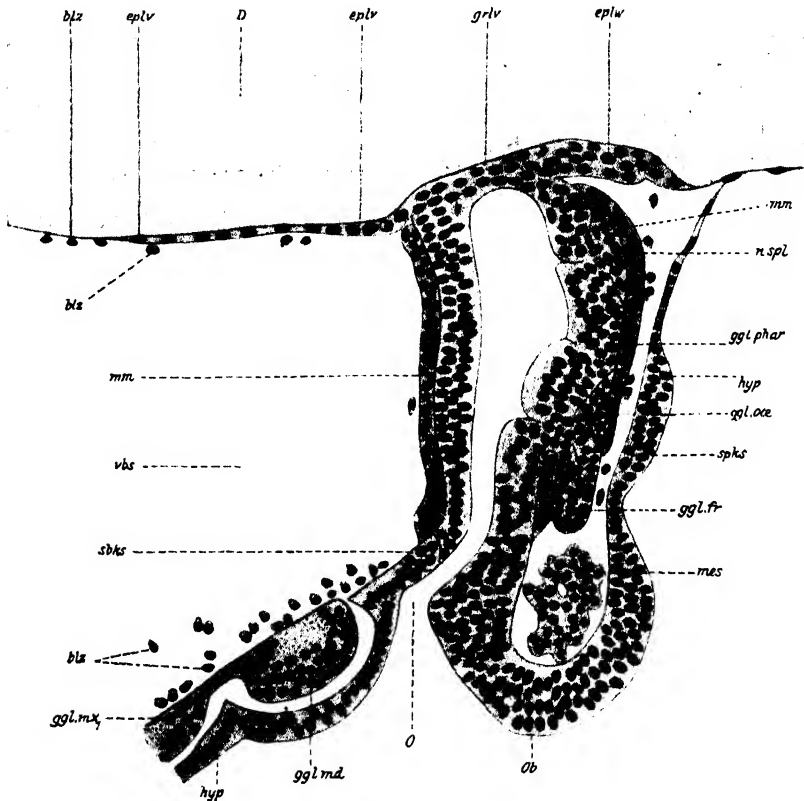


Fig. 121.

Forficula, Fragment von einem Sagittalschnitte durch den Keimstreif; sein Vorderende. *blz* Blutzellen; *mm* Muskelschicht des Vorderdarms; *vbs* Epineuralsinus; *sbks* Subösophagealkommissur; *ggl. mx*, *ggl. md* Ganglion des 1. Maxillar- und des Mandibularsegmentes; *o* Mundöffnung; *ob* Labrum; *mes* Mesoderm; *ggl. fr* Ganglion frontale; *spks* Supraösophagealkommissur; *ggl. occ* Ganglion occipitale; *hyp* Hypoderm; *ggl. phar.* *Ganglia pharyngea*; *n. spl.* Nervus splanchnicus (nach Heymons).

zen die *Ganglia allata* am Ende der Embryonalentwicklung zu einem unpaaren Ganglion. Wie sie sich ihrer Genese nach ganz verschieden von den übrigen Ganglien des Schlundnervensystems verhalten, so zeigen sie auch gewisse Besonderheiten in ihrem Bau und im Aussehen ihrer Zellen. Während an den übrigen Ganglien eine centrale Punktschicht zur Entwicklung kommt, fehlt sie vollkommen den *Ganglia allata*, deren Zellen sich daneben durch einen eigentümlichen Glanz auszeichnen, welcher anderen Ganglienzellen bei den Insekten

überhaupt abkommt. Die Entwicklung der Schlundganglien, an denen mit Ausnahme der *G. allata* ein peripheres Zellenlager und eine central gelegene Punktsubstanz zu unterscheiden ist, weicht nämlich, was im Zusammenhang mit dem Gesagten hier zu betonen ist, darin von derjenigen der Gehirn- und Bauchganglien ab, daß hier niemals Neuroblasten zum Vorschein treten und die betreffenden Anlagen schon vom Anfange an aus kleinen Ganglienzellen aufgebaut sind.

Wenn wir nun die Entwicklung des Schlundnervensystems bei *Forficula* mit derjenigen von *Gryllus* (nach den Angaben Heymons') vergleichen, so ergeben sich hier folgende Übereinstimmungen und Differenzen: Ähnlich wie bei *Forficula* kommt es hier zur Ausbildung dreier Zellenkomplexe, die der vorderen (dorsalen) Stomodäalwand aufliegen und aus ihr hervorgegangen sind. Während aber bei *Forficula* aus dem proximalsten, d. i. dem am nächsten dem Mitteldarme gelegenen Zellenkomplexe keine Ganglien, sondern bloß Nerven, die sog. Nervi splanchnici entstehen, entwickelt sich aus ihm bei *Gryllus* ein Paar Ganglia splanchnica, die anfangs lateral, durch eine dorsale Querkommissur miteinander verbunden, zu beiden Seiten des Stomodäums zu liegen kommen, um zu Ende der Embryonalentwicklung ihre Lage zu ändern, was dazu führt, daß eines von ihnen fast dorsal, das andere dagegen fast ventral vom Darmtraktus Platz nimmt. Aus dem mittleren Zellenkomplex entwickelt sich bei *Gryllus* ein Paar kleiner Ganglia pharyngea und daneben noch das Ganglion occipitale, welches bei *Forficula* aus dem distalsten Zellenkomplex hervorgeht; dieser Zellenkomplex liefert bei *Gryllus* nur das Ganglion frontale, welches mit dem *G. occipitale* von Anfang an mittels des Nervus recurrens verbunden ist. Die Ganglia *allata* entstehen hier an derselben Stelle wie bei *Forficula*; sie werden hernach durch das Tentorium auch nach innen verlagert, kommen hier aber in einer größeren Entfernung von den *G. pharyngea* zu liegen und gehen keine Verschmelzung mit einem unpaaren Ganglion ein, wie dies eben bei *Forficula* Platz hat. Bei *Gryllotalpa* verläuft die Entwicklung des Schlundnervensystems, nach Heymons, ganz auf dieselbe Weise wie bei *Gryllus*, während die Blattiden gewisse Besonderheiten erkennen lassen; bei ihnen (*Periplaneta*, *Phyllodromia*, *Ectobia*) wird nämlich nur ein unpaares Ganglion splanchnicum entwickelt, welches aus dem proximalsten Zellenkomplex hervorgeht, während die übrigen Schlundganglien und die Ganglia *allata* ihrer Zahl und Genese nach vollkommen mit denjenigen bei *Gryllus* übereinstimmen; nur sind bei den Blattiden die Ganglia pharyngea stärker als bei den Grylliden entwickelt und die Ganglia *allata* erhalten sich als ein Ganglienpaar, ohne, wie bei *Forficula*, zu einem unpaaren Ganglion zu verschmelzen.

Von den späteren Arbeiten, die sich mit der Entwicklung des Schlundnervensystems befassen, ist hier die Abhandlung Strindberg's anzuführen, in welcher die Genese des genannten Systems bei den Embryonen von *Eutermes* behandelt wird. Es entwickeln sich hier aus der dorsalen Wand des Stomodäums dieselben drei Zellenkomplexe, welche Heymons bei den Ortho- und Dermapteren beobachtet hat. Der distalste von ihnen liefert das unpaare *G. frontale*, der mittlere das unpaare Ganglion cesophagi (= occipitale) und der proximalste das unpaare *G. ventriculare* (= splanchnicum). Daneben erscheint hier noch ein Paar Ganglia postcerebralia, die ihrer Genese und Lage nach wahrscheinlich den Ganglia pharyngea der Orthopteren ent-

entsprechen. Ganglia allata hat Strindberg bei *Eutermes* nicht aufgefunden, konnte sie dagegen bei einem Repräsentanten der Hymenopteren, nämlich in den Embryonen von *Formica* beobachten, während Carrière und Bürger schon früher dieselben Angaben für *Chalicodoma* machten. Bei diesem Insekte haben die zuletzt genannten Autoren auch die Anlagen des G. frontale, G. occipitale und der G. pharyngea beobachtet, wie auch das Vorhandensein eines N. recurrens festgestellt.

Aus dieser kurzen Zusammenstellung der wichtigeren Tatsachen geht nun hervor, daß das Schlundnervensystem der Insekten (bei den meisten bislang untersuchten Arten) seiner Genese nach aus zwei Teilen besteht, die in ziemlich weit voneinander entfernten Körperregionen angelegt werden, um erst hernach in innigere topographische Beziehungen zu einander zu treten. Einer von diesen Teilen, der uns durch die G. frontale, occipitale, splanchnicum resp. splanchnica, G. pharyngea und die diese Ganglien verbindenden Nerven repräsentiert ist, entsteht aus dem dorsalen Bezirke der Stomodäalwand, während der zweite, der uns in den Ganglia allata gegeben ist, aus dem Ektoderm des 1. Maxillarsegmentes seinen Anfang nimmt. Das gesamte Schlundnervensystem wird also zuerst im Bereich des Kopfes angelegt, und erst hernach, nachdem der Schlund an Länge zugenommen hat, gelangen Teile von ihm (G. splanchnica) in den Thorax. „Für die eigentümliche Erscheinung, daß ein Teil des am Schlunde gelegenen Ganglienkompleses an einer ganz anderen Stelle des Körpers, nämlich an der Ventralseite vor dem ersten Maxillenpaar angelegt wird, ist eine genügende Erklärung — sagt Heymons — vorläufig noch nicht zu erbringen. Möglicherweise haben wir in den . . . Ganglia allata Centren zu erblicken, welche speziell für die Speicheldrüsen bestimmt sind, die gerade wie diese Ganglien erst sekundär zum Oesophagus eine Beziehung gewonnen haben“. —

2. Die Entwicklung des Endoskeletts.

Die Entwicklung des im Kopfe gelegenen Endoskeletts, welches unter dem Namen Tentorium bekannt ist, hat zuerst Heider bei *Hydrophilus* eingehend behandelt, und mit seiner Darstellung stimmen die meisten Untersuchungen, die seiner Arbeit gefolgt sind (Heymons — *Forficula*, *Gryllus*, *Periplaneta*, Carrière und Bürger — *Chalicodoma*, Strindberg — *Eutermes*, *Formica*, *Chrysomela*) gut überein, während Wheeler bei *Doryphora* Verhältnisse gefunden hat, die von dem ziemlich einheitlichen Entwicklungsschema dieses Bestandteiles des Insektenkörpers erheblich abweichen.

Beispielsweise wollen wir die Entwicklung dieses cephalen Endoskeletts bei *Forficula* (nach Heymons) und bei *Eutermes* (nach Strindberg) genau besprechen. Bei *Forficula* sind es im Kopfabschnitt „zwei Paar von Ektodermeinstülpungen, welche das . . . Tentorium . . . liefern. Sie treten noch vor der Umrollung auf. Das vordere Paar entsteht medialwärts an der Basis der Antennen und stellt zwei weite, mit dem blinden Ende nach hinten gerichtete Säcke dar, welche in dorsoventraler Richtung abgeplattet sind. Die hintere Tentoriumanlage erscheint vorn an der Basis der zweiten Maxillen. Die hier entstehenden Einstülpungen nehmen auch anfangs die Form von weiten Taschen an. Sehr bald aber knicken sie sich rechtwinkelig um und

wachsen jederseits als langes, dünnes Rohr nach vorn. Auf diese Weise dehnen sie sich auch durch das erste Maxillarsegment aus, wo sie unter die schon abgeschnürten Ganglia allata sich einschieben, und gelangen, indem die letzteren ihnen gewissermaßen wie angeheftet erscheinen, an das Hinterende der vorderen Tentoriumanlage. Nach der Umrollung . . . zeigt es sich, daß eine mediane Verbindung zwischen den beiden vorderen Tentoriumanlagen eingetreten ist, welche sich oberhalb des Mandibularganglions, und zwar zwischen diesem und dem Schlunde befindet. . . . Die hinteren Anlagen . . . haben jetzt die median verbundene Partie der vorderen erreicht und legen sich dorsalwärts der letzteren auf. An dieser Stelle kommt es später zu einer Vereinigung der einzelnen Anlagen untereinander. Von dem betreffenden Punkte wachsen in der Folge noch zwei Schenkel zur Dorsalseite hin. Im Laufe der weiteren Entwicklung werden in den Tentoriumeinstülpungen Chitinstücke angelegt, deren Bildung gleichzeitig mit der Ausscheidung einer äußeren Körperecuticula erfolgt. Besonders an der das Mandibularganglion überbrückenden Partie entwickelt sich eine starke Chitinplatte, die das eigentliche Tentorium darstellt und sich mit dem weiteren Auswachsen der Matrix auch nach hinten über das ganze Unterschlundganglion ausdehnt“.

Um darauf hinzuweisen, daß die Entwicklung des Tentoriums, obwohl sie dem seitens Heider aufgestellten Schema bei den meisten Insekten im allgemeinen folgt, dennoch von Art zu Art auch einer gewissen Variabilität unterworfen zu sein scheint, gehen wir auf die Genese dieses Endoskeletteiles bei *Eutermes* ein, wie sie uns Strindberg in seiner Arbeit geschildert hat: „Bei *Eutermes* erscheint die Anlage des Tentoriums vor der Umrollung als zwei Paar von ectodermalen Einstülpungen, die nach beendigter Umrollung . . . mit ihren blinden Enden verwachsen. Das erste Paar entsteht am oberen Rand der Mandibel jederseits als eine schmale wagerechte Einstülpung, deren blindes Ende in zwei Hörner ausläuft. Von diesen ist das eine nach unten gerichtet, biegt nach hinten um und weitet sich in der Nähe der Subösophagealkommissur etwas blasenförmig aus. Von der Erweiterung geht jederseits ein wagerechtes Divertikel gegen die Medianlinie und wird mit seinem Visavis unterhalb der Subösophagealkommissur verlötet. In dieser Weise wird ein Querstück gebildet, dessen Zellen durch die dunkel gefärbten Kerne ausgezeichnet und im Sagittalschnitt im Winkel zwischen dem Subösophagealganglion und der Schlundkommissur zu finden sind. Nach hinten von dem Querstück setzen sich die beiden Einstülpungen bis zum Hinterrand der Mandibel fort, um hier wieder median miteinander in Verbindung zu treten. Das zweite Querstück ist mit einem sehr engen Lumen versehen und befindet sich ebenfalls im Winkel zwischen dem Subösophagealganglion und der Schlundkommissur, aber oberhalb der letzteren. Die beiden vorderen Einstülpungen des Tentoriums stehen somit zweimal miteinander durch Querstücke in Verbindung, von denen das eine unterhalb, das andere oberhalb der Schlundkommissur verläuft. Das letztere ist wenig stark entwickelt und entspricht der Lage gemäß dem einzigen Querstück übriger Insekten. Das zweite Paar der Tentorialeinstülpungen mündet am hinteren oberen Rand der ersten Maxillen. Auch hier ist jederseits die Einstülpung wagerecht und streckt sich median, um dann nach vorn zu biegen und mit lateralen Teilen des zweiten Querstückes verlötet zu werden. Das Ten-

torium entsteht somit bei *Eutermes*, wie es meistens embryologisch nachgewiesen ist, aus zwei Paar von Ektodermeinstülpungen, die miteinander in Verbindung treten. Doch ist bei *Eutermes* der Bau des Tentoriums insofern ein komplizierterer, als ja hier ein zweites Querstück der ersten Einstülpungen gebildet wird.“

Während nun, wie vorher gesagt wurde, das Tentorium bei allen näher untersuchten Arten aus zwei Paaren von Ektodermeinstülpungen entsteht, konnte Wheeler bei *Doryphora* fünf solcher Paare beobachten, von denen zwei vor dem Antennensegment gelegen sind, während dem Antennen-, Mandibular- und dem ersten Maxillarsegment je ein Paar der genannten Einstülpungen zukommen soll. Bezüglich der Einzelheiten verweisen wir auf die Originalarbeit und bemerken nur, daß bei anderen Chrysomeliden (Strindberg) keine derartigen Verhältnisse angetroffen wurden.

Außer dem cephalen Endoskelett wird bei den Insekten während der Embryogenese auch das thoracale angelegt, welches durch die sog. Apophysen repräsentiert ist. Graber und Wheeler haben sich mit der Genese dieser Gebilde beschäftigt und sind zum Schlusse gelangt, daß die Apophysen umgewandelte Abschnitte des Mittelstranges darstellen, während hernach Heymons diesen Angaben entgegengetreten ist und keinen Anteil der neurogenen Bestandteile des Mittelstranges an ihrem Aufbau nachweisen konnte. Die Apophysen des Thorax verdanken nach Heymons ihre Entstehung Einstülpungen, die aus dermatogenen Zellen hervorgehen, welche „an den interganglionären Partien durch die ins Innere rückenden Neuroblasten des Mittelstranges in die Tiefe gezogen werden. Die entsprechenden Einstülpungen in der Abdominalregion verstreichen nach dem Ablaufe der Embryonalentwicklung ohne daß in ihnen Chitin ausgeschieden wird“. —

3. Die Entwicklung der Tracheen und Oenocyten.

Die erste Anlage des Tracheensystem erscheint uns in Form von kleinen Ektodermeinstülpungen, die als Stigmentaschen oder Stigmentensäckchen bekannt sind und die mit der Außenwelt mittels kleiner Öffnungen, den sog. Stigmen, in Verbindung stehen. Das Auftreten der Stigmen wie auch ihre Lage und Zahl unterliegt bei den einzelnen Insektenarten gewissen Schwankungen. Sie erscheinen gewöhnlich an Keimstreifen, bei denen es schon zur Entwicklung der äußeren Segmentierung und der Beinanlagen gekommen ist, und sind dann seitlich von diesen Anlagen an den vorderen Rändern der Segmente oder in deren Nähe zu finden; bei manchen Arten ist dagegen ihr Auftreten etwas verspätet, und sie sind erst auf Stadien zu bemerken, in denen die Beinanlagen eine ansehnlichere Größe angenommen haben. Ihre Lage und Zahl ist am besten an Keimstreifen festzustellen, die in toto besichtigt werden, wobei dann auch leicht zu entscheiden ist, welchen Segmenten Stigmen zu- und welchen sie abkommen.

Das Oral-, Antennen-, Intercalar- und die Kiefersegmente sind bei allen Insektenembryonen stigmenlos. Was die drei Thoracalsegmente betrifft, so werden Stigmen bei den meisten Arten nur am meso- und metathoracalen Segmente angelegt. Derartige Verhältnisse herrschen z. B. bei den Dermapteren, Orthopteren, Coleopteren und Hymenopteren, während bei den Lepidopterenembryonen auch prothoracale Stigmen zur Entwicklung gelangen; und dasselbe konnte

Wheeler ausnahmsweise an den Keimstreifen eines Käfers (*Doryphora*) beobachten. Bei den Isopteren (Strindberg — *Eutermes*) werden Stigmen in den zwei ersten Thoracalsegmenten entwickelt. Bezüglich der Abdominalsegmente, die mit Stigmen versehen sind, ist hier auf folgendes hinzuweisen: Bei den Derma- und Orthopteren kommen Stigmen, nach Heymons, nur den ersten acht Abdominalsegmenten zu, und dieselbe Zahl der Abdominalstigmen gibt auch Graber für *Mantis* und *Gryllotalpa* an; Korotneff konnte dagegen bei *Gryllotalpa* auch noch am neunten Abdominalsegmente Stigmen auffinden. Bei den Coleopterenarten unterliegt die Zahl der Abdominalstigmen folgenden Schwankungen: Graber hat bei *Meloë*, *Hydrophilus* und *Lina* nur in den ersten acht Abdominalsegmenten Stigmen nachgewiesen, und dasselbe konnte hernach Strindberg für *Chrysomela* feststellen; während Heider bei *Hydrophilus* und Hirschler bei *Donacia* auch im neunten Abdominalsegmente Stigmen gesehen haben und Wheeler bei *Doryphora* sogar im zehnten und elften Abdominalsegmente rudimentäre Stigmen gefunden hat. Nur in den ersten acht Abdominalsegmenten wurden Stigmen bei den Repräsentanten der Hymenopteren (Bütschli-*Apis*, Carrière-*Chalicodoma*, Strindberg-*Formica*), der Lepidopteren (Tichomiroff-*Bombyx* u. a.) und der Isopteren (Strindberg-*Eutermes*) nachgewiesen.

Die Entwicklung des Tracheensystems soll hier wegen Tatsachemangel nicht eingehender verfolgt und nur auf einige Angaben hingewiesen werden: Bei *Forficula* treten, nach Heymons, in den Kopf, von den beiden Mesothoracalstigmen ausgehend, 4 Längsstämme, von denen 2 dorsal, 2 ventral befindlich sind. „Erstere anastomosieren im Bereiche des Prothorax mittels eines queren Tracheenstammes und verzweigen sich dann zwischen den Muskelbündeln des Flexor mandibulae. Letztere entsenden auch je einen Zweig zur Muskulatur und umspinnen besonders Schlund und Gehirn. Vom 7. Abdominalsegmente geht ein starker Tracheenast nach hinten, der sich in eine unterhalb der Genitalanlage befindliche Fettkörpermasse ein senkt. Er versorgt die Geschlechtsdrüsen und nimmt, wenn letztere zur Dorsalseite emporrücken, später gleichfalls eine dorsalwärts gerichtete Stellung ein“. In der Arbeit Strindberg's finden wir für *Eutermes* folgende Angaben: „Die Tracheen sind bei *Eutermes* erst nach der Umrollung zu sehen und stellen kurze . . . wagerechte Ektoderm-säckchen ganz im oberen vorderen Rand der Pleura dar. Sie zeichnen sich durch ihre tiefschwarz tingierten Zellkerne aus und liegen den gleichzeitig differenzierten Oenocyten auf oder sind von denselben umgeben. Während der Embryonalzeit bleiben die Tracheeneinstülpungen sehr unentwickelt und treiben nur einige kurze Äste aus. Die definitive Entwicklung der Tracheen liegt somit postembryonal“. Bei *Formica* dagegen erfolgt, nach diesem Autor, sehr frühzeitig die Differenzierung der Tracheen, „indem von den Stigmensäckchen zwei Schläuche sprossen, von denen der eine nach innen, der andere nach außen und oben gerichtet ist. Beide sind an der Basis mit einer sackförmigen Erweiterung versehen; sie stellen die Hauptäste des Tracheensystems dar und werden embryonal gut entwickelt, indem sie sich ventral und dorsal vom Darmkanal verbreiten und außerdem miteinander durch laterale Längsäste in Verbindung treten“.

Wir gehen jetzt zur Entwicklung der Oenocyten über, die während der Embryogenese der meisten Insektenarten auftreten und die in

allen bekannten Fällen als Derivate des Ektoderms zu betrachten sind. Da ihre Genese auf eine ziemlich ähnliche Weise bei den einzelnen Species verläuft, werden wir die betreffenden Vorgänge an Hand eines Beispiels vorführen, welches wir der die Embryogenese von *Donacia* behandelnden Arbeit Hirschler's entnehmen: „Zur Zeit, wo die Tracheenstigmen angelegt werden, findet man knapp hinter ihnen und etwas lateral, im Bereiche des Ektoderms, größere abgerundete Zellen, die uns die Oenocyten darstellen. Zuerst findet man ihrer wenige, sie sind zu einem Klümpchen angehäuft, welches sich nur etwas nach innen über das Ektodermepithel erhebt. In älteren Stadien vergrößert sich ihre Zahl, sie erscheinen dann als eine mächtigere Zellenanhäufung, die ziemlich weit gegen die Körperhöhle vorragt. An noch älteren Keimstreifen haben sich die Oenocytenanhäufungen in ziemlich lange Zellenstränge umgewandelt, die mit dem einen Ende im Ektoderm steckend, mit dem anderen an die lateral und längs verlaufenden Tracheenstämme herangetreten sind, wobei sie teilweise letztere umgeben. In diesem Entwicklungsstadium finden wir die Oenocytenstränge auf Fig. 122 abgebildet. Die Oenocyten (o) erscheinen hier als ziemlich

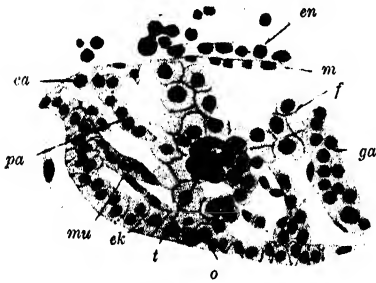


Fig. 122.

Donacia, linke Hälfte von einem Querschnitte durch einen älteren Embryo. *en* Mitteldarmepithel; *ek* Hautepithel; *ca* Cardioblast; *mu* Muskel; *t* Trachee; *o* Oenocyten; *f* Fettkörper; *ga* Ganglion; *pa* paracardialer Zellenstrang (nach Hirschler).

große, kreisrunde Zellen mit homogenem Plasma und dunkel tingierten, chromatinreichen Kernen. Sie legen sich dem Tracheenstamme (*t*) von unten eng an und dringen teilweise zwischen den Fettkörper ein. Bei älteren Embryonen verlieren sie ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm und kommen frei in der Körperhöhle um die Tracheenstämme herum zu liegen. Streng metamerisch auftretende Oenocytenanhäufungen konnte ich bei *Donacia* vom ersten bis zum achten Abdominalsegment einschließlich feststellen, wobei sie an verschiedenen Körpersegmenten verschieden mächtig entwickelt sind. In den ersten Abdominalsegmenten erscheinen sie kleiner und an Zellen ärmer,

während sie sich nach hinten allmählich vergrößern und dort als zellenreiche Anhäufungen auftreten“. Segmental angeordnete Oenocytenansammlungen, die aus ektodermalen Proliferationsherden hervorgingen, wurden bei den Repräsentanten verschiedener Insektengruppen, nämlich bei den Lepidopteren (Tichomiroff-*Bombyx*, Hirschler-*Catocala* u. a.), Hymenopteren (Strindberg-*Formica* u. a.), Coleopteren (Heider-*Hydrophilus*, Wheeler-*Doryphora*, Hirschler-*Donacia*), Orthopteren (Korotneff-*Gryllotalpa*, Heymons-*Phyllodromia*, *Periplaneta*, *Gryllus*), Isopteren (Strindberg-*Eutermes*) und Dermapteren (Heymons-*Forficula*) aufgefunden. Im allgemeinen sind sie nur in den acht ersten Abdominalsegmenten anzutreffen und nur bei *Forficula* sollen sie (nach Heymons) auch in den hintersten Abdominalsegmenten bis zum 11. einschließlich zur Entwicklung gelangen, während bei *Eutermes* (nach Strindberg) paarige Oenocytenansammlungen, obwohl schwach entwickelt, dem letzten Thoracalsegmente zukommen. Heymons konnte in den Thoracalsegmenten

der Ortho- und Dermapteren keine Oenocytenanlagen antreffen; wir finden aber in seiner Arbeit eine Angabe, nach welcher in älteren Stadien, in welchen es zur Auflösung der Oenocytenanhäufungen gekommen ist, einzelne Oenocyten auch in den Thorax einwandern und sich hier als solche durch ihr abweichendes Aussehen deutlich von den Fettkörperzellen unterscheiden lassen.

Neben den segmentalen Zellenwucherungen, die zur Entstehung der genannten Oenocytenanhäufungen führen, begegnen wir während der Embryogenese mancher Insekten auch einem Einwandern loser Epithelzellen, die sich an verschiedenen Stellen aus dem Verbande des Hautektoderms losmachen und in das Innere des Embryos eindringen. Ein solches diffuses Einwandern loser Ektodermzellen wurde seitens Wheeler bei *Doryphora* und seitens Hirschler bei *Donacia* beobachtet, und es ist anzunehmen, daß es sich bei diesen Vorgängen um Zellen handelt, die den Oenocyten nahe stehen, obwohl über ihre Natur einstweilen nichts näheres bekannt ist.

VI. Segmentierung des Mesoderms und Entwicklung der mesodermalen Organe.

In diesem Kapitel werden wir die weitere Differenzierung des Mesoderms betrachten, die zunächst seinen Ausdruck darin findet, daß dieses Keimblatt einen metameren Bau gewinnt und in eine Reihe von Segmenten, die sog. Ursegmente zerlegt wird, die topographisch mit den äußeren Körpersegmenten zusammenfallen und zu beiden Seiten des Keimstreifens, fast seiner ganzen Länge nach, zu liegen kommen. Indem die meisten Mesodermsegmente an Lumen gewinnen, verwandeln sie sich in Cölomsäckchen, aus deren Wänden einzelne Organe und Organsysteme ihren Anfang nehmen. Der größte Teil der Ursegmente wird zum Aufbaue der Körpermuskulatur verbraucht; daneben entwickeln sich aber auch aus ihnen die Geschlechtsorgane (mit Ausschluß der Geschlechtszellen), der Fettkörper und das Herz- und Aorta-Rohr. Die Blutzellen stammen von dem Mittelstrange ab, der, wie schon früher gesagt wurde, zwischen den Mesodermstreifen, respektive median zwischen den beiden Ursegmentreihen entwickelt wird und deren Zellen bei vielen Insekten (Pterygoten und Apterygoten) am Aufbaue des Mitteldarmepithels beteiligt sind. Seine Genese, Lage und die zuletzt erwähnte Rolle sprechen dafür, ihn für ein Entoderm zu betrachten, und nach dieser Auffassung würden nun auch die Blutzellen als Entodermzellen zu betrachten sein. Die Anhänger der Anschauung von der rein mesodermalen Natur des unteren Blattes rechnen dagegen auch den genannten Strang dem Mesoderm zu, und nach ihnen würden die Blutzellen mesodermaler Herkunft sein. Noch andere Forscher sind der Ansicht, den Mittelstrang als eine gemischte, aus Ento- und Mesodermzellen bestehende Anlage zu betrachten; und der Grund dieser Annahme liegt darin, daß die Strangzellen einerseits Organe aufbauen, die im Tierreiche entodermaler Herkunft sind (Mitteldarmepithel), andererseits sich zu Blutzellen umbilden, die vornehmlich als Mesodermderivate betrachtet werden. Ähnlich strittig ist auch die Herkunft eines transitorischen Organs, nämlich des Subösophagealkörpers, welcher nach den einen dem Mesoderm, nach den anderen dagegen dem Entoderm entstammen soll.

1. Die Entwicklung der Mesodermsegmente und der mesodermalen Organanlagen.

Diese Vorgänge wollen wir eingehender an einem Beispiele kennen lernen, welches uns über das Prinzip ihres Verlaufes orientieren soll, wobei zu betonen ist, daß die betreffenden Vorgänge eine ziemlich weitgehende Eintönigkeit in der Insektenwelt aufweisen und deswegen dazu geeignet sind, einem allgemeinen Entwicklungsschema eingeordnet zu werden; erst nachdem wir an Hand eines Beispiels diese

Vorgänge kennen gelernt haben, werden wir uns den Varianten, die in ihrem Bereiche vorkommen, zuwenden und auf diese Weise von selbst zu dem, was an ihnen allgemein und essentiell ist, gelangen.

Unser Beispiel entnehmen wir der Embryogenese eines Käfers, *Donacia crassipes* (nach der Darstellung Hirschler's): Sobald die Differenzierung des unteren Blattes in das mediane Entoderm (Mittelstrang) und die lateralen Mesodermstreifen eingetreten ist, findet gleich darauf im Bereiche des Mesoderms eine Differenzierung desselben statt, die dadurch eingeleitet wird, daß diese Streifen zweischichtig werden, wobei aber dieser zweischichtige Bau nicht in allen Keimstreifenregionen zunächst mit derselben Deutlichkeit zu erkennen ist. Zuerst und am deutlichsten werden wir seiner in den ersten Abdominalsegmenten gewahr, während in den hinteren Abdominalsegmenten sowie auch in der thoracalen Region das Mesoderm den medianen einschichtigen Entodermstreifen (Mittelstrang) zwar bedeutend an Dicke übertrifft, seine Elemente aber gar keine epitheliale Anordnung zeigen, sondern ganz unregelmäßig übereinander zu liegen kommen. An etwas älteren Stadien tritt schon deutlich der metamere Bau des Mesoderms auf. Die zuerst fast überall gleich dicken Mesodermstreifen erscheinen auf der Höhe der einzelnen Körpersegmente mächtiger entwickelt, während sie in den intersegmentalen Partien eine deutlich geringere Dicke aufweisen. Auf der Höhe der Thoracalregion sind die segmentalen Mesodermanschwellungen, wie vorher, aus unregelmäßig über- und nebeneinander liegenden Zellen aufgebaut; dagegen bleibt in der Abdominalpartie nach eingetretener Mesodermsegmentierung der zweischichtige Bau der lateralen Mesodermstreifen erhalten. Besichtigen wir an Längsschnitten das schon deutlich segmentierte Mesoderm in der Abdominalregion (Fig. 123), so erkennen wir, daß es sowohl in den segmentalen wie auch intersegmentalen Partien zweischichtig ist; nur sind in den ersteren beide Zellschichten aus kubischen Elementen

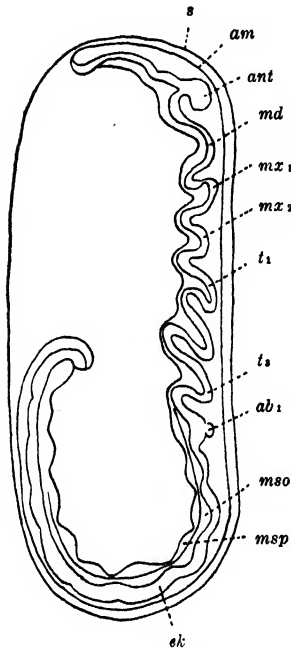


Fig. 123.

Donacia, Sagittalschnitt durch einen Keimstreifen, schematisch dargestellt zur Erläuterung der Somitenbildung. *s* Serosa; *am* Amnion; *ant* Antenne; *md* Mandibel; *mx*₁, *mx*₂ erste, zweite Maxille; *t*₁–*t*₃ Thoracalsegmente; *ab*₁ 1. Abdominalsegment; *ek* Ektoderm; *mso* somatisches; *msp* splanchnisches Mesoderm (nach Hirschler).

segmentalen Mesodermanschwellungen, wie vorher, aus unregelmäßig über- und nebeneinander liegenden Zellen aufgebaut; dagegen bleibt in der Abdominalpartie nach eingetretener Mesodermsegmentierung der zweischichtige Bau der lateralen Mesodermstreifen erhalten. Besichtigen wir an Längsschnitten das schon deutlich segmentierte Mesoderm in der Abdominalregion (Fig. 123), so erkennen wir, daß es sowohl in den segmentalen wie auch intersegmentalen Partien zweischichtig ist; nur sind in den ersteren beide Zellschichten aus kubischen Elementen

aufgebaut, wovon ihre bedeutendere Dicke kommt, während in den letzteren die nämlichen Schichten ein stark abgeplattetes Epithel aufweisen. In der gnathalen Region (Mandibular- und Maxillarsegmente) tritt die Mesodermsegmentierung ganz deutlich zum Vorschein, indem einem jeden Ektodermsegment ein Mesodermmetamer zukommt, in der prägnathalen Region ist dagegen der metamere Bau des Mesoderms verwischt. Das Mesoderm erscheint auf der Höhe des Präantennalsegmentes einschichtig und geht allmählich, ohne scharfe Grenze, in das mehrschichtige Mesoderm im Antennensegment über; viel deutlicher ist das zu beiden Seiten der Entodermanhäufung im Intercalar-segmente gelegene Mesoderm nach vorn und nach hinten abgegrenzt, wobei es ähnlich den Abdominalsegmenten auch deutlich zwei Zellschichten aufweist. Ähnlich wie bei anderen Insekten liegen auch bei *Donacia* die Mesodermmetameren nicht auf derselben Höhe mit den ektodermalen Körpersegmenten, sondern erscheinen etwas nach hinten verschoben, was am deutlichsten an Längsschnitten in den mittleren Abdominalsegmenten zu erkennen ist. Die Mesodermsegmentierung, wie sie eben beschrieben wurde, findet in der prägnathalen, gnathalen und thoracalen Region, sowie auch in den vorderen und mittleren Abdominalsegmenten fast gleichzeitig statt; dagegen erscheint sie erst später in den letzten Abdominalsegmenten, wo die Mesodermmassen, wie vorher so auch jetzt, noch keine regelmäßige Anordnung zeigen. Zum Unterschied von dem jüngeren Stadium zeigen an einem etwas älteren auch die Mesodermmetameren der thoracalen Region einen zweischichtigen Bau; diese Zweischichtigkeit des Mesoderms treffen wir hier aber nicht auf der ganzen Breite der lateralen Mesodermsegmente an, sondern nur in ihrer seitlichen Partie, während die medianwärts gelegene vollkommen unverändert bleibt.

Kurz darauf kommt es zur Entwicklung von Lumina im Bereiche der Mesodermsegmente, wodurch sie in Cölomsäcke umgewandelt werden. Als solche erscheinen sie zuerst in der thoracalen Region, etwas später in den ersten Abdominalsegmenten und zuletzt in den gnathalen und prägnathalen sowie auch in den weiter nach hinten gelagerten Abdominalmetameren. In den Thoracalsegmenten besitzen sie an Querschnitten ein rundliches Lumen, welches ganz lateral gelegen ist und dorsal von einer Zellschicht begrenzt wird, während die ventrale und mediane Wand des Cölomsäckchens etwas dicker erscheint und keine deutliche epithelartige Anordnung ihrer Elemente aufweist. Dadurch kam es zur Differenzierung des Mesoderms in ein splanchnisches Blatt, welches die dorsale Wand des Cölomsäckchens aufbaut und in ein somatisches, welches das Cölom lateral und ventral begrenzt und dem Ektoderm anliegt. Etwas anders gestaltet sich die Cölombildung in den ersten Abdominalsegmenten. Wir wissen schon, daß das Mesoderm in dieser Körperregion auf seiner ganzen Breite zweischichtig ist; an der Grenze beider Zellschichten entsteht nun (Fig. 124 A) in der Mitte des Mesodermmetamers ein enger Spalt, der sich später lateral- und medianwärts verbreitet und welcher zuletzt allseitig von einem einschichtigen Mesodermepithel begrenzt wird. Das Cölomlumen hat hier im Gegensatze zur thoracalen Region an Querschnitten keine rundliche, sondern eine deutlich ovale Form, und es kommt im Mesoderm central zu liegen. Auf ähnliche Weise entwickeln sich die Cölomsäcke auch in den nächsten Abdominalsegmenten, wobei ich das letzte Cölomlumen im neunten Abdominal-

abschnitt wahrnehmen konnte, während es im zehnten und elften nie zur Entwicklung kommt. Sobald sich die Cölomsäckchen in den mittleren Abdominalsegmenten entwickelt haben, trifft man auch in der gnathalen Region ein Paar von Cölomsäckchen an, welche dem zweiten Maxillarsegmente angehören. Die Lage und der Bau dieser Cölomsäckchen sowie auch die Kontour ihrer Lumina gleicht gänzlich den nämlichen Gebilden in der Thoracalgegend, so daß ich auf ihre eingehendere Beschreibung verzichte. An etwas älteren Stadien, an welchen das letzte abdominale Cölomsäckchen zu erkennen ist, fand ich ein solches auch in der prägnathalen Keimstreifenpartie; es fiel mir aber schwer, seine Lage auf Grund von Querschnitt- und Längsschnittserien genau zu bezeichnen. Ich fertigte nun von dieser Keimstreifenpartie eine Wachsplattenrekonstruktion an, aus der sich ergab, daß dies Cölomsäckchen dem Intercalarsegment angehört und daß es sich folg-

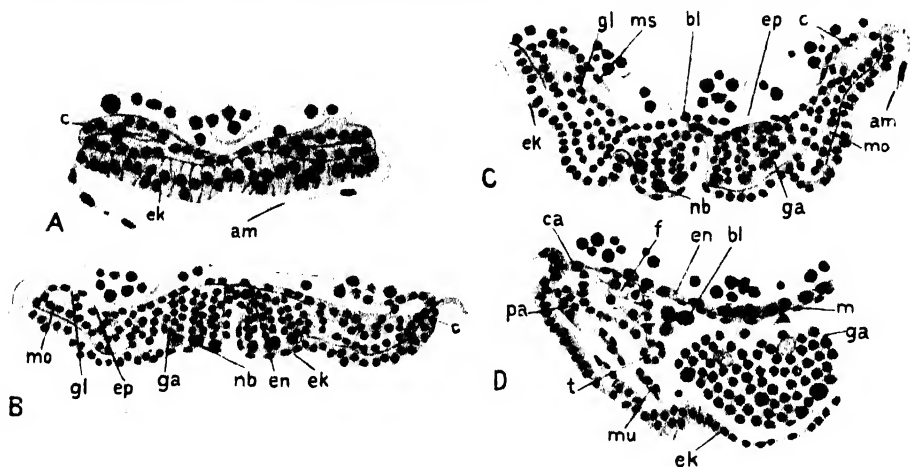


Fig. 124.

Donacia. A—C Querschnitte; D Fragment von einem Querschnitte, durch Keimstreifen steigenden Alters (A—D) zur Erläuterung der Mesodermdifferentenzierung; c Coelom; ek Ektoderm; am Amnion; mo somatisches; ms splanchnisches Mesoderm; m Mesoderm; gl Geschlechtsleiste; ep Epineuralsinus; ga Ganglienzellen; nb Neuroblasten; bl Blutzellen; f Fettkörper; mu Muskel; t Trachee; ca Cardioblast; pa paracardialer Zellenstrang (nach Hirschler).

lich aus dem lateral von der Entodermanhäufung gelegenen Mesodermabschnitt entwickelt. Eine genaue Bezeichnung der Lage dieses Cölomsäckchens schien mir angesichts seines Anteiles am Aufbau des Kopfblutgefäßes ziemlich interessant zu sein; näheres darüber werden wir in einem folgenden Abschnitte angeben.

Einstweilen wenden wir unsere Aufmerksamkeit den übrigen Cölomsäckchen zu: Sobald ihre Lumina an Größe zugenommen haben, erscheint zu beiden Seiten des Keimstreifens zwischen dem Mesoderm und dem Dotter ein enger Spaltraum, welcher sich längs des ganzen Keimstreifens erstreckt und seitens Heymons als Epineuralsinus bezeichnet wurde; auf Fig. 124 B, die uns einen Querschnitt durch das letzte Thoracalsegment darstellt, haben wir ihn (*ep*) zu beiden Seiten des Keimstreifens angedeutet; dorsal wird er durch den Dotter, lateral aber und ventral vom Mesoderm begrenzt. Das Aussehen der Cölomsäckchen und des mehr median gelegenen Mesoderms hat sich

indessen bedeutend geändert. Wir sehen, daß das splanchnische Mesoderm medianwärts eine Gabelung in zwei Lamellen zeigt; eine dieser Lamellen, die als Fortsetzung des mehr lateral am Dotter gelegenen splanchnischen Mesoderms zu betrachten ist, stellt uns die Anlage der Darmmuskelschicht dar, während uns die zweite nach unten gekrümmte Lamelle (*gl*), die das Cölom (*c*) median begrenzt, aus der Entwicklung anderer Insekten unter dem Namen Geschlechtsleiste bekannt ist. Das lateral und ventral gelegene somatische Mesoderm (*mo*) hat sich auch in zwei Teile differenziert; wir erkennen eine epithelartig aufgebaute Zellschicht, die dem Ektoderm anliegt und medianwärts die Bauchganglien von beiden Seiten umgreift, und eine mehr dorsal gelegene Partie, die von der Ventralseite den Epineuralsinus begrenzt und deren Elemente eine Auflockerung zeigen; erstere bildet die Anlage der künftigen Körpermuskulatur, während letztere den Fettkörper liefert. Dorsal und lateral an der Grenze, wo das splanchnische Mesoderm in das somatische übergeht, kommen Zellen zu liegen, die sich in diesem Stadium noch äußerst wenig in ihrem Aussehen von den anderen abheben und die hernach zu den Cardioblasten werden, aus denen das Rückenrohr aufgebaut wird. Der median liegende entodermale Mittelstrang (*en*) erscheint hier noch immer in seiner primären Form, nämlich als eine Zellschicht, die dem Dotter eng anliegt und die lateralwärts an die Anlagen der Körpermuskulatur und des Fettkörpers anstößt. Eine ähnliche Differenzierung des Mesoderms, wie sie am dritten Thoracalsegmente geschildert wurde, findet auch in den übrigen, aber nicht gleichzeitig statt; zuerst wird man dieser Vorgänge in der Thoracalgegend gewahr, etwas später kann man sie in den ersten Abdominalsegmenten beobachten und zuletzt auch in den weiter nach hinten gelegenen Körperabschnitten.

An älteren Stadien schreitet die Differenzierung des Mesoderms weiter fort. Als Beispiel besichtigen wir einen Querschnitt durch das erste Abdominalsegment, welcher auf Fig. 124 C abgebildet ist. Wir sehen hier, daß sich die lateralen Wände des Keimstreifens emporgehoben haben und daß sie den Dotter von den Seiten zu umwachsen beginnen. Die Anlage der Darmmuskulatur (*ms*) hat sich ein wenig weiter medianwärts erstreckt und die Geschlechtsleiste (*gl*) auch etwas mächtiger entwickelt. Das Lumen des Cölomsäckchens (*c*) hat bedeutend an Größe zugenommen und kommuniziert medianwärts durch einen dünnen Spalt, welchen die Geschlechtsleiste und die Anlage des Fettkörpers begrenzen, mit dem Epineuralsinus (*ep*). Die Anlage des Fettkörpers hat sich auch bedeutend vergrößert, ihre Zellen erscheinen noch mehr aufgelockert und dringen teilweise in das Cölom (*c*) hinein. Die Anlage der Körpermuskulatur erscheint in zwei Teile differenziert; wir erkennen zu beiden Seiten eine lateral am Ektoderm liegende Zellschicht, die den seitlichen dorsoventral verlaufenden Muskeln gibt den Anfang, und eine mehr median gelegene Zellenplatte, die die Bauchganglien (*ga*) von den Seiten und etwas dorsal umgreift und aus welcher sich die ventrale Längsmuskulatur entwickelt. Im Bereiche der entodermalen Mittelplatte (Mittelstranges) sind in diesem Stadium bedeutende Veränderungen sichtbar. Die Entodermzellen haben nämlich ihren epithelialen Verband verloren und eine rundliche Form (*bl*) angenommen; gleichzeitig damit wird der Dotter auch über dem Entoderm etwas vom Keimstreifen zurückgedrängt, wodurch ein Spalt entsteht, welcher lateralwärts in den paarig angelegten Epi-

neuralsinus übergeht und ihn somit in einen unpaarigen Spaltraum umwandelt; der definitiv entwickelte Epineuralsinus, in dessen medianen Partien die Zellen der Mittelplatte jetzt lose nebeneinander zu liegen kommen, erstreckt sich längs des ganzen Keimstreifens und geht lateralwärts in jedem Segment (das Intercalarsegment ausgenommen) in die Lumina der Cölomsäckchen über. Die aus dem Epithelverbande losgelösten Entodermzellen stellen uns teilweise Blutzellen dar, die in die Blutgefäße später eindringen, während ein Teil von ihnen, wie wir das schon früher erfahren haben, zum Aufbau des Mitteldarmepithels beiträgt. Eine ähnliche Differenzierung des Meso- und Entoderms findet auch in allen Abdominalsegmenten sowie auch in den Körperabschnitten der gnathalen und thoracalen Region statt. Die Verhältnisse gestalten sich hier nur insofern verschieden, als es in den ersten zwei Thoracalsegmenten, sowie auch in der Gnathalregion nicht zur Entwicklung der Geschlechtsleiste kommt, während die Cardioblasten, welche sich in der ganzen mittleren Keimstreifenpartie anlegen, den letzten zwei Abdominalsegmenten und dem Mandibularabschnitt zu fehlen scheinen.

An älteren Stadien differenzieren sich die einzelnen Gewebsanlagen weiter und nähern sich in ihrem Aussehen immer mehr den vollkommen entwickelten Körpergeweben (Fig. 124 D). Die Zellen der seitlichen und ventralen Muskelplatten verwandeln sich allmählich in Myoblasten, die hernach die Muskeln (*mu*) aufbauen; die Zellen der Fettkörperanlage (*f*) nehmen bedeutend an Größe zu und verwandeln sich in rundliche oder polygonale saftige Elemente, die hie und da im Plasma eine feine Granulierung aufweisen. Die entodermalen Blutzellen (*bl*) verhalten sich sehr verschieden: Eine Zahl derselben vergrößert sich auch bedeutend, während andere ihre frühere Größe beibehalten haben, dagegen ihre rundliche Form aufgaben und jetzt oft spindel- und sternförmig erscheinen. Zu dieser Zeit heben sich auch die Cardioblasten (*ca*) deutlich von den anderen Mesodermzellen ab. Am Querschnitte begegnen wir zu jeder Seite gewöhnlich nur einem Cardioblasten, der sich durch sein helleres Plasma und einen ziemlich homogen gebauten Kern auszeichnet; medianwärts schließen die Cardioblasten an die Darmmuskelschicht (*m*), die schon deutlich entwickelt ist und unter dem entodermalen Mitteldarmepithel (*en*) zu liegen kommt; von der Ventralseite hängen an den Cardioblasten strangförmige Zellenkomplexe (*pa*), die uns die Anlage des muskulösen Pericardialseptums darstellen. Von einem geschlossenen Cölom und einem isolierten Epineuralsinus ist in diesem Stadium nichts mehr zu sehen, denn sie treten schon vorher miteinander in Verbindung, so daß wir jetzt einem Systeme von Spalten und Lakunen begegnen, die alle zusammen als die definitive Leibeshöhle zu betrachten sind.

Nachdem wir nun in den vorangehenden Zeilen die Differenzierung der lateralen Mesodermstreifen etwas eingehender besprochen haben, fassen wir jetzt alle diese Vorgänge folgendermaßen kurz zusammen: Im Bereiche des Mesoderms kommt es zur Anlage von Cölomsäckchen und somit zur Entwicklung der splanchnischen und somatischen Mesodermschicht. Bei *Donacia* konnte ich Cölomsäckchen im Intercalar-, im zweiten Maxillarsegment, in allen thoracalen und in den neun ersten Abdominalsegmenten (Fig. 125) feststellen. Das splanchnische Mesoderm liefert die Darmmuskulatur und die Geschlechtsleiste, die uns in den meisten Segmenten nur ein vorübergehendes Gebilde darstellt,

indem sie nur in der Umgebung der künftigen Geschlechtsdrüsen erhalten bleibt. Das somatische Mesoderm differenziert sich in eine Zellenplatte, die dem Ektoderm eng anliegt und als Anlage der ventralen und dorsolateralen Körpermuskulatur betrachtet werden muß, und in eine mehr median gelegene Zellenanhäufung, aus der sich der Fettkörper entwickelt. Dorsal an der Grenze des somatischen und splanchnischen Mesoderms werden die Cardioblasten und das Pericardialseptum angelegt. Der Epineuralsinus hat zuerst eine paarige Anlage, erst später wird er unpaarig und kommuniziert dann mit den Lumina der Cölomsäckchen. Nachdem der Epineuralsinus unpaarig geworden ist, verlieren die Zellen des entodermalen Mittelstranges (Mittelplatte) ihren epithelialen Verband, nehmen eine rundliche Form an und flottieren frei im Epineuralsinus herum. Ein Teil von ihnen beteiligt sich am Aufbaue des Mitteldarmepithels, während ein anderer zu Blutzellen wird. Indem der Epineuralsinus mit dem Cölom in Verbindung tritt, verlieren beide den Charakter geschlossener Räume und stellen die definitive Leibeshöhle dar, die hernach zwischen die Anlagen einzelner Organe eindringt und sich in ein kompliziertes lacunensystem verwandelt.

Ziehen wir nun zum Vergleich mit den zuvor geschilderten Vorgängen die Entwicklung anderer Insekten heran, so ergibt sich folgendes: Nicht bei allen Insekten entsteht das Cölom auf dem Wege einer Spaltbildung, durch welche das Mesoderm in ein splanchnisches und somatisches zerlegt wird. Bei den Blattiden konnte nämlich Heymons ein medianwärts gerichtetes Sich-Umschlagen der Mesodermmetameren an ihren freien lateralen Rändern bemerken, auf welche Weise hier die Begrenzung des Cöloms hergestellt wird.

Nach Carrière kommt es bei *Chalicodoma*, und ähnliches hat auch Heider's für *Hydrophilus* angegeben, nicht von Anfang an zur Anlage metamer angeordneter Cölomräume, sondern das Cölom ist als Rest derjenigen rinnenartigen Einstülpung zu betrachten, die während der Entwicklung des unteren Blattes zum Vorschein tritt; angesichts dessen haben wir es zuerst, nach diesen Angaben, mit den sog. Urhöhlenschläuchen zu tun, wobei als solcher jeder von den zwei Mesodermstreifen zu betrachten ist; indem dieser Urhöhlenschlauch erst hinterher einer Segmentierung unterliegt, wird der röhrenförmige Cölomraum in metamer gelegene kleinere Räume zerlegt, die uns mit-samt ihrer mesodermalen Begrenzung die eigentlichen Cölomsäckchen darstellen. Die Cölomsäckchen der Apterygoten, Orthopteren und Dermapteren haben im allgemeinen viel größere Lumina als die-

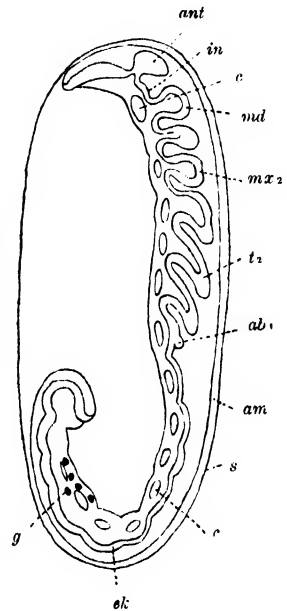


Fig. 125.

Donacia, Sagittalschnitt durch einen Keimstreifen, schematisch dargestellt, mit angemerkten Cölomsäckchen. *ant* Antenne; *i* Intercalarsegment; *md* Mandibel; *mx*₂ 2. Maxille; *t*₂ 2. Thoracalbein; *ab*₁ 1. Abdominalsegment; *g* Geschlechtszellen; *ek* Ektoderm; *c* Coelom; *am* Amnion; *s* Serosa (nach Hirschler).

jenigen höher organisierter Pterygoten (Coleopteren, Lepidopteren, Hymenopteren), und gleichzeitig damit sehen wir auch, daß diese Lumina bei den ersteren in die Extremitätenanlagen hineinreichen, was bei den letzteren keineswegs der Fall ist. Bei den Ortho- und Dermapteren konnte Heymons ein wohl ausgebildetes Cölomsäckchen im Antennensegment antreffen, während verschieden von *Donacia* das Intercalarsegment eines solchen entbehrt. Die Dipteren zeigen in dieser Hinsicht insofern ein abgeleitetes Verhalten, als die Cölomlumina entweder äußerst klein sind oder auch vollkommen fehlen können, wobei aber trotzdem das Mesoderm, ähnlich wie bei anderen Insekten, deutlich zweischichtig (Kahle-Miastor) erscheint. Be-

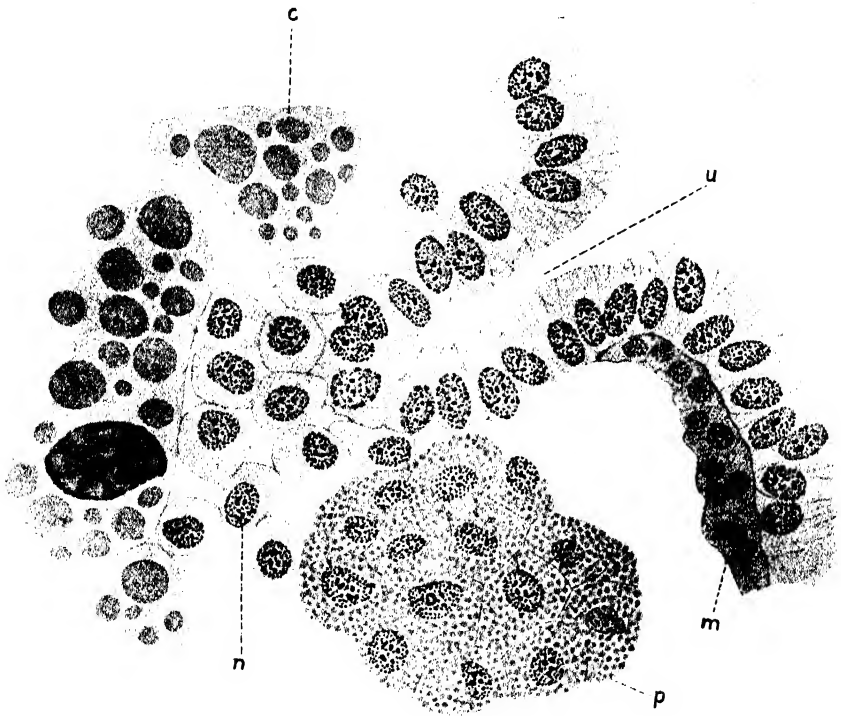


Fig. 126.

Catocala, Fragment von einem Sagittalschnitte. *u* Stomodäum; *m* Mesoderm; *n* Mitteldarmepithelanlage; *p* Subösophagealkörper; *c* Dotterzelle (nach Hirschler).

züglich der Gliederung der Cölomsäckchen konnte Cholodkovsky angeben, daß bei *Phylldromia* eine deutliche Dreigliederung wahrzunehmen ist, die vom phyletischen Standpunkte insofern interessant erscheinen würde, als Kennel bei *Peripatus Edwardsii* eine ähnliche Dreigliederung gefunden hat. Diese Angaben wurden seitens Heymons einer Nachuntersuchung unterzogen und führten ihn zum Schlusse, daß diese Verhältnisse nicht richtig seitens Cholodkovsky's erkannt wurden, indem es sich hier, ähnlich wie bei anderen Insekten, nur um die Differenzierung der mesodermalen Organanlagen handelt, die bei *Phylldromia* derart verläuft, daß dadurch eine Dreigliederung des Cölomsäckchens vorgetäuscht wird.

Indem wir auf das weitere Verhalten der Geschlechtsleiste und der Cardioblasten in den folgenden Abschnitten eingehen werden, wollen wir im Zusammenhange mit den Cölomsäckchen noch die Genese des Subösophagealkörpers behandeln. Dieses Organ, welches im allgemeinen transitorischer Natur ist und noch während der Embryonalentwicklung spurlos verschwindet, läßt sich, nach Heymons, bei *Gryllus* und den Blattiden noch in den Larven nachweisen, während es, nach Holmgren, bei den Termiten zu einem permanenten Organe geworden ist, welches auch bei den geschlechtsreifen Individuen vorhanden ist. Seine Anwesenheit wurde für verschiedene Insektengruppen festgestellt. So konnten es Wheeler, Graber und Heymons bei den Embryonen der Orthopteren (*Xiphidium*, *Mantis*, *Stenobothrus*, *Phyllodromia*, *Gryllotalpa*, *Periplaneta*), Schwartze, Schwangart und Hirschler bei den Embryonen der Lepidopteren

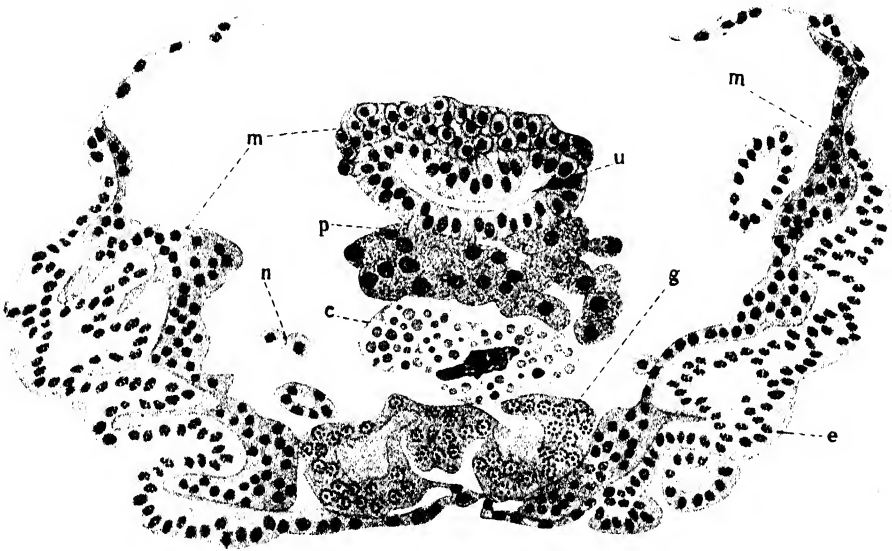


Fig. 127.

Catocala, Querschnitt durch einen Keimstreifen auf der Höhe des Stomodäalendes. *u* Stomodäum; *p* Subösophagealorgan; *m* Mesoderm; *e* Ektoderm; *g* Ganglion; *n* Blutzelle; *c* Dotterzelle (nach Hirschler).

(*Lasiocampa*, *Endromis*, *Catocala*), Wheeler bei einem Repräsentanten der Rhynchoten (*Zaitha fluminea*) und Strindberg in den Keimstreifen von *Eutermes* auffinden, während es dagegen bei *Forficula* (nach Heymons) überhaupt nicht angelegt wird. Bei den einen Insekten nimmt es seinen Anfang aus deutlich paarigen Anlagen, die hernach erst zu einem unpaarigen Gebilde zusammenfließen, bei den anderen aber kann sein paariger Bau schon während seiner Anlage ziemlich schwach angedeutet sein und es schon von Anfang an eher als ein unpaariges Organ erscheinen. Bezüglich der Herkunft des Subösophagealorgans begegnen wir in der Literatur zwei Ansichten: Schwangart und Hirschler sind der Meinung, daß bei den Lepidopteren-Embryonen dieses Organ sich aus der vorderen Entoderm-anhäufung entwickelt, und dasselbe nehmen Graber und Nusbaum

und Fuliński für die Orthopteren-Embryonen an. Heymons dagegen vertritt den Standpunkt, daß sich dieses Organ bei den Orthopteren aus dem Mesoderm des Intercalarsegmentes herausbildet, und dieselbe Ansicht teilt für die Isopteren Strindberg. Da es natürlich schwer zu vermuten ist, daß die Genese dieses Organs bei den einzelnen Insektenarten eine verschiedene wäre, so ist eine Klärung dieser Frage nur seitens fortgesetzter Nachuntersuchungen zu erwarten. Einstweilen wollen wir nur noch auf den ziemlich ausgesprochenen histologischen Charakter dieses Organs eingehen und ihn an Hand der Fig. 126 vorführen: Wir begegnen hier einem kompakten Zellenkomplexe der aus großen polygonalen Zellen aufgebaut (*p*) und der unter dem Stomodäalende gelegen ist; die Zellen des Subösophagealkörpers, den wir eben in diesem Zellenkomplexe vor uns haben, heben sich äußerst deutlich von den anderen Embryonalzellen ab, indem ihr Plasma dicht mit großen Granula erfüllt ist; während der weiteren Entwicklung unterliegen die Zellen dieses Organs einer gewissen Auflockerung, während es uns im Ganzen, was auf Querschnitten zu sehen ist (Fig. 127), als ein unpaariger Körper von unregelmäßiger Kontur erscheint, welcher bis zu seinem Schwunde unter dem Stomodäalende zu liegen kommt und hier noch während der Embryogenese (bei *Catocala*) einer restlosen Auflösung und Involution unterliegt. Der morphologische Wert und die physiologische Bedeutung dieses Organs ist noch vollkommen im Unsicheren. Wheeler wies darauf hin, daß das Subösophagealorgan der Insekten möglicherweise der grünen Drüse der Crustaceen als gleichwertig zu betrachten ist, woraus sich dann ergeben würde, daß es uns ein verändertes Nephridium darstellt. Für diese Annahme würde anzuführen sein, daß die grüne Drüse der Crustaceen sich aus jenem Segmente entwickelt, welches seiner Lage nach dem Intercalarsegmente der Insekten entspricht. Heymons ist der Ansicht, daß dieses Organ den Paracardialzellen gleichzustellen ist, die bei den Insekten in den hinteren Körpersegmenten, in der nächsten Umgebung der Cardioblasten erscheinen und deren Funktion eine vornehmlich exkretorische zu sein scheint. Nach dieser Auffassung würde das Subösophagealorgan die Aufgabe haben, „das Blut von bestimmten ihm beigemischten Stoffen zu befreien“ oder „beim Stoffwechsel wenigstens irgendeine ähnliche, noch nicht genauer bekannte Funktion zu erfüllen“. Für diese Annahme meint er eine Stütze darin zu finden, daß, wie dies schon Wheeler und er selbst beobachtet haben, die Zellen des Subösophagealorganes sich bei den Larven von *Gryllus* und der Blattiden den Speicheldrüsen anlegen, „welche in hervorragendem Maße auf die sie umspielende Blutflüssigkeit angewiesen sind, mit der sie stets im innigen Kontakte sich befinden“.

2. Die Entwicklung des Rücken- und Kopfblutgefäßes.

An der dorsalen Seite der Cölomsäckchen, an der Stelle, wo das splanchnische Mesoderm in das somatische übergeht, differenzieren sich, wie dies schon im vorigen Kapitel erwähnt wurde, die Cardioblasten. Bei *Donacia*, bei welcher wir die Entwicklung der Blutgefäße näher betrachten wollen, konnte ich sie zuerst deutlich in älteren Stadien wahrnehmen, in welchen die Cölomsäckchen medianwärts offen stehen und mit dem Epineuralsinus kommunizieren. Ihre Differenzierung scheint in allen Segmenten, in welchen sie angelegt werden,

das ist vom Mandibularsegment angefangen bis zum neunten Abdominalsegment einschließlich, fast gleichzeitig stattzufinden, so daß sie schon kurz nach ihrem Auftreten zu zwei Zellensträngen angeordnet sind, die sich zu beiden Seiten des Keimstreifens von vorn nach hinten dahinziehen. In Stadien, wo ihre Differenzierung erst eingeleitet ist, erscheinen sie an Querschnitten als saftige ovale Zellen, die an Länge und Dicke die übrigen Mesodermelemente noch unbedeutend übertreffen und sich von den letzteren nur durch ihre hellere Färbung abheben. Erst später, wie dies auf Fig. 122, 124 zu sehen ist, nehmen sie bedeutend an Größe zu und werden birnförmig, wobei das dickere Ende der Zelle sich dem Ektoderm anlegt, das dünnere dagegen an das splanchnische Mesoderm anschließt. Gleichzeitig mit dem Zelleibe hat sich auch der Zellkern vergrößert und abgerundet, so daß er sich in seinem Aussehen von den kleineren und ovalen Kernen des übrigen Mesoderms merklich unterscheidet. Machen wir durch ein Stadium, in welchem sich die Cardioblasten schon deutlich als besondere Zellen abheben, Längsschnitte, so zeigen sie sich uns in oro-aboraler Richtung abgeplattet und aneinander gepreßt, wodurch die Cardioblastenstränge gewissermaßen einem einschichtigen Epithel ähneln. Die Form der Cardioblasten ist aber in dieser Ansicht an verschiedenen Stellen ziemlich verschieden; denn während sie in den segmentalen Regionen auffallend zylindrischen Epithelzellen gleichen, erscheinen sie in den intersegmentalen Partien kubisch oder etwas abgeplattet.

Durch das seitliche Umwachsen des Dotters seitens des lateral gelegenen Mesoderms und des entodermalen Mitteldarmepithels werden die Cardioblastenstränge immer weiter dorsalwärts verschoben, wobei sie nach der Ankunft an der Dorsalseite des Eies gegeneinander rücken und dort zu einem Rohr, dem Herzrohr, verschmelzen. Der Abschluß des Herzrohres kommt nicht überall zu gleicher Zeit zustande, sondern er findet zuerst am hinteren Keimstreifenende statt, etwas später wird er in der Nackenregion, im Anschluß an die Kopfaorta hergestellt, erst danach verschmelzen die Cardioblasten miteinander in der Richtung gegen die Mitte des Keimstreifens, wobei dieser Vorgang in der hinteren Gegend etwas dem in der vorderen vorausseilt, so daß das Dorsalgefäß eine kurze Strecke hinter der Nackenregion zuletzt entwickelt wird. Während ihrer Wanderung an die Dorsalseite des Eies ändern die Cardioblasten ihre Gestalt, indem sie sich hauptsächlich in der ganzen mittleren Gegend des Keimstreifens zu sehr langen, spindelartigen Zellen ausziehen, die aber immer dem Dotter ganz eng anliegen, so daß ich bei *Donacia* nie laterale Blutlakunen zu Gesicht bekommen konnte, wie solche z. B. bei *Forficula* (von Heymons) gefunden wurden. Die Verlötung der aufeinander wachsenden Cardioblasten gestaltet sich in der hinteren Keimstreifenregion etwas verschieden wie in den übrigen. Fig. 128 A, B stellen uns Querschnitte dar, welche das hinterste (neunte Abdominalsegment) Cardioblasten tragende Segment getroffen haben. Der auf Fig. 128 A abgebildete Querschnitt zeigt uns das Herzrohr (*hr*) schon geschlossen, wobei seine Wände aus zwei Cardioblasten (*ca*) im Querschnitte aufgebaut sind, die sein rundliches Lumen begrenzen und zu beiden Seiten zu liegen kommen. Auf dem zweiten Querschnitt (Fig. 128 B), der zwei Schnitte vor dem letztbeschriebenen zu legen ist, finden wir dagegen die Cardioblasten (*ca*), die mit dem splanchnischen Mesoderm (*m*) ihre Verbindung schon verloren haben, nur mit ihren dem

Proctodäum zugerichteten Enden verschmolzen, während sie an der Dorsalseite noch nicht miteinander verlötet sind und dem Ektoderm anliegen. Dieses Bild beweist aufs deutlichste, daß sich die Cardioblasten in der hinteren Keimstreifenregion zuerst ventral und, wie sich dies aus älteren Stadien ergibt, erst später dorsal miteinander vereinigen, so daß uns das Herzlumen in dem auf Fig. 128 B abgebildeten Stadium einen Sinus darstellt, welcher dorsal vom Ektoderm, ventral aber von den Cardioblasten begrenzt wird. Durchmustern wir die ganze Schnittserie, welcher die vorher beschriebenen zwei Querschnitte angehören, so überzeugen wir uns, daß die Cardioblasten über dem ganzen Dotter noch weit voneinander zu liegen kommen und sich nur in der Umgebung der Nackenregion etwas näher gegeneinander verschoben haben.

Wir gehen nun zur Beschreibung eines älteren Stadiums über, welches in der Entwicklung des Dorsalgefäßes merkliche Fortschritte zeigt. Über der mittleren Partie des Dotters liegen die Cardioblasten

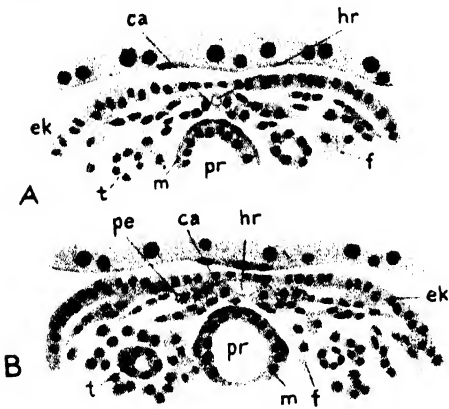


Fig. 128.

Donacia, Fragmente von Querschnitten durch einen Keimstreifen zur Erläuterung des Abschlusses des Herzrohres. *ek* Ektoderm; *hr* Herzlumen; *ca* Cardioblasten; *pe* Paracardialzellen; *f* Fettkörper; *t* Trachee; *m* Mesoderm; *pr* Proctodäum (nach Hirschler).

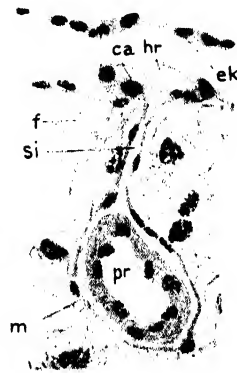


Fig. 129.

Donacia, Fragment von einem Querschnitte durch einen älteren Embryo. *hr* Herzlumen; *ca* Cardioblasten; *si* Blutsinus; *m* Mesoderm; *ek* Ektoderm; *f* Fettkörper; *pr* Proctodäum (nach Hirschler).

noch ziemlich weit voneinander entfernt; dagegen in der Nackenregion und auf der Höhe des Proctodäalendes hat ihre Vereinigung schon begonnen, in der weiter nach hinten gelegenen Region ist das Herzrohr schon vollkommen entwickelt. Über die Verhältnisse, welche auf der Höhe des Proctodäalendes herrschen, können wir uns aus einem Querschnitt Fig. 129 unterrichten. Wir finden hier die Cardioblasten (*ca*) dorsal geschlossen, ventral noch unvereinigt; zu beiden Seiten liegen ihnen Muskeln des Pericardialseptums an, zwischen den Cardioblasten (*ca*) und dem Diaphragma einerseits und dem Ektoderm (*ek*) andererseits begegnen wir einem ziemlich weiten Raum, dem Pericardialraum, welcher auf diesem Stadium schon in der ganzen hinteren Region des Embryos mächtig entwickelt ist. Im Gegensatz zu der weiter nach hinten gelegenen Region, wo die Cardioblasten früh den Zusammenhang mit dem splanchnischen Mesoderm verlieren, sehen wir ihn hier ganz

wohl erhalten. Letztere gehen nämlich ventralwärts, zu beiden Seiten, in Mesenteriallamellen über, die sich weiter nach unten an das das Proctodäum (*pr*) umgebende Mesoderm (*m*) anschließen. Zwischen den Mesenteriallamellen sehen wir einen Kanal (*si*), welcher dorsalwärts mit dem nach unten noch offen stehenden Herzlumen (*hr*), ventralwärts dagegen mit einem ringförmigen Sinus kommuniziert und vom ektodermalen Proctodäumepithel und splanchnischen Mesoderm begrenzt wird. Da uns zwei bis drei Querschnitte nach vorn und nach hinten ähnliche Bilder geben, sind wir zur Annahme berechtigt, daß das Proctodäum bzw. sein distaler Abschnitt auf diesem Stadium ein Mesenterium aufweist, welch' letzteres in seinem Inneren einen Mesenterialsinus besitzt, der dorsalwärts in das Herzlumen, ventralwärts dagegen in einen Darmblutsinus übergeht. Hervorzuheben sei hier noch dies, daß die Cardioblasten sich hier nicht, wie in der hintersten Keimstreifenpartie, zuerst ventral, sondern im Gegenteil zuerst dorsal und erst später ventral schließen. Sehr instructive Bilder geben uns auch auf Fig. 130 dargestellte Querschnitte aus der Nackenregion, die einer und derselben Schnittserie angehören und an denen wir die Entwicklung des Herzens in drei verschiedenen Phasen studieren können. Am vordersten Querschnitt (Fig. 130 C) finden wir das Herzrohr schon vollkommen entwickelt; sein rundliches Lumen (*hr*) ist hier durch zwei Cardioblasten (*ca*) begrenzt, die von außen eine mit dem splanchnischen Mesoderm im Zusammenhang stehende Adventitia bedeckt. Am zweiten Querschnitt auf Fig. 130 B, der zwei Querschnitte hinter dem auf Fig. 130 C abgebildeten zu liegen kommt, erscheinen die Cardioblasten schon dorsal geschlossen, dagegen ventral haben sie sich noch nicht verlötet, so daß das Herzlumen hier von den Cardioblasten und von Mesodermzellen, die zur Adventitia werden, begrenzt wird. Auf dem Querschnitte, Fig. 130 A, der zwei Schnitte hinter dem zuletzt beschriebenen gelegen ist, haben sich die Cardioblasten (*ca*) dorsal geschlossen, während ihre der Ventralseite zugekehrten Enden noch weit voneinander entfernt sind und an das schon an dieser Stelle entwickelte, entodermale Mitteldarmepithel (*en*) angrenzen, wobei sie lateralwärts in das splanchnische Mesoderm (*m*) übergehen. Das Herzlumen stellt uns in dem letzten Falle einen typischen Darmblutsinus dar, dessen Wände dorsal vom Mesoderm, ventral aber vom Entoderm aufgebaut sind, wodurch er ähnlichen Darmblutsinussen der Anneliden gleichzusetzen ist. Die drei vorher beschriebenen Querschnitte geben uns eine genaue Vorstellung über die Art, auf welche der Abschluß des Herzrohres in dieser Körperregion zustande kommt; sie belehren uns auch darüber, daß bei *Donacia*, verschieden von manchen anderen Insekten, die Cardioblasten vor der ventralen Vereini-

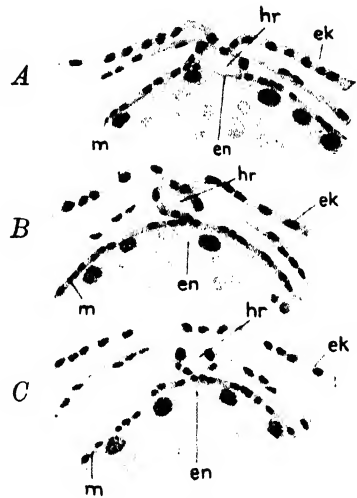


Fig. 130.

Donacia, Fragmente von drei Querschnitten durch einen älteren Embryo. *ek* Ektoderm; *hr* Herzlumen; *en* Mitteldarmepithel; *m* Mesoderm (nach Hirschler).

gung der Cardioblasten vor der ventralen Vereini-

gung den Zusammenhang mit dem splanchnischen Mesoderm nicht verlieren, so daß das Herzlumen nie mit der definitiven Leibeshöhle in Verbindung tritt und somit den Charakter eines echten Schizocöls, welches der primären Leibeshöhle der Anneliden gleichzustellen ist, während seiner ganzen Entwicklung bewahrt.

An einem älteren Stadium finden wir das Herzrohr schon in der ganzen hinteren Region des Embryos und in der Nackengegend ausgebildet; nur in der mittleren Partie, etwa auf der Höhe des zweiten Thoracalsegmentes, ist seine Entwicklung noch nicht vollendet. Ein Bruchstück von einem Querschnitte durch die nämliche Partie haben wir auf Fig. 131 abgebildet. Die Cardioblasten haben sich hier zuerst nur von der Dorsalseite geschlossen, dagegen ventralwärts gehen sie, ähnlich wie in der Proctodäumgegend, in kurze Mesenteriallamellen über, die sich zu beiden Seiten an das splanchnische Mesoderm (*m*) anschließen und zwischen sich einen Spaltraum (*si*), welcher mit dem Herzlumen (*hr*) in Verbindung steht, aufweisen. Das Herzlumen samt dem Spaltraum stellt uns somit in diesem Stadium auch in dieser Region einen Darmblutsinus dar, der dorsal und lateral von Mesoderm-elementen, ventral aber auf einer kurzen Strecke vom entodermalen Mitteldarmepithel begrenzt wird.

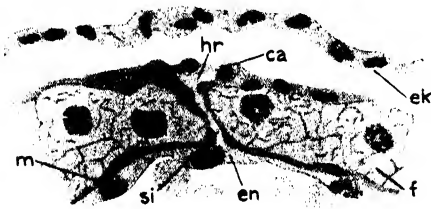


Fig. 131.

Donacia, Fragment von einem Querschnitte durch einen älteren Embryo. *ek* Ektoderm; *en* Mitteldarmepithel; *m* Mesoderm; *si* Blutsinus; *hr* Herzlumen; *ca* Cardioblast; *f* Fettkörper (nach Hirschler).

Sobald sich die Cardioblasten ventral geschlossen haben, verschwindet der mesenteriale Spaltraum, indem sich die Mesenteriallamellen eng aneinander anlegen und an fast entwickelten Larven schon gewöhnlich nicht mehr gefunden werden. Ähnlich wie auf der Höhe des Mitteldarmes verschwinden während der weiteren Entwicklung die Mesenteriallamellen und der Darmsinus auch in der Proctodäalgegend,

so daß wir alle diese Gebilde nur als kurzdauernde Einrichtungen ansehen können, die größtenteils Anklänge an die Entwicklung der Tracheatenvorfahren (Anneliden) aufweisen und somit einen phylogenetischen Wert besitzen.

Ähnlich wie bei *Donacia* verläuft im großen und ganzen die Entwicklung des Rückenblutgefäßes auch bei den anderen Insekten, weswegen hier nur noch auf gewisse Besonderheiten einzugehen ist, welche den *Donacia*-Embryonen nicht zukommen, dagegen aus der Embryogenese der Orthopteren, Dermapteren und einiger Coleopteren bekannt sind. Bei diesen zuletzt genannten Insekten bilden die Cardioblasten auf einem Stadium, auf welchem der Keimstreifen zu beiden Seiten den Dotter zu umwachsen beginnt, gekrümmte Plättchen, die mit ihrer konvexen Seite dem Ektoderm, mit ihrer konkaven dagegen dem Dotter anliegen. Dadurch daß sie mit ihren konkaven Flächen an den Dotter angrenzen, entsteht zwischen ihnen und dem Dotter ein Lumen, welches in Form eines Kanals, zu einem zu jeder Seite des Keimstreifens, sich entlang des letzteren dahinzieht; diese Kanäle, die unter dem Namen Blutlakunen bekannt sind, sind mit Flüssigkeit gefüllt und können bei manchen Insekten schon auf verhältnismäßig

frühen Stadien pulsierende Bewegungen ausmachen, ein Beweis, daß schon zu dieser Zeit eine Blutzirkulation stattfindet. Abhängig davon, ob das Entoderm dem splanchnischen Mesoderm in der Umwachsung des Dotters etwas voraneilt oder nicht, werden sie im ersteren Falle von der Dotterseite zuerst von dem Entoderm und hernach von dem Mesoderm begrenzt, während im zweiten Falle das Mesoderm vom Anfang an bis zum Abschlusse des Herzrohres ihre innere Begrenzung ausmacht. Diese Blutlakunen sind besonders ansehnlich bei *Gryllo-talpa* (Korotnieff), *Gryllus* (Heymons) und *Stenobothrus* (Graber), während ihnen bei den Blattiden, bei *Forficula* und bei den Coleopteren verhältnismäßig geringere Dimensionen zukommen. Ihrer Natur nach wären sie mit denjenigen Räumen zusammenzustellen, die wir bei *Donacia* als Blutsinuse bezeichneten, wobei wir, wie bekannt, vom vergleichend morphologischen Standpunkte diejenigen Räume dem Begriffe eines Blutsinus einordnen, die auf die primäre Leibeshöhle zurückzuführen sind und entweder vom Mesoderm oder vom Mesoderm und Entoderm begrenzt werden. Die an zweiter Stelle genannte

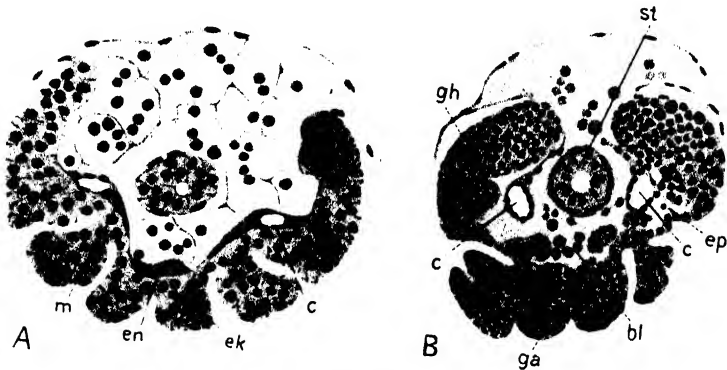


Fig. 132.

Donacia, Querschnitte durch zwei Keimstreifen steigenden Alters (A, B) auf der Höhe des Kopfes. *ek* Ektoderm; *en* Entoderm; *m* Mesoderm; *c* Coelom; *st* Stomodäum; *ep* Epineuralsinus; *bl* Blutzellen; *gh* Ganglion (nach Hirschler).

Begrenzung entspricht derjenigen, die den Darmblutsinusen der Anneliden zukommt. Es ist nun vom phyletischen Standpunkte interessant, daß die Entwicklung solcher Darmblutsinuse wie auch Mesenterien, die für die Anneliden ebenfalls charakteristisch sind, auch gelegentlich noch während der Insektenembryogenese rekapituliert wird.

Wir gehen jetzt zur Entwicklung der Kopfaorta über, die bislang eingehender nur seitens Heymons bei *Forficula* und seitens Hirschler bei *Donacia* studiert wurde. Die Aorta, wie ich dies gleich anfangs bemerken will, entwickelt sich bei *Donacia* aus den medianen Wänden der Cölomsäckchen, welche im Intercalarsegment angelegt werden. Ihre Lage konnte ich, was schon im vorangehenden Abschnitte erwähnt wurde, auf Grund von Wachsplattenrekonstruktionen ganz sicher feststellen. Auf Fig. 132 A haben wir einen Querschnitt abgebildet, der uns das nämliche Cölomsäckchenpaar zeigt; die Cölomdivertikel besitzen auf diesem Stadium noch kleine Lumina (*c*), ihr somatisches Blatt liegt dem Ektoderm dicht an und geht medianwärts in eine solige Lamelle über (*m*), welche in die Nähe des median gela-

gerten Entoderms tritt. Auf älteren Stadien, wo es zur Differenzierung der Gehirnganglien kommt und wo der hauptsächlich in der vorderen Keimstreifenregion mächtig entwickelte Epineuralsinus zum Vorschein tritt, wachsen beide Cölomsäckchen bedeutend in die Länge aus, wobei sich ihr Lumen merklich vergrößert; Fig. 132 B stellt uns diese Cölomsäckchen (*c*) in ihrem veränderten Aussehen dar: sie haben hier ihre ventrale Lage verlassen, sind dorsalwärts emporgerückt und kommen fast frei im Epineuralsinus (*ep*), der zahlreiche Blutzellen (*bl*) beherbergt, zu liegen, indem sie sich nur hie und da an das Gehirn (*gh*) anheften. Ihr Lumen erscheint oval und ihre Wände gehen dorsalwärts in Zellenstränge über, die sich über dem Stomodäum (*st*) einander nähern und an den Dotter angrenzen. Durchmustern wir eine Reihe

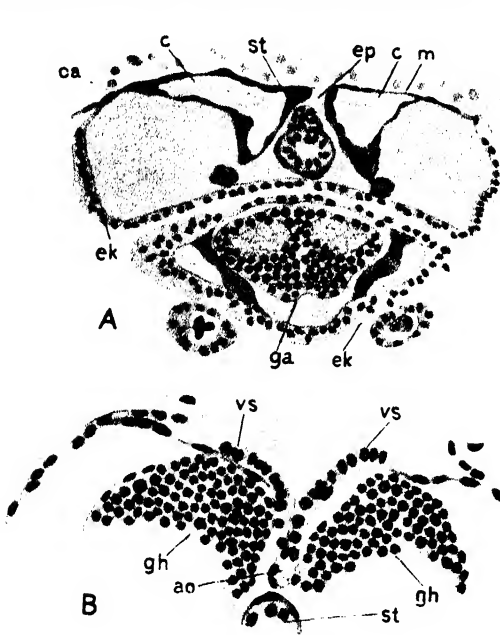


Fig. 133.

Donacia. A Querschnitt; B Fragment von einem Querschnitt auf der Kopfhöhe; A jüngeres, B älteres Stadium; *ek* Ektoderm; *st* Stomodäum; *ep* Epineuralsinus; *c* Coelom; *m* Mesoderm; *ca* Cardioblast; *ga* Ganglion; *vs* Vasoblaste; *gh* Gehirn; *ao* Aorta (nach Hirschler).

von mehr nach hinten gelegenen Querschnitten, so erkennen wir, daß sie sich eine ziemlich weite Strecke in aboraler Richtung dahinziehen und an die Cardioblasten anschließen. Auf Fig. 133 A haben wir einen Querschnitt durch ein etwas älteres Stadium dargestellt, der weiter nach hinten gelegen ist, wie der auf der vorangehenden Figur abgebildete; wir erkennen hier die mächtig entwickelten Cölomsäckchen, die lateralwärts an die Cardioblasten (*ca*) angrenzen, ventralwärts sich an die Ganglia allata anlegen, dagegen medianwärts über dem Stomodäum (*st*) gegeneinander herantreten. Ihre Wände erscheinen noch an allen Stellen gleich gebaut, indem sie aus abgeplatteten Zellen, die keine deutlichen Zellgrenzen aufweisen, zusammengesetzt sind. Erst während der

weiteren Entwicklung, wo es zur allmählichen Überwachsung des Dotters kommt und die Cardioblasten sich in der hinteren Keimstreifenregion zu einem Herzrohr abschließen, ändert sich das Aussehen der Cölomsäckchen bedeutend. Ihr Lumen verkleinert sich bis zu einem schmalen Spalt, so daß sich das laterale Blatt mit dem dorso-medianen fast berührt; die Elemente des ersteren werden noch stärker abgeplattet, wodurch es wie eine ganz dünne Lamelle erscheint. Im Gegensatz dazu nimmt der ganze mediane und dorsale Teil der Cölowand bedeutend an Dicke zu, seine Elemente erscheinen größer, heller gefärbt und epithelartig angeordnet, wobei die Zellgrenzen sehr deutlich hervortreten; wir erkennen in ihnen die Vasoblastenlamelle, die

zukünftig die Aorta aufbaut. Nachdem die Dotterumwachsung noch weitere Fortschritte gemacht hat, nähern sich die Cölomsäckchen mit ihren medianen, aus Vasoblasten aufgebauten Wänden einander und verwachsen auf dieselbe Weise wie die Cardioblastenstränge zu einem Rohr, welches uns die Aorta darstellt. Die Verwachsung der Cölomwände kommt zuerst in den vorderen Teilen der Cölomsäckchen zu stande, erst später in den hinteren, und sobald die Vereinigung der Vasoblasten am Ende der Cölomdivertikel stattgefunden hat, verlöten gleich hinter ihnen auch die Cardioblasten miteinander, so daß der Verschuß des Herzrohres sich eng an die Entwicklung der Kopfaorta anschließt. Auf Fig. 133 B haben wir den Abschluß der Kopfaorta dargestellt. Ventralwärts über dem Stomodäum (*st*) zwischen den Gehirnganglien (*gh*) haben sich die Vasoblasten (*vs*) schon zu einem Rohr (*ao*) verlötet, welches, da es hier nach vorn umbiegt, quer getroffen wurde. Etwas dorsalwärts sind sie auch schon miteinander vereinigt, nur wurde hier die Wand der Aorta tangential angeschnitten, so daß ein Lumen nicht zu sehen ist. Weiter dorsalwärts entfernen sich die Vasoblasten voneinander, hier kam es also noch nicht zur Entwicklung des Aortarohres. Die letztgenannte Figur gibt uns, wie es uns scheint, einen ziemlich genauen Aufschluß über den ganzen Vorgang. Unerwähnt blieb noch die Frage über die morphologische Deutung des Aortalumens. Auf Grund aller vorher näher beschriebenen Querschnitte wird es vollkommen klar, daß wir letzteres als einen Teil des Epineuralsinus auffassen müssen, welcher sich, wie bekannt, an jüngeren Stadien zwischen die noch unverwachsenen Vasoblastenstränge erstreckt und somit das künftige Aortalumen andeutet.

Der Bau der vollkommen entwickelten Kopfaorta kommt dem des Herzrohres sehr nahe, nämlich ihre Wände sind ähnlich wie die des Dorsalgefäßes aus zwei Zellensträngen aufgebaut, die sich dorsal und ventral zu einem Schlauch verlötet haben; rings um die Vasoblasten, die die eigentliche Aortawand ausmachen, finden wir noch von außen eine Adventitia mit stark abgeplatteten, weit voneinander gelagerten Kernen, die dem Aortarohr eng anliegt. Auf Fig. 134 haben wir ein Bruchstück von einem Sagittalschnitt abgebildet, welches uns den vorderen Abschnitt des Herzrohres (*hr*) und die sich daran anschließende Kopfaorta (*ao*) zeigt; wie aus dieser Figur ersichtlich ist, läßt sich im entwickelten Zustande zwischen beiden Gefäßen schon keine scharfe Grenze ziehen, indem die Vasoblasten in ihrem ganzen Aussehen und in ihrer epithelialen Anordnung fast vollkommen den Cardioblasten gleichen.

Während bei anderen Insektenembryonen in das Herzrohr noch vor seinem Abschlusse Blutzellen eindringen, konnte ich bei *Donacia*

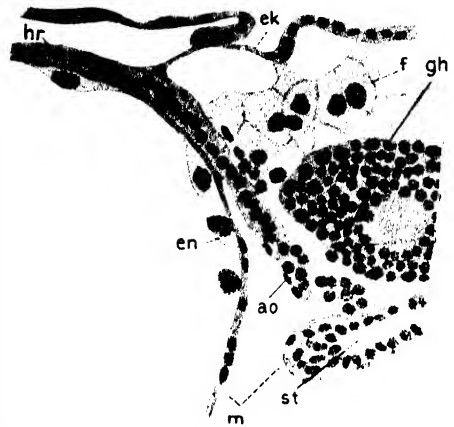


Fig. 134.

Donacia, Fragment von einem Sagittalschnitte; *ek* Ektoderm; *hr* Herz; *f* Fettkörper; *ao* Aorta; *gh* Gehirn; *en* Mitteldarmepithel; *st* Stomodäum; *m* Mesoderm (nach Hirschler).

nie diesen Vorgang beobachten. An allen Präparaten, welche mir zur Verfügung standen, fand ich immer das Herzlumen leer und von Blutzellen frei, während man im Lumen der Kopfaorta sowohl nach vollendeter Entwicklung wie auch vorher in Stadien, wo sich die Vasoblastenstränge erst aneinander anzulegen beginnen, immer ziemlich zahlreiche Blutzellen antrifft, die vom Epineuralsinus dorsalwärts zwischen die Cölomsäckchen herangewandert sind und zukünftig im Aortarohr eingeschlossen werden.

Zusammenfassend können wir nun sagen, daß die Kopfaorta sich aus den medianen Wänden der Intercalarcölomsäckchen entwickelt, die sich in Vasoblastenstränge umbilden und zu einem Rohr miteinander verschmelzen. Was die zeitlichen Differenzen, in denen der Abschluß der Blutgefäße zustande gebracht wird, betrifft, ist folgendes zu bemerken: Gleichzeitig damit, wenn das Herzrohr in der hintersten Keimstreifenpartie angelegt wird, entwickelt sich von vorn die Kopfaorta; erst später wird das Dorsalgefäß im Anschluß an die Kopfaorta von vorn nach hinten und von hinten nach vorn allmählich abgeschlossen, so daß seine Entwicklung zuletzt eine kurze Strecke hinter der Nackenregion vollendet wird. Aus dieser Darstellung ergibt es sich, daß die Entwicklung der Kopfaorta gewissermaßen unabhängig von der des Herzens verläuft und daß das ganze Blutgefäß, welches aus Herz und Kopfaorta zusammengesetzt ist, zuerst an beiden Eipolen und erst allmählich gegen die Mitte des Embryos angelegt wird.

Außer bei *Donacia* ist uns die Entwicklung der Aorta auch bei *Forficula* (nach der Darstellung Heymons') bekannt. Beide Darstellungen stimmen im allgemeinen gut überein, ein Unterschied herrscht zwischen ihnen nur in dieser Beziehung, daß nach Heymons das Kopfgefäß sich aus den Cölomsäckchen des Antennensegmentes, nach Hirschler dagegen aus denjenigen des Intercalarsegmentes entwickeln soll. Ein Ausgleich dieser Meinungen kann nur durch fortgesetzte Untersuchungen herbeigeführt werden. Die genannten Verschiedenheiten kommen wahrscheinlich davon, daß die Kopfsegmente während der Entwicklung komplizierten Änderungen und Verschiebungen unterliegen, was die Bestimmung der Topographie der betreffenden Cölomsäckchen erheblich erschwert.

3. Die Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Im letzten Abschnitte des ersten Kapitels haben wir die Genese der Geschlechtszellen näher behandelt und hervorgehoben, daß nach unserem heutigen Wissen diese Zellen, weil sie bei verschiedenen Insekten vor oder gleichzeitig mit der Entwicklung der Keimblätter zum Vorschein treten, nicht als einem dieser Keimblätter entstammend zu betrachten sind. Indem sie meist an der Eioberfläche zu liegen kommen, werden sie hernach unter das Oberflächenepithel verlagert und nehmen schließlich Platz am hinteren Rande der Keimzone. Über ihre subepitheliale Lage unterrichtet uns Fig. 135 A, die uns einen Querschnitt durch das hintere Eiende von *Donacia* darstellt: von der Ventralseite (von unten) des Eies ist das Oberflächenepithel als der Keimzone angehörend höher, während es ohne deutliche Grenze dorsalwärts in das plattere, kubische Epithel der Hüllenzonzone übergeht. Zu dieser Zeit ist es am hinteren Eiende noch nicht zur Anlage

der Amnionfalte gekommen, und wir begegnen hier einstweilen nur im Bereiche der Keimzone einer seichten, median gelegenen Einsenkung, die den Beginn der Entwicklung des unteren Blattes andeutet. Unter dieser Einsenkung am hinteren Rande der genannten Zone sind nun unter dem Oberflächenepithel median drei rundliche Zellen zu sehen, die durch dunkleres Plasma und hellere Kerne sich von den übrigen unterscheiden und uns eben die Geschlechtszellen (*ge*) darstellen, deren Zahl eine etwas größere ist, von denen aber nur drei in diesem Schnitte getroffen wurden. Sobald es später zur Anlage der hinteren Amnionfalte kommt, was bei *Donacia* eine Einkrümmung des hinteren Keimstreifenendes in den Dotter verursacht, finden wir die Geschlechtszellen am Boden der Amnionhöhle gelagert und dem hinteren Keimstreifenende angeschmiegt. Auf Fig. 135 B haben wir einen Querschnitt

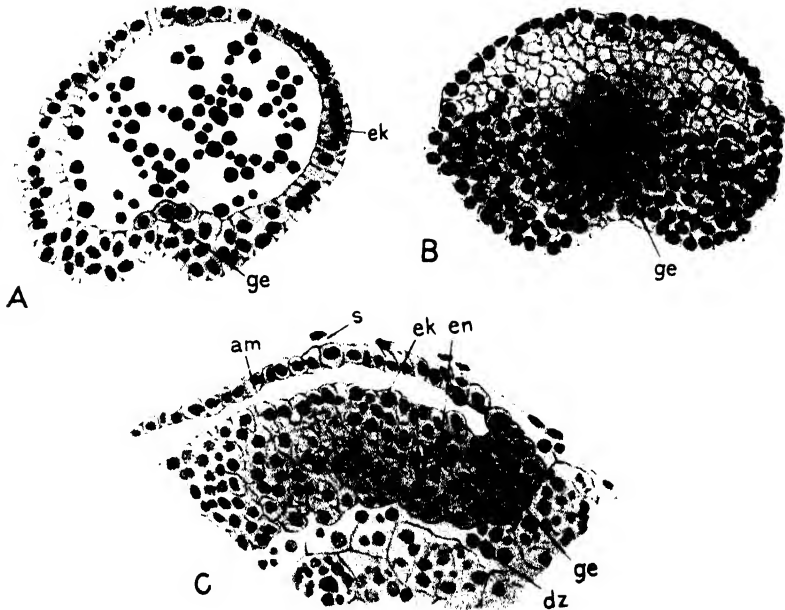


Fig. 135.

Donacia. A u. B Querschnitte durch das hintere Eiende; C Fragment von einem Sagittalschnitte, nämlich Hinterende des Keimstreifens; *ek* Oberflächenepithel; *ge* Geschlechtszellen; *am* Amnion; *s* Serosa; *ek* äußeres Keimstreifenblatt; *en* unteres Blatt; *dz* Dotterzelle (nach Hirschler).

durch das Ei abgebildet, der das eingekrümmte, hintere Keimstreifenende tangential getroffen hat und uns über die Lage der Geschlechtszellen zu dieser Zeit näher unterrichtet: An der Ventralseite dieses Querschnittes sehen wir eine Einsenkung, die derjenigen, die auch auf der vorangehenden Figur zu bemerken war, entspricht und über welcher ein mächtiger Zellenkomplex zu liegen kommt, der uns das tangential angeschnittene, eingekrümmte Hinterende des Keimstreifens darstellt. Median über diesem Zellenkomplexe, also am äußersten Hinterende des Keimstreifens und am Boden der Amnionhöhle, sind hier vier ziemlich große, rundliche Zellen zu finden (*ge*), die den auf der vorangehenden Figur abgebildeten (*ge*) in ihrem Aussehen gleichkommen und uns die Geschlechtszellen darstellen. Dieselbe Lage behalten die Ge-

schlechtszellen auch in den nächst älteren Stadien, in welchen das Voranwachsen der hinteren Amnionfalte und die Entwicklung des unteren Blattes in vollem Gange sind. Auf Fig. 135 C haben wir ein Fragment von einem Sagittalschnitte abgebildet, welches in sich das Hinterende des Keimstreifens enthält. Es handelte sich hier um ein Stadium, in welchem die Amnionhöhle fast abgeschlossen ist, während der Keimstreifen dick und mehrschichtig erscheint, was davon kommt, daß das untere Blatt eben im Begriffe ist, sich loszutrennen, weswegen im Sagittalschnitte keine Grenze zwischen dem äußeren (*ek*) und dem unteren Blatte (*en*) zu sehen ist. Wir bemerken nun, daß die Lage der Geschlechtszellen (*ge*) hier die gleiche geblieben ist, wie an dem vorangehenden Stadium, indem sie am hinteren Ende des Keimstreifens zwischen diesem (*ek*) und dem Amnion (*am*) zu liegen kommen. Während der Keimstreifen in den folgenden Stadien bedeutend an Länge zunimmt und sein Hinterende auf die Dorsalseite des Eies umschlägt, folgen diesem Ende auch die Geschlechtszellen und sind an ihm auch dann wahrzunehmen, wenn das Längenwachstum und die Dorsal-



Fig. 136.

Donacia, Totalansicht der hinteren Eihälfte von der Dorsalseite.

ge Geschlechtszellen (nach Hirschler).

krümmung des *Donacia*-Keimstreifens ihrem Maximum nahe sind. Über dieses beständige Festhalten der Geschlechtszellen am Hinterende des Keimstreifens unterrichtet uns Fig. 136: Wir sehen hier in toto das auf die Dorsalseite des Eies umgeschlagene Hinterende des Keimstreifens, welchem die Geschlechtszellen (*ge*) anliegen und dessen äußerste Spitze sie ausmachen. Da die Serosa aus stark abgeplatteten Zellen aufgebaut ist, schimmern durch sie der gefärbte Keimstreifen und die Geschlechtszellen hindurch, was eine genaue Angabe ihrer Topographie ermöglicht. Dieses Festhalten der Geschlechtszellen am Hinterende des Keimstreifens bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium, wie wir es an Hand der *Donacia*-Entwicklung kennen gelernt haben und wie es auch auf den Figuren Poluszynski's (S. 736, 737) zu verfolgen ist (*gz*), ist ein gemeinsames Charakteristikum fast sämtlicher Insekten, inwiefern nur bei ihnen ein frühes, der Entwicklung des unteren Blattes

vorangehendes Erscheinen der Geschlechtszellen beschrieben wurde. Die einzelnen Arten differieren untereinander in dieser Hinsicht nun vor allem darin, daß bei den einen die genannte Lage der Geschlechtszellen bis zu dem Stadium beibehalten bleibt, in welchem das Längenwachstum und die Dorsalkrümmung des Keimstreifens bedeutend fortgeschritten sind, während bei den anderen die Geschlechtszellen schon früher Verlagerungen unterliegen, auf die zunächst einzugehen ist.

Diese Verlagerungen beruhen im großen und ganzen darauf, daß die Geschlechtszellen während der weiteren Entwicklung ihren Platz am Hinterende des Keimstreifens aufgeben und in die mehr nach vorn gelegenen Abdominalsegmente geraten. Mechanisch handelt es sich hier in den meisten Fällen, inwiefern aus mikroskopischen Bildern zu schließen ist, um eine aktive Wanderung der Geschlechtszellen, die entweder zwischen dem Dotter und dem unteren Blatte (z. B. bei *Forficula* nach Heymons) oder teilweise auf die genannte Art, teilweise aber im Bereiche des unteren Blattes (des Mesoderms) (z. B. bei *Donacia* nach Hirschler) oder ausschließlich im Bereiche des Meso-

derms (z. B. bei *Miastor* nach Kahle) stattfindet. Wandern die Zellen nicht im Bereiche des Mesoderms, so keilen sie sich und dringen in dasselbe ein, erst nachdem sie auf der Höhe bestimmter Abdominal-segmente angelangt sind. In manchen selteneren Fällen dagegen, wie z. B. bei *Gryllus* nach den Angaben Heymons', handelt es sich aber nicht um ein aktives Vorangleiten der Geschlechtszellen, sondern ihre Verlagerung auf die Höhe der mehr nach vorn gelegenen Abdominal-segmente kommt auf die Weise zustande, daß der Keimstreifen, der, wie wir dies schon wissen, Verlagerungen unterliegt, sich mit seinen vorderen Abdominalsegmenten unter die passiv auf derselben Stelle verharrenden Geschlechtszellen schiebt, wodurch dann diese diejenige Region des Keimstreifens erreichen, die bei anderen Arten auf dem Wege einer aktiven Wanderung erreicht wird. Behalten wir die Verlagerung der Geschlechtszellen im Auge, so muß, im Zusammenhange mit dem Gesagten, auch auf eine Eigentümlichkeit der Collembolen-entwicklung hingewiesen werden: Bei *Isotoma* (nach den Angaben von Philiptschenko) kommen die Geschlechtszellen überhaupt nie am Hinterende des Keimstreifens zu liegen, sondern sie treten zum Vorschein als solche im Innern des Dotters; aus dieser Lage ergibt es sich, daß sie auch nicht eine Wanderung von hinten nach vorn, entlang des Keimstreifens, unternehmen können, sondern es ist bei ihnen eine centrifugale Wanderung wahrzunehmen, die sie bestimmten Abdominalsegmenten näher bringt, in die sie hernach eindringen. Bezüglich der Verlagerung, welcher die Geschlechtszellen der Insekten während der Embryogenese unterliegen, wäre noch auf eine gewisse Variabilität in einem anderen Sinne hinzuweisen, die ich an Hand zweier extremer Beispiele vorführen will: Bei *Miastor* (nach Kahle) trennen sich die acht Geschlechtszellen schon zum Anfange ihrer Wanderung in zwei aus vier Zellen bestehende Gruppen, von denen jede gesondert, die eine in der linken mesodermalen, die andere in der rechten mesodermalen Somitenreihe ihre Wanderung nach vorn antritt, während bei *Gryllus* (nach Heymons) die Geschlechtszellen einen guten Teil ihrer Wanderung als unpaarer Zellenhaufen durchmachen, um erst dann in zwei symmetrische Gruppen zu zerfallen, wenn das Eindringen der Zellen in die Mesodermsegmente beginnt. Was die Zeit anbelangt, zu welcher die Geschlechtszellen sich in zwei symmetrische Gruppen aufteilen, so scheint dies von dem Modus der Wanderung abzuhängen; findet sie nämlich vom Anfange an im Bereiche des Mesoderms statt, so kommt es auch früher zur genannten Aufteilung der Geschlechtszellen, vollzieht sie sich dagegen in einem losen Zusammenhange mit dem Keimstreifen, so wird die genannte Aufteilung erst beim Eindringen der Zellen in das Mesoderm durchgeführt.

Um in diese Wanderung der Geschlechtszellen, wie sie vielen Insektenarten zukommt, einen orientierenden und etwas genaueren Einblick zu gewinnen, wollen wir den nämlichen Vorgang beispielsweise bei *Donacia* betrachten und erst hernach ihn bei den Apterygoten und primären Pterygoten eingehender kennen lernen, bei denen primäre Verhältnisse zu erwarten sind; bei *Donacia* haben wir die Geschlechtszellen in den vorangehenden Zeilen auf einem Stadium verlassen, in welchem der Keimstreifen nahezu das Maximum seiner Dorsalkrümmung erreicht hat und die Geschlechtszellen an seinem äußersten Hinterende zwischen diesem und dem Amnion zu liegen kamen. Während der weiteren Entwicklung verläßt nun die Genital-

anlage ihren früheren Platz und verschiebt sich ein wenig oralwärts. Darüber unterrichtet uns Fig. 137 A. Wir haben hier das hintere Ende eines Keimstreifens, der das Maximum der Dorsalkrümmung erreicht hat, an einem Sagittalschnitt abgebildet. Die Genitalzellen (*ge*) kommen jetzt nicht mehr zwischen Amnion und Keimstreifen zu liegen, sondern sind eine kurze Strecke nach vorn gewandert und befinden sich auf der Höhe des elften Abdominalsegmentes, der hinteren Entodermanhäufung (*en*) aufgelagert. Manche von ihnen erscheinen wie vorher rundlich, andere haben aber eine birnförmige Gestalt angenommen, wobei der zugespitzte Abschnitt des Zellenleibes in einen langen dünnen Plasmaausläufer übergeht, welcher zwischen die Dotterballen eindringt und als nutritive Einrichtung aufzufassen ist. An

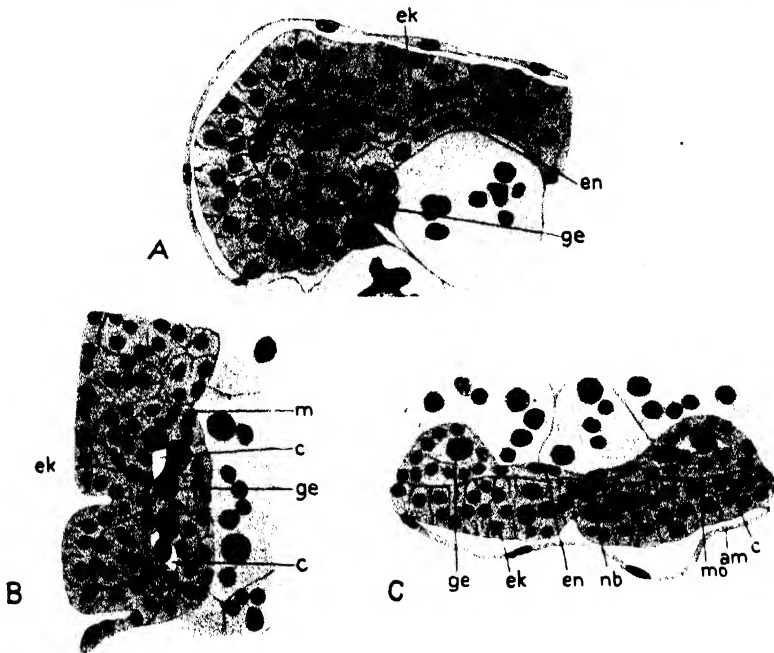


Fig. 137.

Donacia, A u. B Fragmente von Sagittalschnitten; C Querschnitt; A Hinterende des Keimstreifens; B 8. u. 9. Abdominalsegment; *ek* Ektoderm; *ge* Geschlechtszellen; *en* Entoderm; *m* Mesoderm; *c* Coelom; *mo* somatisches Mesoderm; *nb* Neuroblasten; *am* Amnion (nach Hirschler).

Querschnitten durch die nämlichen Stadien hat die Genitalanlage die Form einer kleinen, unpaarigen Zellenplatte, die median über dem Entoderm gelegen ist. In älteren Stadien, wo es zur Entwicklung des Proctodäums und der Cölomsäcke kommt, dringt die Genitalanlage noch weiter voran, und wir treffen sie auf der Höhe des zehnten Abdominalsegmentes. Ihr Aussehen hat sich darunter bedeutend geändert, indem sie sich in zwei Zellenhäufchen teilte, von denen jedes vier bis fünf Zellen besitzt und lateralwärts verschoben erscheint. Die Zellen eines jeden von den zwei Häufchen liegen nicht mehr so eng aneinander wie vorher, sondern zeigen einen ziemlich losen Zusammenhang. Einige von ihnen finden wir an der Grenze des Mesoderms und des Dotters, andere haben sich ziemlich tief zwischen die Mesodermelemente ein-

gekeilt; manchmal sehen wir sie ringsum von Mesodermzellen umgeben und tief in das Mesoderm verlagert. Durchmustern wir mehr in der Entwicklung fortgeschrittene Keimstreifen, so überzeugen wir uns, daß die Genitalzellen noch weiter nach vorn gewandert sind und sich auf der Höhe des neunten und achten Abdominalsegmentes befinden. Auf Fig. 187 B haben wir das neunte und achte Abdominalsegment in einem parasagittalen Durchschnitte abgebildet. Wir erkennen hier gleich die Geschlechtszellen (*ge*), die in ihrem Aussehen vollkommen denen auf jüngeren Stadien gleich sind. Sie liegen hier tief im Mesoderm (*m*) versenkt und sind in allen Gegenden der Cölomdivertikel (*c*) anzutreffen. Eine von den fünf Zellen treffen wir im splanchnischen Blatt, drei liegen auf der Höhe der Dissepimente, während die fünfte in das Cölom (*c*) des achten Abdominalsegmentes eingedrungen ist. Einen besseren Aufschluß über die Beziehung der Genitalzellen zu den Cölomsäckchen gibt uns Fig. 187 C, die uns einen Querschnitt durch das neunte Abdominalsegment darstellt. Wir erkennen hier sowohl im rechten wie auch im linken Cölomdivertikel (*c*) Genitalzellen (*ge*), von denen zwei fast frei im Cölom (*c*) zu liegen kommen, während die dritte in das splanchnische Blatt eingekeilt erscheint. Die Wanderung der Genitalzellen verläuft hier also derart, daß sie vom äußersten Ende des Keimstreifens bis ans neunte Abdominalsegment, größtenteils zwischen dem Entoderm und dem Dotter, vorangeiten, in diesem Segment lateralwärts in das Mesoderm eindringen und sich weiter bis ins achte Segment verschieben, wobei manche von ihnen die Dissepimentwände passieren. Im achten und neunten Abdominalsegment verweilen die Genitalzellen ziemlich lange, nämlich bis zur Zeit, wo die Cölomsäckchen sich bedeutend differenziert haben und wo es zur Entwicklung des Epineuralsinus, der Fettkörperanlage und der Geschlechtsleiste gekommen ist. Erst später treffen wir die Genitalzellen im siebenten Abdominalsegment an, wo sie teilweise ziemlich frei gelagert sind, größtenteils aber der Geschlechtsleiste und dem splanchnischen Mesoderm anliegen. Kurz darauf kommt es zur Anlage der Geschlechtsorgane, die wir an Hand der Embryogenese anderer Insekten behandeln werden. Wenn wir nun aus der vorangehenden Darstellung wiederum dies herausgreifen werden, was als eine allgemeinere, verschiedenen Insektenarten zukommende Erscheinung zu betrachten ist, so ist darauf hinzuweisen, daß bei allen Arten, bei welchen ein Teil der Geschlechtszellenwanderung von hinten nach vorn (oder in centrifugaler Richtung wie bei den Collembolen) in einem mehr oder weniger losen Kontakte mit dem Keimstreifen stattfindet, diese Wanderung in der genannten Richtung auch dann noch fort dauert, sobald die Geschlechtszellen, in zwei Gruppen aufgeteilt, in das beiderseits gelegene Mesoderm eingedrungen sind. Diesem Teile der Wanderung, wie auch seinem Endeffekte, nämlich der Anlage der Geschlechtsorgane, wollen wir jetzt weiter nachgehen und sie bei den Apterygoten und primitiven Pterygoten kennen lernen, bei welchen primäre und somit am meisten lehrreiche Verhältnisse zu erwarten sind.

Bei *Isotoma* (einem Repräsentanten der Collembolen) erfolgt nach Philpitschenko das Eindringen der Genitalzellen, wie aus Fig. 188 A zu ersehen ist, „nicht in alle abdominalen Somite, sondern nur in diejenigen, welche am nächsten von der Genitalanlage (*g*) liegen, d. h. in die Somiten (*so*) des dritten und vierten Abdominalsegmentes. Wie dies auf Querschnitten (Fig. 188 C) durch das hintere Ende des

Embryos . . . deutlich zu erkennen ist, dringen die Genitalzellen (*gz*) in die viscerele Wandung der Somiten ein und verbleiben in derselben, um späterhin hier die Gonaden zu bilden. Von den Elementen der Somiten selbst unterscheiden sich diese Zellen sehr scharf und zwar durch ihre etwas bedeutendere Größe und dann auch durch die hellere Färbung, namentlich der Kerne. Bei ihrer Verlagerung aus dem Dotter in die Somiten verlieren die Genitalzellen indessen nicht ihre Befähigung zur aktiven Bewegung; und diese letztere hält auch noch in den Somiten an“. In einem älteren Stadium sind in den Somiten

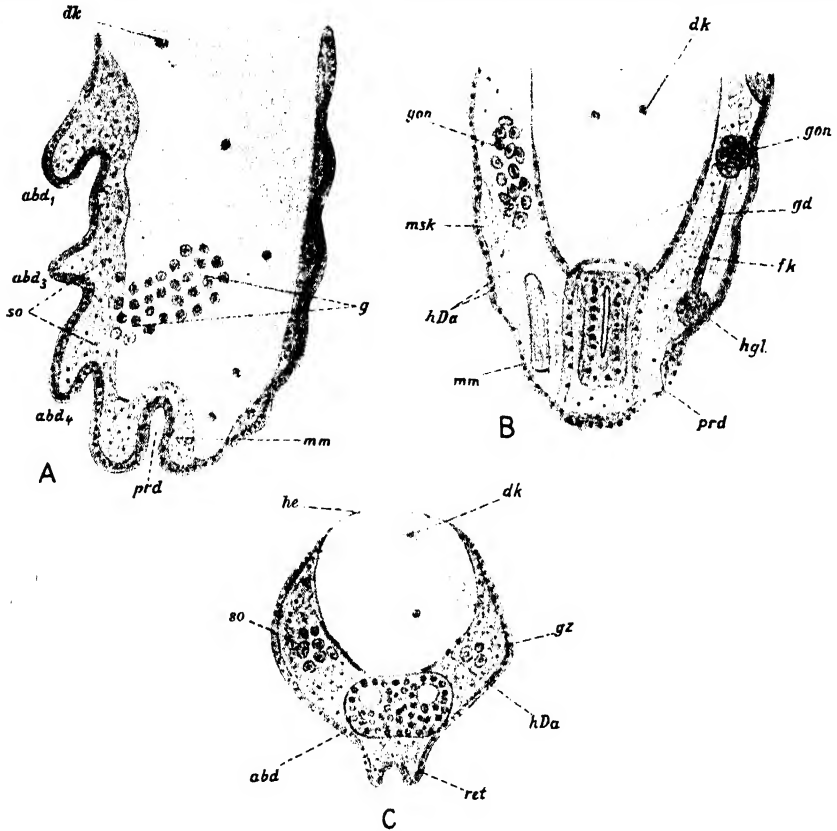


Fig. 138.

Isotoma. A Fragment von einem Sagittalschnitte (Hinterende des Embryos); B Fragment von einem Frontalschnitte (Hinterende des Embryos); C Querschnitt durch einen Embryo; *g*, *gz* Geschlechtszellen; *so* Somiten; *prd* Proctodäum; *abd*₁₋₄ erstes bis viertes Abdominalsegment; *mm* Muskularis des Hinterdarms; *gon* Gonade; *gd* Geschlechtsausführgang; *hgl* Grenzlamelle; *fk* Fettkörper; *msk* Muskel; *hDa* hintere Mitteldarmanlage; *ret* Retinaculum (nach Philiptschenko).

des vierten Abdominalsegmentes schon viel weniger Genitalzellen zu bemerken als früher; dafür finden wir sie nunmehr nicht mehr allein in diesem und in dem dritten Segmente, sondern auch in dem zweiten, wo bis dahin keine anzutreffen waren. Auf dem darauffolgenden Stadium sind in dem vierten Abdominalsegmente gar keine Genitalzellen mehr zu finden, dagegen kann man dieselben nunmehr nicht nur in den Somiten des zweiten, sondern auch schon in denjenigen des

ersten Abdominalsegmentes antreffen. . . Mit einem Worte, die Genitalzellen, welche sich anfänglich nur in den Somiten des vierten und dritten Segmentes konzentrierten, können späterhin im ersten bis dritten Abdominalsegment angetroffen werden, was natürlich nur durch ein aktives Kriechen derselben nach vorn erklärt werden kann. Hiermit nimmt die Bewegung der Genitalzellen ein Ende und kurz darauf werden aus ihnen in den drei ersten Abdominalsegmenten die Gonaden gebildet. Auf dem in Fig. 138 B dargestellten Frontalschnitt durch das hintere Ende des Abdomens sehen wir bereits die zwei ausgebildeten Gonaden (*gon*). Beide besitzen keinerlei Höhlung in ihrem Innern, sondern sie stellen eine kompakte Anhäufung von Genitalzellen dar, welche gewöhnlich von äußerst zarten und durchaus nicht immer bemerkbaren Zellen umgeben sind, die aus jener splanchnischen Wandung der primären Segmente hervorgehen, in welche die Genitalzellen aus dem Dotter eingedrungen waren. Diese aus den Somitenwandungen hervorgegangenen Elemente . . . stellen augenscheinlich die Follikelzellen der Gonade dar. . . von dem hinteren Ende einer jeden Gonade geht der Genitalgang (*gd*) ab, welcher durch das ganze vierte Segment verläuft. Seine Lage und sein Bau lassen erkennen, daß er aus der gleichen visceralen Wandung der Somiten des vierten Abdominalsegmentes hervorgeht, in welche zuvor die Genitalzellen aus dem Dotter eingedrungen sind.“ Über die Art, auf welche es bei *Isotoma* zur Verbindung der Genitalgänge, die zu beiden Seiten des Embryos verlaufen, kommt, wie auch über die Anlage des ektodermalen Abschnittes des ganzen Genitalapparates, finden wir in der Arbeit Philiptschenko's keine Angaben. Dafür hat Claypole bei einer anderen Collemböle, nämlich bei *Anurida*, festgestellt, daß dieser zuletzt genannte Abschnitt, ähnlich wie bei den Pterygoten, aus einer unpaaren, ektodermalen Einstülpung hervorgeht, die am hinteren Ende des fünften Abdominalsegmentes zum Vorschein tritt. Was die Differenzierung der Geschlechtszellen bei den Collembolen betrifft, so sollen sie, nach Claypole, bei *Anurida* erst in den Somiten des zweiten und dritten Abdominalsegmentes auftreten und somit viel später als bei *Isotoma* erscheinen. Diese Abweichungen in den Angaben einzelner Forscher sind, wie uns scheint, darauf zurückzuführen, daß bei manchen Collembolen die Geschlechtszellen möglicherweise erst auf einem späteren Stadium ein besonderes Aussehen gewinnen und dadurch dem Auge des Forschers in den jüngeren Stadien entgehen. Auf Grund dessen was wir heute von der Genese der Geschlechtszellen bei den Insekten wissen, würde es uns jedenfalls plausibel erscheinen, anzunehmen, daß, ähnlich wie bei *Isotoma* (nach Philiptschenko), auch bei anderen Collembolen die tatsächliche Sonderung der Genitalanlage schon zur Zeit der Furchungsvorgänge stattfindet.

Wir gehen nun zu den Thysanuren über und wollen die betreffenden Vorgänge an Hand der Untersuchungen Heymons' an *Lepisma* kennen lernen. „Obwohl . . . *Lepisma* . . . für das Studium der Genitalorgane kein günstiges Objekt darstellt, so habe ich — sagt Heymons — mich doch . . . davon überzeugt, daß die Wanderung der Geschlechtszellen sich ganz ähnlich wie bei den Orthopteren (die wir hernach behandeln werden) vollzieht. Stets gelangen die Geschlechtszellen an die dorsalen Ursegmentwandungen, dringen in dieselben ein und bilden zusammen mit den Mesodermzellen der letzteren die Genitalfollikel. Ein Eindringen der Genitalzellen in das Cölom, wie dies

bei *Phyllodromia* der Fall zu sein pflegt, habe ich nicht bemerkt. . . . Die Genitalfollikel, welche sich aus der ursprünglich in jeder Körperhälfte einen zusammenhängenden Strang darstellenden Geschlechtsanlage differenzieren, sind, während der Embryo den Dotter umwächst, bereits deutlich als solche erkennbar. Es kommen beim Weibchen fünf paar Geschlechtsfollikel zur Entwicklung, die in weiten Abständen voneinander liegen und in segmentaler Anordnung auf das zweite bis sechste Abdominalsegment verteilt sind. Sie sind dem Hinterrande der betreffenden Segmente genähert, nur das letzte Paar liegt in der Mitte seines Segmentes. Beim Männchen bilden sich die Hodenfollikel im vierten bis sechsten Abdominalsegment aus. Die Follikel sind hier zu Doppelpaaren vereinigt, d. h. an jeder Körperseite trifft man in den betreffenden Segmenten zwei Hodenfollikel an, die durch selbständige Ausführungsgänge mit dem langgestreckten Vas deferens zusammenhängen. Die Gesamtzahl der Hodenfollikel beträgt somit beim Männchen zwölf, die der Eiröhren beim Weibchen zehn. Noch beim Ausschlüpfen ist die Verteilung der Genitalfollikel in der angegebenen Weise eine deutlich erkennbare. Später gewinnen die Geschlechtsdrüsen beträchtlich an Umfang und rücken wohl auch durch relative Verkürzung des sie verbindenden Ausführungsganges näher zusammen, so daß ihre regelmäßige paarweise Verteilung auf je ein Körpersegment verwischt wird.“

„Die mesodermalen Geschlechtsgänge (Vas deferens resp. Oviduct) entstehen bei *Lepisma* aus den medial gelegenen Abschnitten der dorsalen Ursegmentwände. Die Genitalgänge reichen beim Männchen ursprünglich bis in das zehnte, beim Weibchen bis in das siebente Abdominalsegment. In diesen Segmenten gestalten sich die Cölomsäckchen zu den . . . Terminalampullen um. Die Ampullen sind bei *Lepisma* sackförmig und weit, dauernd mit einem Lumen versehen. Im männlichen Geschlechte gelangen die Endampullen bei der Reduktion des zehnten Abdominalsternites während der Embryonalzeit in das neunte Segment hinein, an dessen Hinterrande sie der Hypodermis anliegen. Man erkennt, daß im männlichen Geschlechte die Genitalgänge in annähernd geradem Verlaufe bis zum Hinterende des achten Abdominalsegmentes sich erstrecken, dann wenden sie sich medialwärts, konvergieren und gehen in die großen Endampullen über. Letztere sind übrigens an Totopräparaten nicht sehr deutlich, weil sie zum Teil von Hypodermiswucherungen überdeckt werden. Erst Schnittserien geben hierüber genauere Auskunft. Beim Weibchen kann man sich leichter davon überzeugen, daß die Oviducte unmittelbar in die keulenförmig gestalteten Endampullen übergehen. Ein Lumen ist in diesen Stadien lediglich in den Ampullen sichtbar. Die Geschlechtsgänge bestehen in beiden Geschlechtern noch aus dicht aneinander gereihten Zellen“.

„Die Frage ob rudimentäre Geschlechtsgänge auch bei *Lepisma* zur Entwicklung kommen, habe ich leider nicht entscheiden können. Man bemerkt beim Weibchen im achten und neunten Segmente kurzellige Stränge, die sich in ähnlicher Weise wie die Oviducte an den Hinterrand der Bauchplatten anheften. Mit den Oviducten stehen diese Stränge . . . nicht im Zusammenhang. Ob sie als rudimentäre Genitalgänge aufzufassen sind, lasse ich dahingestellt. Sobald die Terminalampullen des Männchens an das Hinterende des neunten Abdominalsegmentes gelangt sind, senkt sich zwischen sie eine mediane Haut-

wucherung ein. Die einwuchernden Ektodermzellen umfassen die beiden Ampullen von der ventralen und medialen Seite. Sie sind es, die, wie oben erwähnt, während der Larvenstadien die Endstücke der Vasa deferentia teilweise überdecken und damit bei einer Betrachtung von der Ventralseite her undeutlich machen. Durch die Einwanderung von Hypodermiszellen entsteht schließlich zwischen und hinter den beiden Ampullen eine kleine ektodermale Einstülpung. Diese letztere entspricht dem Ductus ejaculatorius. Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, daß bei *Lepisma* die Anlage des ektodermalen Endabschnittes der Leitungswege von Anfang an eine unpaare, mediane ist“. Soviel finden wir bei Heymons, was die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Lepisma* betrifft, wobei hier vor allem diejenigen Vorgänge angeführt wurden, die noch während der Embryogenese der genannten Thysanure stattfinden.

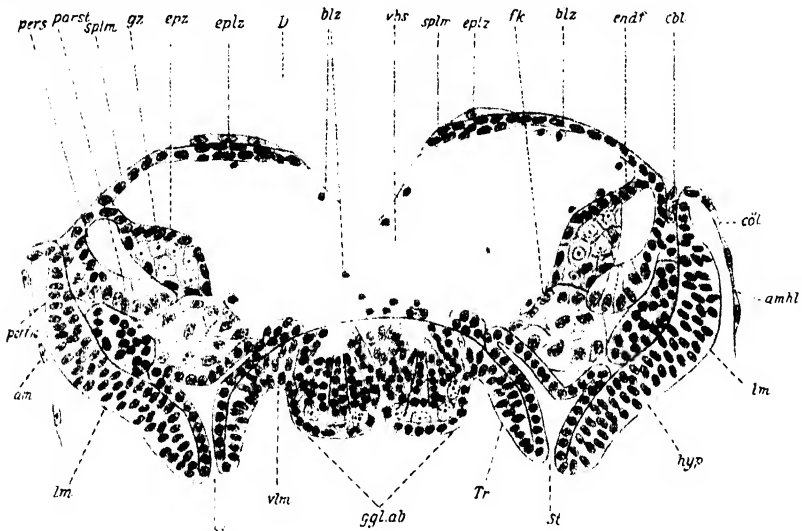


Fig. 139.

Forficula, Querschnitt durch die Abdominalregion eines Keimstreifens. *pers* Pericardialseptum; *parst* paracardialer Zellenstrang; *splm* splanchnisches Mesoderm; *gz* Geschlechtszellen; *epz* Gonadenepithel; *eplz* Mitteldarmepithel; *D* Dotter; *blz* Blutzellen; *vbs* ventraler Blutsinus; *fk* Fettkörper; *endf* Endfadenplatte; *cbl* Cardioblasten; *cöl* Cölon; *amhl* Amnionhöhle; *lm* laterale Längsmuskeln; *hyp* Hypoderm; *St* Stigma; *Tr* Trachee; *ggl ab* Abdominalganglion; *vlm* ventrale Längsmuskeln; *am* Amnion; *perfk* pericardiales Fettkörpergewebe (nach Heymons).

Wir wenden uns nun den Pterygoten zu und wollen hier die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei einer verhältnismäßig primitiven Form kennen lernen, die in bezug auf die genannten Vorgänge ganz besonders genau seitens Heymons untersucht wurde, nämlich bei *Forficula*. Die Hauptmasse der von hinten nach vorn wandernden Geschlechtszellen gelangt bei diesem Insekte in die Somiten des neunten und achten Abdominalsegmentes, während einige wenige schon in das Mesoderm des zehnten Abdominalsegmentes einwandern. Alle Geschlechtszellen dringen hier in das viszerale Mesodermblatt hinein und nehmen hier in dem leistenförmigen Gebilde, welches wir schon vorher als Geschlechtsleiste kennen lernten, Platz. Im Bereiche dieser Geschlechtsleiste treten sie während der weiteren Entwicklung eine

Wanderung nach vorn an, so daß sie schließlich in den Somiten des dritten bis siebenten Abdominalsegmentes anzutreffen sind. Fig. 139, die uns einen Querschnitt durch einen älteren *Forficula*-Keimstreifen darstellt, gibt uns einen näheren Aufschluß über die Lage der Geschlechtszellen in der Geschlechtsleiste und über die topographische Beziehung der letzteren zu den Zellelementen der ersteren. Während in den jüngeren Entwicklungsstadien die Geschlechtsleiste im Querschnitte als ein verhältnismäßig schmaler Zellenstrang erscheint, besitzt sie auf der angeführten Figur die Form einer Keule (*gz*), deren dickeres Ende gegen die Ventralseite des Keimstreifens gerichtet ist. Diese keulenartige Auftreibung wurde eben durch die Einwanderung der Geschlechtszellen in die Geschlechtsleiste verursacht, indem letztere sich in ihrem ventralen Teile ansammelten und ihren dorsalen Abschnitt frei ließen. Die Geschlechtszellen, deren Grenzen etwas verschwommen sind und die sich von den Mesodermzellen durch ihre helleren Kerne unterscheiden, liegen alle im Zentrum der Geschlechtsleiste, während die dunkleren Mesodermzellen sie von außen epithelartig begrenzen. Der keulenförmig erweiterte Abschnitt der Geschlechtsleiste ist somit als die junge Gonade zu betrachten, die aus zwei Zellarten zusammengesetzt ist: aus den central gelegenen Geschlechtszellen und aus der äußeren mesodermalen Bekleidung, die uns das Epithel der Geschlechtsdrüse darstellt. Der dorsale Teil der Geschlechtsleiste hat indessen sein früheres Aussehen behalten, und er geht nach vorn in die Geschlechtsleiste der drei Thoracal- und des ersten und zweiten Abdominalsegmentes über, aus welchen sich zusammen das Aufhängeband der Geschlechtsdrüse, die Endfadenplatte Heymons', entwickelt. Nach hinten dagegen, über das achte bis zum zehnten Abdominalsegment, schließt der dorsale Teil der Geschlechtsleiste, unter welchem die Geschlechtsdrüse zu liegen kommt, an die Geschlechtsleiste der zuletzt genannten Körpersegmente an, aus welcher sich die Ausführungsgänge der Gonade, nämlich die Oviducte beim Weibchen und die Vas deferens beim Männchen, entwickeln.

Bei den Orthopteren verläuft die Entwicklung der Geschlechtsdrüse, nach den Angaben Heymons', ähnlich wie bei *Forficula*. Bei *Gryllus* wandern die Geschlechtszellen in die Somiten des zweiten und dritten Abdominalsegmentes ein, und hier kommt es zur Anlage der Gonade, die von außen eine mesodermale Bekleidung besitzt und nach vorn in die aus dem visceralen Mesoderm entstandene Endfadenplatte übergeht. Bei *Periplaneta* werden die Geschlechtszellen im zweiten bis siebenten Abdominalsegmente angehäuft, wonach es zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen kommt.

Zu Ende dieses Abschnittes müssen wir noch eingehender die Genese der Ausführungsgänge (Oviducte, Vas deferens) bei den Pterygoten besprechen: In dieser Frage folgen wir auch den Angaben Heymons', der bei *Forficula* und den Orthopteren diese Vorgänge verfolgt hat und zu gewissen Schlüssen gelangt ist, die uns vom vergleichend-morphologischen Standpunkte interessant erscheinen. Sowohl bei den männlichen wie auch bei den weiblichen Embryonen von *Forficula* reichen die mesodermalen Abschnitte der Ausführungsgänge, die aus dem visceralen Mesodermblatte ihren Ursprung nehmen, bis ins zehnte Abdominalsegment, wo sie an ihren Enden in eine bläschenartige, blind geschlossene Erweiterung auslaufen. Dieses bläschenartige Ende

stellt uns den ventralen Teil des hier bis in die rudimentären Beinanlagen hineinreichenden Cölomsäckchens dar, welcher erhalten blieb und sich in die Terminalampulle umwandelte. Letztere haben zur Zeit, in welcher es zur Entwicklung der Ausführungsgänge gekommen ist, vorübergehend ihr Lumen verloren, indem sich ihre Wände aneinander legten, um es hernach durch das Auseinanderweichen ihrer Wände von neuem zu gewinnen. Auf die geschilderte Weise vollzieht sich eben die Entwicklung der mesodermalen Abschnitte der Ausführungsgänge beim Männchen, die uns hier die Vasa deferentia darstellen, während wir bei den weiblichen Embryonen komplizierteren Verhältnissen begegnen, die eine besondere Beachtung verdienen: In diesem Ge-

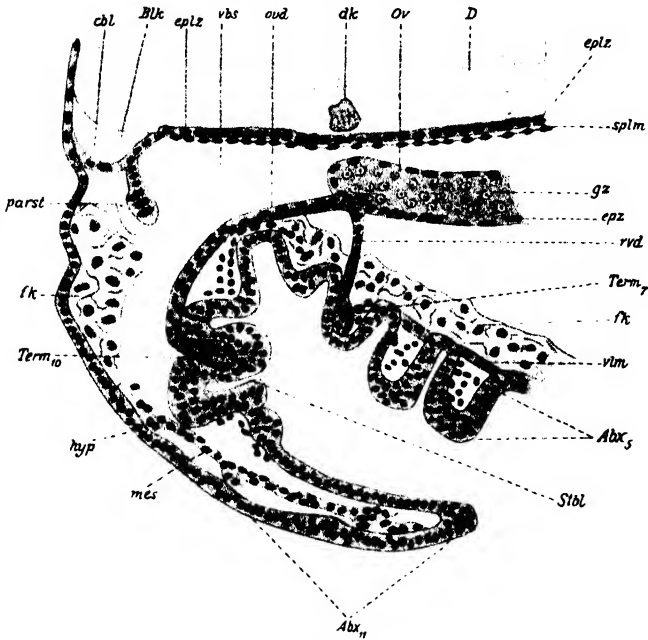


Fig. 140.

Forficula, Fragment von einem Parasagittalschnitte durch einen weiblichen Keimstreifen; sein Hinterende. *cbl* Cardioblasten; *Blk* Blutlakune; *eplz* Mitteldarm-epithel; *vbs* Epineuralsinus; *ovd* Oviduct; *dk* Dotterkern; *Ov* Ovarium; *D* Dotter; *splm* splanchnisches Mesoderm; *gz* Geschlechtszellen; *Term_{7, 10}* Terminalampulle des 7. u. 10. Abdominalsegmentes; *fk* Fettkörper; *vlm* ventrale Längsmuskeln; *Abx₅*, *Abx₁₁* Abdominalsegment 5., 11.; *Stbl* Stinkblase; *mes* Mesoderm; *hyp* Hypoderm; *parst* paracardialer Zellenstrang (nach Heymons).

schlechte kommt es nämlich zur Entwicklung nicht eines (wie beim Männchen), sondern zweier Paare Terminalampullen; das eine liegt, wie beim Männchen, im zehnten Abdominalsegmente und steht mittels der Oviducte mit der Gonade in Verbindung, während das zweite, welches ebenfalls aus den ventralen Abschnitten der Cölomsäckchen entsteht, dem siebenten Abdominalsegmente angehört und mit dem Ovarium auch mittels eines Zellenstranges im Zusammenhange steht; Fig. 140, die uns das Hinterende eines Embryos von *Forficula* in einem parasagittalen Schnitte darstellt, gibt uns über das zuletzt Gesagte einen näheren Aufschluß: Wir sehen wie aus dem hinteren Ende des jugendlichen Ovariums (*gz*) zwei Zellenstränge abgehen, von

denen der eine dicker erscheint (*ovd*) und im zehnten Abdominal-segmente mit der vorher genannten Terminalampulle (*Term*₁₀) endet, während der zweite (*rvd*), welcher dem ersteren an Dicke nachsteht, gerade, ventralwärts sich in das siebente Abdominalsegment dahinzieht und hier ebenfalls mit einer Terminalampulle (*Term*₇) endet. Der dickere bis ins zehnte Abdominalsegment reichende Zellenstrang, welcher dem Vas deferens bei den männlichen Embryonen gleichwertig ist, stellt uns mitsamt der ihm zugehörenden Terminalampulle den eigentlichen Oviduct dar, während der schwächere Zellenstrang mitsamt seiner Terminalampulle ein transitorisches Organ ist, welches noch während der Embryogenese rückgebildet wird und als ein rudimentärer Ausführungsgang zu betrachten ist. Ähnlich wie bei *Forficula* konnten Heymons und Wheeler auch bei den Orthopteren rudimentäre Ausführungsgänge und Terminalampullen feststellen. Bei den weiblichen Embryonen von *Gryllus* endet der Oviduct mit einer Terminalampulle, die im siebenten Abdominalsegmente gelegen ist, während bei den männlichen das Vas deferens in eine im zehnten Abdominalsegmente gelagerte Terminalampulle ausläuft, wobei die Genese dieser Organe sowohl bei *Gryllus* wie auch bei anderen Orthopteren vollkommen derjenigen bei *Forficula* entspricht. Nun kommt es aber bei *Gryllus* nicht nur in einem, sondern in den Embryonen beider Geschlechter noch zur Entwicklung transitorischer Ausführungsgänge und Terminalampullen: Nämlich beim Weibchen wird im zehnten Abdominalsegmente ein Paar rudimentärer Terminalampullen angelegt, während beim Männchen im siebenten Abdominalsegmente ein Paar transitorischer Terminalampullen und zwei einerseits mit den letzteren, andererseits mit den Vasa deferentia zusammenhängende Ausführungsgänge zur Entwicklung gelangen. Bei den weiblichen Embryonen von *Periplaneta* liegen die Verhältnisse, nach Heymons, so wie bei den weiblichen Embryonen von *Gryllus*, während die männlichen Embryonen der ersteren in dieser Beziehung ziemlich eigenartig und interessant erscheinen: Es wird hier nämlich an den hinteren Enden je eines Testes ein Ausführungsgang angelegt, der nach hinten verläuft und im siebenten Abdominalsegmente mit einer Terminalampulle endet; gleichzeitig damit kommt es auch im 10. Abdominalsegmente zur Entwicklung eines Paares von Terminalampullen, die nach vorn über das neunte und achte Abdominalsegment je in einen Ausführungsgang auslaufen, welcher aber mit dem vorher genannten und im siebenten Abdominalsegmente endenden einsteilen noch nicht zusammenhängt und an sich, jeder von ihnen, zwei Anschwellungen aufweist, die als kleine Terminalampullen des neunten und achten Abdominalsegmentes zu betrachten wären. Erst hernach vereinigt sich zu jeder Seite des Embryos der zuletzt genannte Ausführungsgang mit demjenigen, der im siebenten Abdominalsegmente endet, indem das Vorderende des ersteren mit dem letzteren oberhalb der im siebenten Abdominalsegmente gelegenen Terminalampulle verwächst. Während der weiteren Entwicklung unterliegen die Terminalampullen im siebenten Abdominalsegmente einer Rückbildung, und es bleiben nach ihnen eine gewisse Zeit nur äußerst feine Zellenstränge erhalten, die zuletzt auch vollkommen involviert werden. Die zu jeder Seite des Embryos verwachsenen Ausführungsgänge machen dagegen zusammen das Vas deferens aus, welches in die permanente, im zehnten Abdominalsegmente gelegene Terminalampulle

ausläuft. Ähnlich, wie bei *Periplaneta* gestalten sich die Verhältnisse, was die Anlage der definitiven und transitorischen Ausführungsgänge anbelangt, auch bei *Phyllodromia* (nach Heymons), während bei *Xiphidium*, nach den Angaben Wheeler's, in den männlichen Embryonen nur das definitive Vas deferens angelegt wird, welches im zehnten Abdominalsegment mit einer Terminalampulle endet, in den weiblichen dagegen außer dem definitiven Oviduct, welcher in eine im siebenten Abdominalsegmente gelegene Terminalampulle übergeht, auch noch im zehnten Abdominalsegment rudimentäre Terminalampullen zur Entwicklung gelangen läßt. Um schließlich auf die Entwicklung der ektodermalen Abschnitte der geschlechtlichen Ausführungsgänge hinzuweisen, so muß betont werden, daß in dieser Beziehung im allgemeinen eine Übereinstimmung zwischen den Apterygoten und Pterygoten festzustellen ist; ähnlich wie bei *Isotoma* entstehen auch hier diese Abschnitte meistens als eine unpaare ektodermale Einstülpung, in die die Terminalampullen der Oviducte und der Vasa deferentia hernach einmünden. Bei *Forficula* wird die genannte Einstülpung in beiden Geschlechtern ventral und median im neunten Abdominalsegmente angelegt, und da zu Ende der Embryonalentwicklung die mesodermalen Ausführungsgänge etwas nach vorn zurückgezogen werden, so kommen ihre Terminalampullen schließlich auf der Höhe des neunten Abdominalsegmentes zu beiden Seiten der ektodermalen Einstülpungen zu liegen, ohne daß damit ihre Lumina, die bei *Forficula* vorübergehend obliterieren, noch während der Embryogenese mit der unpaaren Einstülpung in Verbindung treten würden. Ähnlich wie bei *Forficula* in beiden Geschlechtern, kommt es auch bei den männlichen Embryonen von *Gryllus* (nach Heymons) noch während der Embryogenese zur Anlage einer unpaaren ektodermalen Einstülpung, die ventral und median am hinteren Rande des neunten Abdominalsegmentes erscheint, und da die Terminalampullen in älteren Stadien (wie bei *Forficula*) etwas nach vorn verlagert werden, kommen sie schließlich zu beiden Seiten der genannten Einstülpung zu liegen. Bei den Weibchen von *Gryllus* liegen die Verhältnisse dagegen insofern anders, als frisch geschlüpfte Jungtiere noch vollkommen des ektodermalen Abschnittes der geschlechtlichen Ausführungsgänge entbehren und die blind geschlossenen Terminalampullen bloß dem Hautepithel im siebenten Abdominalsegmente anliegen. Dieses Stadium, welchem wir bei den meisten Insekten als etwas Vorübergehenden begegnen, bleibt nach den vergleichend-anatomischen Untersuchungen Palmer's zeitlebens bei den Ephemeriden erhalten; bei diesen Insekten kommt es nämlich überhaupt niemals zur Anlage eines unpaaren ektodermalen Ausführungsganges, sondern die mesodermalen Ausführungsgänge münden hier gesondert an der Oberfläche des Hautepithels nach außen aus.

Nachdem wir in den vorangehenden Zeilen der Tatsache begegneten, daß bei den Pterygoten überzählige und vorübergehende mesodermale Ausführungsgänge angelegt werden, so könnte, wie gewöhnlich in solchen Fällen, gefragt werden, welcher morphologische Wert diesen Einrichtungen zukommt und welches Licht sie auf die Vergangenheit und die Genese der Insekten werfen. Auf diese Frage haben Heymons (1890) und Wheeler (1893) eine Antwort zu geben versucht, und obwohl sie bei jedem von ihnen in zwei Richtungen abgegeben wurde, so ist hernach Heymons einer von den Deutungen Wheeler's bei-

getreten, wodurch eine Einigung der Anschauungen erzielt wurde. Heymons war zuerst der Meinung, daß die genannten Einrichtungen darauf hinweisen, daß wir bei den Ortho- und Dermapteren mit einem rudimentären Hermaphroditismus zu tun haben. Zu dieser Auffassung gab ihm zunächst vor allem Veranlassung die Tatsache, daß beim männlichen Embryo von *Phyllodromia*, dessen Gonaden einen deutlichen Hang zum Hermaphroditismus aufweisen, neben dem Vas deferens, welches in das zehnte Abdominalsegment hineinreicht, noch ein accessorischer Ausführungsgang angelegt wird, welcher ähnlich wie der Oviduct des weiblichen Embryos im siebenten Abdominalsegmente mit einer Terminalampulle endet. Da nun dieser accessorische Ausführungsgang topographisch mit dem Oviduct übereinstimmt und da andererseits beim weiblichen Embryo im zehnten Abdominalsegment vorübergehend eine Terminalampulle angelegt wird, die wiederum derjenigen des Vas deferens örtlich entspricht, so lag vor allem die Annahme nahe, den accessorischen Ausführungsgang des männlichen Embryos als einen rudimentären Oviduct und die Terminalampulle des weiblichen Embryos in seinem zehnten Abdominalsegmente als ein Rudimentum des Vas deferens zu betrachten. Nachdem Wheeler bei den weiblichen Embryonen von *Xiphidium* im zehnten Abdominalsegmente auch eine rudimentäre Terminalampulle aufgefunden hat, die ihrer Lage nach der Terminalampulle des Vas deferens bei den männlichen Embryonen derselben Art entspricht, hat er sich der genannten Annahme Heymons' angeschlossen und die transitorischen Ausführungsgänge als einen transitorischen, rudimentären Hermaphroditismus angesprochen, welcher darauf hindeuten würde, daß die Insekten von hermaphroditischen Vorfahren herstammen. Nach dieser Anschauung würde also das Vas deferens ursprünglich im zehnten resp. neunten, der Oviduct dagegen im siebenten Abdominalsegmente ausgemündet haben, womit übrigens die bei den Blattiden, Locustiden und Grylliden herrschenden Verhältnisse gut übereinstimmen; denn hier, wie auch bei den Ephemeridenmännchen, enden die Vasa im neunten, die Oviducte dagegen, was auch nach Bessels und Jackson für die Lepidopterenraupen zutrifft, im siebenten Abdominalsegmente. Diese ganze Annahme trifft aber auf bedeutende Schwierigkeiten, wenn wir die bei anderen Pterygoten (Dermapteren, Coleopteren) herrschenden Verhältnisse in Erwägung ziehen: Wir wissen wohl aus den vorangehenden Zeilen, daß bei den *Forficula*-Embryonen sowohl die Vasa wie auch die Oviducte bis ins zehnte (neunte) Abdominalsegment reichen und daß bei den weiblichen Embryonen der genannten Insektenform daneben noch accessorische Ausführungsgänge angelegt werden, die in das siebente Abdominalsegment eindringen. Wollten wir nun an der Theorie von dem rudimentären Hermaphroditismus bei den Insekten festhalten, so müßten wir annehmen, daß bei dem *Forficula*-Weibchen der primäre Oviduct sich in ein transitorisches, rudimentäres Organ umwandelte, während das in diesem Geschlechte primär rudimentäre Vas deferens sich in ein permanentes Organ umbildete und gleichzeitig damit von einem Vas deferens zu einem Oviducte wurde. Solche Deutungen, worauf Heymons hinweist, entbehren aber einseitigen einer faktischen Basis, und obwohl die Theorie von dem Hermaphroditismus der Insektenvorfahren so manches Bestechende für sich hat, so läßt sie sich auf Grund unserer bisherigen, ziemlich geringen Kennt-

nisse nicht durch ein genügend überzeugendes Tatsachenmaterial stützen.

Die Frage nach der Bedeutung der rudimentären Ausführungswege bei den Insekten trachtete nun Wheeler noch auf eine andere Weise zu beleuchten, die auch Heymons zutreffender erscheint. Er weist nämlich darauf hin, daß die Terminalampullen der Insekten aus denselben Teilen der Cölomsäckchen ihren Ursprung nehmen, aus welchen sich bei *Peripatus capensis* (nach Sedgwick) die Nephridien entwickeln, weswegen sie den letzteren, wie auch den Nephridien der Anneliden gleichzustellen wären, wobei nur ihre Funktion sich während der phyletischen Entwicklung der Insekten von einer exkretorischen in eine der Ausführung der Geschlechtsprodukte dienende verwandelt haben würde. Obwohl nun Heymons demgegenüber hervorhebt, daß die an den amerikanischen *Peripatus*-Arten seitens Kennel angestellten embryologischen Untersuchungen sich nicht gut mit der gezogenen Homologie vereinigen lassen, so weist er dennoch darauf hin, daß die Vasa und die Oviducte der Insekten möglicherweise aus einer Verschmelzung der Ampullen entstanden sind, die, als ungewandelte Nephridien betrachtet, primär in jedem Abdominalsegment angelegt wurden und in jedem von ihnen nach außen ausmündeten, um erst hernach in den meisten Abdominalsegmenten vollkommen zu verschwinden und nur in manchen von ihnen (siebenten und zehnten Abdominalsegment) sich als rudimentäre Organe zu erhalten. Daß die Ausführungsgänge der Insekten auf diese Weise entstehen konnten, dafür sprechen, nach Heymons, folgende Tatsachen: Bei den männlichen Embryonen von *Periplaneta* werden neben den definitiven Terminalampullen im zehnten und neben den transitorischen im siebenten Abdominalsegmente, die auch bei anderen Insekten vorkommen, noch in den Segmenten, die zwischen diesen zwei genannten gelegen sind, äußerst kleine Terminalampullen angelegt, die kurz nach ihrem Erscheinen in das Vas deferens einbezogen werden und an seinem Aufbau beteiligt sind. Bei den Embryonen von *Gryllus* läßt sich folgendes beobachten: „Wenn die Geschlechtsdrüsen und die Ausführungsgänge bei der Umwachsung des Dotters nach der Dorsalseite emporrücken, so sieht man besonders deutlich an Querschnitten, daß Segment für Segment feine Verbindungsstränge zur Ventralseite ziehen. Die letzteren bestehen aus wenigen lang ausgezogenen Zellen, sie gehen dorsal unmittelbar in die Zellen des Ausführungsganges über, ventral verlieren sie sich, ohne anscheinend die Hypodermis ganz zu erreichen. . . Diese . . . zarten Verbindungsstränge bilden sich bald wieder zurück . . . Es ist nicht undenkbar, sagt Heymons, daß die in den . . . Segmenten vorhandenen Verbindungsstränge ursprünglich ebenfalls zu Terminalampullen geführt haben, womit denn eine segmentale Anordnung des ganzen Ausführungsapparates gegeben sein würde“. Diese Tatsachen sprechen nun nach Heymons dafür, daß die Terminalampullen bei den Insektenvorfahren in größerer Anzahl segmental angeordnet angelegt wurden, was mitsamt der Übereinstimmung in der Genese, die zwischen ihnen und den Nephridien der Protracheaten und Anneliden herrscht, ganz bedeutend die Anschauung von der Homologie dieser beiden Organarten stützt. Für diese Anschauung meint Heymons eine Stütze auch noch darin zu erblicken, daß schon bei manchen Anneliden (z. B. bei *Lanice* nach E. Meyer) die Nephridien eine Tendenz haben, ähnlich wie dies die

Terminalampullen bei manchen Insekten tun, sich zusammen zu langen Nephridialgängen zu vereinigen, die ihre segmentalen Ausführungsgänge (wie im vorderen Thoracalraum von *Lanice*) verlieren und nur mittels einer einzigen Mündung, wie die geschlechtlichen Ausführungsgänge der Insekten, mit der Außenwelt in Verbindung stehen.

VII. Nutritive Einrichtungen des Insektenembryos.

In diesem Kapitel wollen wir auf die Einrichtungen hinweisen, welche der Ernährung des Insektenembryos dienen, inwiefern sich dieser im Muttertiere entwickelt oder seine Entwicklung parasitär im Wirtstiere durchmacht.

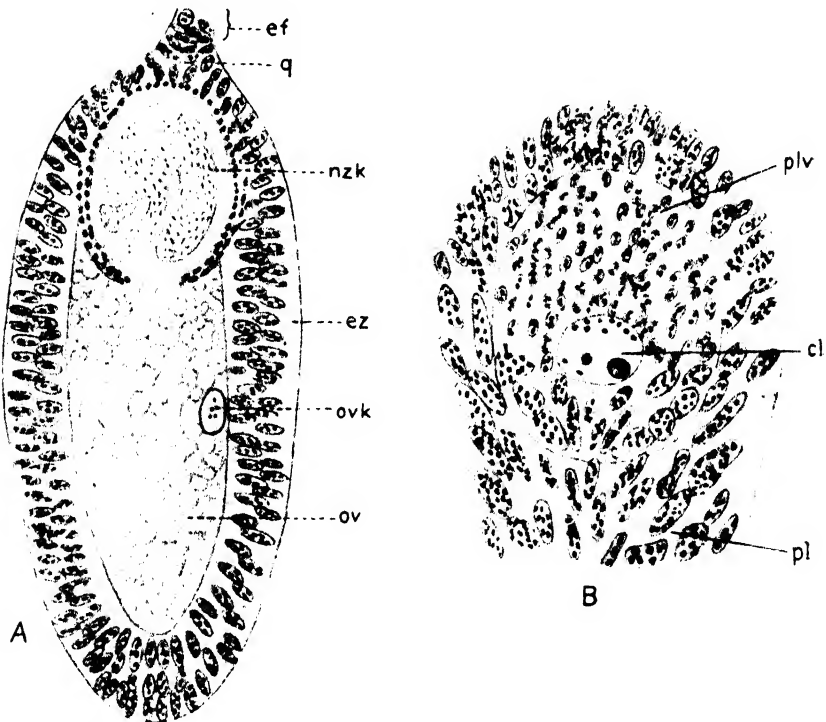


Fig. 141.

Hemimerus. A Schnitt durch einen reifen Eifollikel; B Schnitt durch die vordere Placentarmasse und das Corpus luteum; ef Endfaden; nzk Nährzellenkern; ez Follikel-epithel; ov Eizelle; plv vordere Placentarmasse; cl Corpus luteum; pl mütterliche Placenta (nach Heymons).

Bei den viviparen Insekten kommt es äußerst selten zur Ausbildung nutritiver Einrichtungen, die einen komplizierteren Bau erreichen würden. In dieser Hinsicht begegnen wir einer gewissen Ausnahme bei einer Dermaptäre, *Hemimerus talpoides*, die als Ektoparasit auf der afrikanischen Hamsterratte (*Cricetomys*) lebt und deren Entwicklung uns aus einer Arbeit Heymons' bekannt ist. Ohne hier auf den Bau des Ovariums einzugehen, worüber in einem anderen Teile dieses Handbuches gehandelt wird, fassen wir sogleich den Eifollikel ins Auge, in welchem die ausgewachsene Eizelle zu liegen

kommt. Fig. 141 A stellt uns eben einen Längsschnitt durch einen solchen Eifollikel dar: Wir sehen, daß in seinem Inneren zwei große Zellen gelegen sind, von denen die eine, die am Vorderende des Eifollikels Platz nimmt, an welches die Endkammer anschließt, die Nährzelle ist, die ähnlich wie bei anderen Dermapteren (*Forficula*) in Einzahl auftritt, während der hintere größere Teil der Follikelkammer durch die Eizelle eingenommen wird. Die Follikelkammer ist zu dieser Zeit gegen die Endkammer und den kurzen Ausführungsgang (Pedunculus), der in den Oviduct einmündet, durch Zellen des Follikel-epithels dicht abgeschlossen, und ihre Wand ist aus einem einschichtigen Zylinderepithel aufgebaut. Die Nährzelle hat hier eine ovale Form und enthält einen gelappten Kern (*nzlk*); von außen umgibt sie unmittelbar eine zweischichtige Zellenlamelle, die von dem Follikel-epithel stammt und nach hinten gegen die Eizelle offen steht, während wir in der Eizelle (*ov*), deren Plasma einen schaumigen Bau aufweist, den verhältnismäßig kleinen, chromatinarmen, excentrisch gelegenen Kern (*ovk*) bemerken. Während der Furchung unterliegt nun das Follikel-epithel weitgehenden Änderungen, die ihm das folgende Aussehen verleihen: Aus einem einschichtigen wird es in ein mehrschichtiges umgewandelt und wuchert hauptsächlich stark am vorderen und hinteren Ende des Eifollikels; dadurch entstehen in diesen Regionen des Eifollikels ziemlich mächtige Zellenmassen von rundlicher Gestalt, die gegen das Innere des Eifollikels vorragen. Fig. 141 B stellt uns ein Fragment von einem Längsschnitte durch den Eifollikel

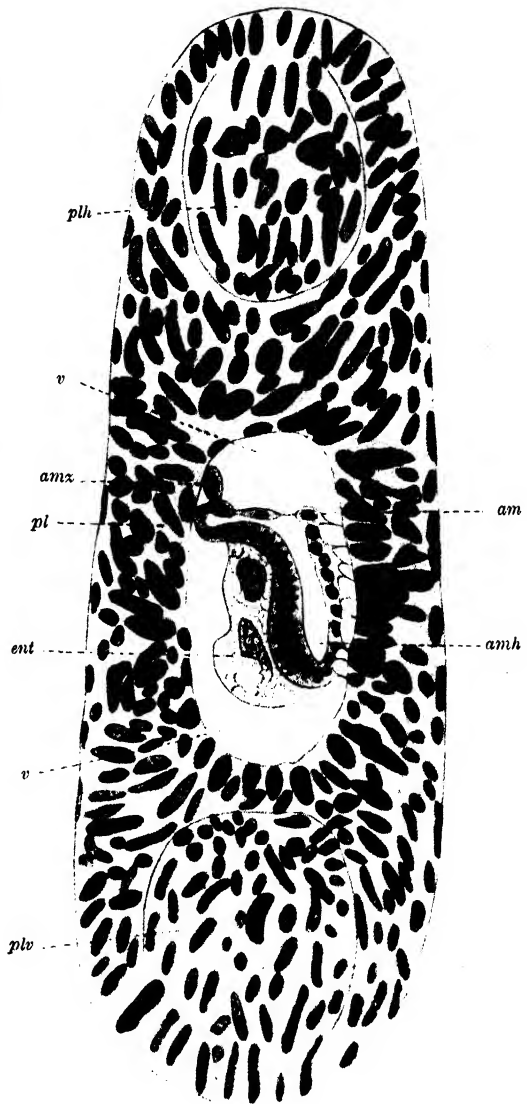


Fig. 142.

Hemimerus, Schnitt durch ein Embryonal-follikel mit einschichtigem Keim und Amnion; *plv* vordere, *plh* hintere Placentarmasse; *v* Placentarhöhle; *pl* mütterliche Placenta; *ent* Dotterzellen; *am* Amnion; *amh* Amnionhöhle (nach Heymons).

dar, an welchem wahrzunehmen ist, daß sein Epithel sich aus einem einschichtigen in ein mehrschichtiges (*pl*) umgewandelt hat und an welchem auch die vordere Zellenmasse zu sehen ist; letztere (*plv*) setzt sich ziemlich deutlich auf diesem Stadium von dem übrigen Follikel-epithel ab, beherbergt in sich eine große Zahl kleiner Zellkerne, die nur in ihrer hinteren Partie denjenigen des übrigen Follikel-epithels gleichen, besitzt eine annähernd kugelige Gestalt und enthält in sich einen ovalen Körper (*cl*), der uns die degenerierte Nährzelle darstellt und seitens Heymons als Corpus luteum bezeichnet wird. Aus diesen Verhältnissen ergibt es sich nun, daß zu Beginn der Eifurchung die nutritive Funktion der Nährzelle ihr Ende nimmt und sie in dieser Hinsicht durch das mächtig entwickelte Follikel-epithel ersetzt wird, welchem, seiner Rolle wegen, Heymons den Namen einer Follikular-placenta beilegt. Fig. 142, die uns einen Längsschnitt durch einen älteren Eifollikel darstellt, gibt uns einen näheren Aufschluß über die Beziehung dieser Follikelplacenta zum Embryo: Wir sehen hier, daß die Follikularplacenta (*pl*) eine bedeutende Dicke aufweist und deutlich mehrschichtigerscheint; vorn und hinten bemerken wir die rundlichen Zellenmassen, die jetzt als vordere (*plv*) und hintere Placentarmasse (*plh*) zu bezeichnen sind; da der Schnitt nicht streng sagittal verläuft, ist hier in der vorderen Placentarmasse kein Corpus luteum (welches bis zum Ende der Embryonalentwicklung erhalten bleibt) zu sehen; der ganze Placentarsack begrenzt eine Höhle, die Placentarhöhle (*v*), die mit Nährstoffen erfüllt ist und den jungen Embryo beherbergt. Dieser besteht aus dem Keimstreifen, der aus Zylinderzellen zusammengesetzt ist und dessen Rand in das Amnion (*am*) übergeht, während zwischen beiden die Amnionhöhle (*amh*) zu liegen kommt; dorsal liegen dem Keimstreifen einige großkernige Trophocyten (*ent*) auf, die den Dotterzellen anderer Insekten in bezug auf ihren morphologischen Wert gleichzustellen sind. Was uns in diesem Bilde auffällt, das ist das Aussehen des Amnions, welches nicht wie bei anderen Insekten aus platten, sondern aus ziemlich großen saftigen Zellen besteht, die Ausläufer an die Follikularplacenta entsenden, was für den Embryo höchstwahrscheinlich von nutritiver Bedeutung ist. Neben den Amnionzellen sind aber auch gewiß die Trophocyten an der Ernährung des Embryos beteiligt, die aus der Placentahöhle Nährstoffe in ihr schwammiges Plasma aufnehmen und auf diese Weise zur Förderung der Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge des Keimstreifens beitragen. Während bei den oviparen Insekten das Follikel-epithel die Aufgabe hat, das Chorion um die Eizelle zu bilden, bleibt diese Funktion, die bei der Ernährung des Embryos von *Hemimerus* nur störend einwirken würde, vollkommen aus, und ein Chorion ist weder an der inneren Fläche des Eifollikels, noch an der inneren Fläche der Follikularplacenta in den älteren Entwicklungsstadien zu finden, welche Gebilde hier ihre primäre Funktion verloren haben und sich ausschließlich an die Ernährung des Embryos angepaßt haben.

Während der weiteren Entwicklung lassen sich am Embryo folgende wichtige Änderungen wahrnehmen, Fig. 143 A: An der Grenze zwischen dem Keimstreifen und dem Amnion, sowohl am vorderen (*ant*) wie am hinteren (*h*) Ende des ersteren, wie auch in anderen Regionen des Amnions (*am*) lösen sich nach außen von der Amnionhöhle Zellen (*ser*) ab, die sich zu einer Lamelle aneinanderschließen und den Anfang einem einstweilen noch dünnwandigen Sacke geben, hernach

den ganzen Embryo umgeben und seitens Heymons als Serosa bezeichnet werden. Auf Fig. 143 B haben wir diesen Serosasack (im Sagittalschnitte) schon fertig vor uns; er (*ser*) erscheint an den meisten Stellen als eine einschichtige Zellenlamelle, die sich ziemlich lose an die Follikularplacenta (*pl*) und das Amnion anheftet, und nur in der Nähe der vorderen Placentarmasse (*plv*) und an der Stelle, wo die Throphocyten (*ent*) aus dem dorsal gekrümmten Embryo nach außen hinausragen, finden wir ihn mehrschichtig. Mit seinem Erscheinen unterliegt die Follikularplacenta einer weitgehenden Involution, die sich durch eine Degeneration (*deg*) ihrer Zellkerne wie auch durch

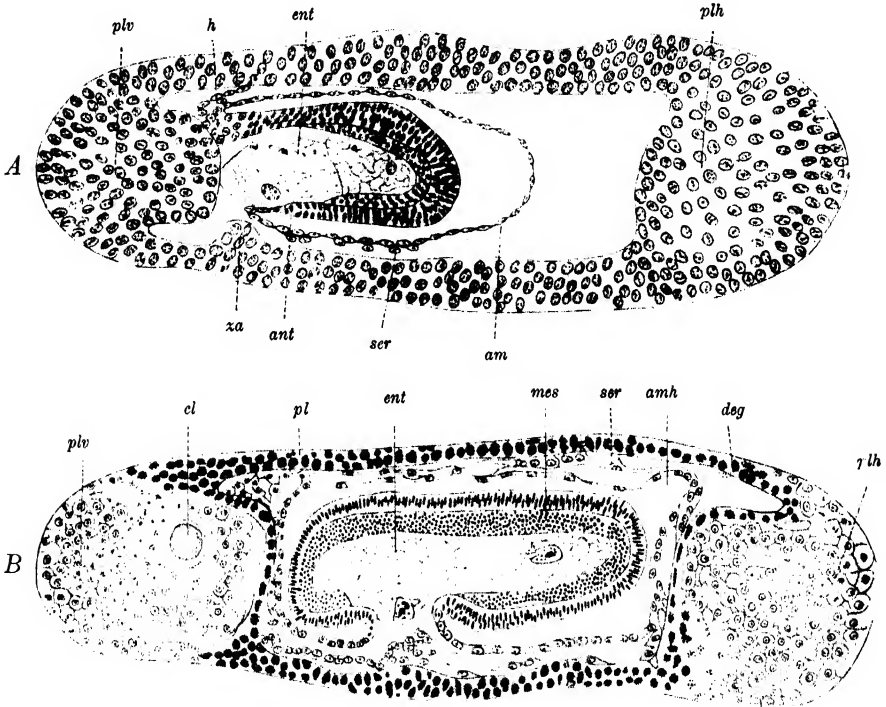


Fig. 143.

Hemimerus. A Längsschnitt durch einen Embryonalfollikel. Die Serosa spaltet sich vom Amnion ab. B Längsschnitt durch einen Embryonalfollikel; Entwicklung der Fötalplacenta; *plv* vordere; *plh* hintere Placentarmasse; *h* Hinterende des Keimstreifens; *ent* Dotterzellen; *ant* Vorderende des Keimstreifens; *ser* Serosa; *am* Amnion; *cl* Corpus luteum; *pl* mütterliche Placenta; *mes* unteres Blatt; *amh* Amnionhöhle; *deg* degenerierende Zellen der mütterlichen Placenta (nach Heymons).

die Abnahme ihrer Dicke kundgibt, was zunächst vor allem die mittleren Partien des Placentarsackes, weniger dagegen die polaren Placentarmassen betrifft. Auf der zuletzt genannten Figur sind die beiden Placentarmassen (*plv*, *plh*) zu sehen, die noch ihre frühere Größe behalten haben, wobei die vordere in sich das Corpus luteum (*cl*) einschließt. Während der weiteren Entwicklung unterliegt der Hemimerus-Embryo ähnlich wie diejenigen anderer Insektenarten einer Umrollung, die hier ohne Einreißen der Embryonalhüllen von dannen geht und während welcher die letzteren sich zu ansehnlichen Ernährungsorganen umbilden. Fig. 144, die uns das betreffende Stadium im Sagittal-

schnitte darstellt, unterrichtet uns näher über die stattgefundenen Änderungen: Der Embryo, der schon sehr weit in seiner Entwicklung fortgeschritten erscheint, hat bedeutend an Größe zugenommen und seine Umrollung nahezu vollendet; man bemerkt an ihm das Gehirnganglion (*gh*) und die Bauchganglienkeite, den Vorder- (*os*), Hinter- (*an*) und Mitteldarm (*md*), in welchem die degenerierenden Trophocyten (*ent*) zu liegen kommen. Über der Bauchganglienkeite erstreckt sich ein geräumiger Epineuralsinus, sein Rücken ist durch das definitive Ektoderm schon größtenteils abgeschlossen, und nur hinter dem Kopfe begegnen wir einer Blutlakune (*vs*), die eines hypodermalen Abschlusses entbehrt und von den amnionalen Zellen (*pla*) teilweise (von der Dorsalseite) begrenzt wird. Der Serosasack (*ser*), der im allgemeinen an Dicke zugenommen hat, geht vorn in eine ansehnliche Zellenanhäufung (*pls*) über, die aus ihm hervorgegangen ist; und ein ähnliches Verhalten zeigt uns auch das in den mittleren Regionen

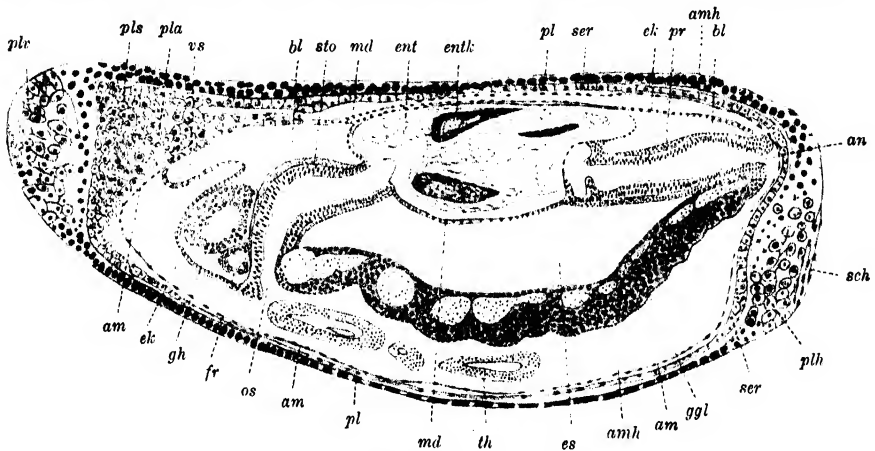


Fig. 144.

Hemimerus. Längsschnitt durch einen Embryonalfollikel nach der Umrollung des Keimstreifens; *plv*, *plh* vordere, hintere Placentarmasse; *pls* seröser Teil der Fötalplazenta; *pla* amnionaler Teil derselben; *vs* Kopfblase; *bl* Blutraum; *sto* Stomodäum; *md* Mitteldarm; *ent* Dotterzellen; *entk* ihre Kerne; *pl* mütterliche Plazenta; *ser* Serosa; *ek* Hypoderm; *pr* Proctodäum; *amh* Amnionhöhle; *an* Anus; *ggl* Bauchganglienkeite; *am* Amnion; *es* Epineuralsinus; *th* Thoracalbeine; *os* Mundöffnung; *fr* Ganglion frontale; *gh* Gehirn (nach Heymons).

abgeplattete Amnion, welches unter der serösen Zellenanhäufung (*pls*) eine analoge amnionale Zellenanhäufung (*pla*) entwickelt hat, die die zuvor genannte Blutlakune (*vs*) von der Dorsalseite abschließt. Hand in Hand mit dem Erscheinen dieser Zellenanhäufungen, die Heymons zusammen als Fötalplazenta bezeichnet, unterliegt die Follikularplazenta einer weitergehenden Involution; wir bemerken, daß die polaren Placentarmassen im Vergleiche mit dem vorletzten Bilde bedeutend an Größe abgenommen haben und sich deutlich im Zustande einer Auflösung befinden, welche Degenerationsmerkmale (Zerfall der Zellkerne) auch an den übrigen Teilen der Follikularplazenta (*pl*) zu sehen sind, die von einem dicken, mehrschichtigen Epithel bis auf ein einschichtiges Plattenepithel eingeschmolzen erscheint. Diese Bilder erlauben uns nun, gewisse Schlüsse über die Beziehung der Placentarorgane zum Embryo zu ziehen, und weisen darauf hin, daß,

wie vorher die nutritive Funktion der degenerierenden Nährzelle durch diejenige der Follikularplacenta ersetzt wurde, so hat in dem zuletzt beschriebenen Stadium an Stelle der in Involution begriffenen Follikularplacenta die Fötalplacenta die weitere Ernährung des Embryos übernommen. Diese Deutung der vorgeführten Verhältnisse erfährt eine bedeutende Stütze in der weiteren Entwicklung des Embryos, während welcher folgende Einrichtungen zum Vorschein treten: Hinter dem Kopfe (siehe Fig. 145, die das Kopfende eines älteren Embryos im Sagittalschnitte darstellt) hat die schon vorher genannte Blutlakune (*vs*) sich in eine ziemlich mächtige Blase, die sog. Kopfblase Heymons', umgewandelt, die durch eine dünne Tunica begrenzt jetzt in die Fötalplacenta (*pla. pls*) eingekleilt liegt. Diese Kopfblase ist mit Blut erfüllt und enthält auch Blutzellen, nach hinten steht sie in Verbindung mit dem Herzrohre, ventralwärts aber mit den Bluträumen des Kopfes, die nach hinten in den Epineuralsinus übergehen.

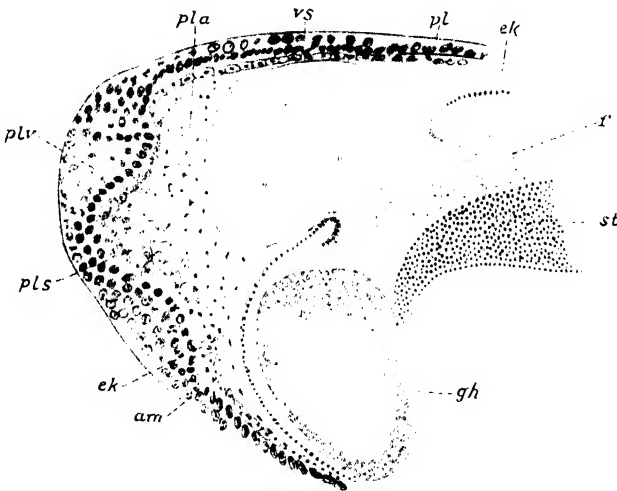


Fig. 145.

Hemimerus, Längsschnitt durch die Kopfblase und die vordere mütterliche und fötale Placenta; die Bezeichnungen haben dieselbe Bedeutung wie auf der vorangehenden Figur (nach Heymons).

Diese Verhältnisse machen es sehr wahrscheinlich, daß durch die dünne Tunica der Kopfblase dem Blute seitens der Fötalplacenta Nährstoffe zugeführt werden, die hernach durch das kreisende Blut zu den übrigen Organen gelangen und sie auf diese Weise in ihrer weiteren Entwicklung unterhalten. Es ist also auf Grund des mikroskopischen Bildes anzunehmen, daß die Fötalplacenta jetzt die Ernährung des Embryos übernommen hat, während die Follikularplacenta rückgebildet wurde, was sich am deutlichsten aus der fast vollkommenen Einschmelzung der einst mächtigen polaren Placentarmassen (*plv*) ergibt. Während der weiteren Entwicklung wird schließlich die Kopfblase in den Embryo eingezogen und dieser erhält auch in der Nackengegend seinen definitiven Abschluß. Gleichzeitig damit ist auch die Fötalplacenta eingeschmolzen, und wir finden zuletzt den geburtsreifen Embryo durch drei Plattenepithelien umgeben, die uns, von außen nach innen, das Follikelepithel, die Serosa und das Amnion darstellen. Der geburts-

reife Embryo gelangt mit seinem Hinterende nach vorn in den Pedunculus, hernach in den Oviduct, um schließlich, auf dieselbe Weise orientiert, den Mutterleib zu verlassen.

Wenn wir uns nun anderen viviparen Insekten zuwenden, so begegnen wir zwar auch Einrichtungen, die die Aufgabe haben bei der Ernährung des Embryos zu vermitteln und an ihr teilzunehmen, bei keinem viviparen Insekte erreichen aber diese Einrichtungen einen so hohen Entwicklungsgrad wie bei *Hemimerus*. Wenn wir z. B. das Eifollikel der viviparen Cecidomyiden (Kahle-*Maistor*) ins Auge fassen, so finden wir in ihm neben der Eizelle einige Nährzellen, die aber schon zu Anfang der Furchung an Volumen abnehmen und hernach einer allmählichen Degeneration unterliegen, so daß von ihnen im Stadium, in welchem es zur Entwicklung des Oberflächenepithels gekommen ist, nur ein rundliches Corpus luteum zurückbleibt. Während der späteren Entwicklungsstadien, in welchen wir schon dem Amnion und der Serosa begegnen, spielt höchst wahrscheinlich die letztere die Rolle eines Ernährungsorganes. Denn indem das Amnion aus platten Zellen wie bei den oviparen Insekten besteht, nimmt die Serosa ziemlich bedeutend an Dicke zu, ohne aber den Charakter eines einschichtigen Epithels zu verlieren; ihr Zellenplasma gewinnt einen schaumigen Bau und ist mit zahlreichen Vacuolen und Einschlüssen erfüllt, was alles dafür zu sprechen scheint, daß sie an dem Transporte von Nährstoffen in den Embryo beteiligt ist. Die Diffusion von Nährflüssigkeiten aus dem Follikelepithel in die Serosa wird hier, ähnlich wie bei *Hemimerus*, dadurch erleichtert, daß ersteres, welches bei den oviparen Insekten das chitinige Chorion ausscheidet, hier vollkommen dieser Funktion entbehrt und somit eine Anpassung an die Viviparität aufweist. Ganz derselben Anpassung begegnen wir bei den viviparen Aphiden und Cocciden, wo das Eifollikel im Laufe der Entwicklung ganz bedeutend (hauptsächlich bei den Aphiden) an Größe zunimmt und wo vor allem in den älteren Stadien, da Amnion und Serosa ganz unansehnlich als dünne Lamellen erscheinen, dem aber immer einschichtig bleibenden Follikelepithel die Aufgabe zukommt, dem Embryo Nährstoffe aus der Leibeshöhle des Muttertieres zuzuleiten. In den jungen Furchungsstadien fanden wir bei einer Aphide (*Rhopalosiphum*) noch den Nährstrang erhalten, der, wie bekannt, dem wachsenden Eie aus den Nährzellen Stoffe zuführt und wahrscheinlich auch dem jungen Embryo gegenüber dieselbe Funktion ausübt, vor der Entwicklung des Oberflächenepithels aber spurlos verschwindet.

Bezüglich der nutritiven Einrichtungen, die bei den parasitären Hymenopteren entwickelt werden und unter dem Namen Trophamnios bekannt sind, verweisen wir auf Kapitel I, wo ihre eigentümliche und interessante Genese an Hand von Beispielen besprochen wurde.

Literaturverzeichnis.

- Ayers, H.. On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite *Teleas*. Mem Boston Soc. Nat. Hist. vol. III, Nr. 7, 1884.
Barrois, L., Développement des Podurelles. Assoc. Franc. p. l'avance des Sciences. 7. sess. 1879.
Bergh, R. S., Beiträge zur vergleichenden Histologie. III. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte Bd. 19. H. II. 1902.

- Blochmann, F., Über eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen. Verh. d. naturhist. med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. 3, 1884.
- Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12, 1887.
- Blunck, H., Die Entwicklung des *Dytiscus marginalis* L. vom Ei bis zum Imago. 1. Teil. Das Embryonalleben. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 111, 1914.
- Boveri, Th., Über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei *Ascaris megalocephala*. Sitzungsber. d. Gesellschaft. f. Morphol. u. Physiol. in München, Bd. 8, 1892.
- Brandt, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), T. 13, 1869.
- Brauer, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Skorpions. II. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 57, 1894.
- Bruce, A. T., Observations on the Embryology of Insects and Arachnids. A memor. vol., Baltimore, 1887.
- Bobrecki, N., Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 31, 1878.
- Bütschli, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Z. f. wiss. Zool. Bd. 20, 1870.
- Bemerkungen über die Entwicklungsgesch. von *Musca*. Morph. Jahrb. Bd. 14, 1888.
- Canto, P., Sobre la embriologia del *Margarodes vitium*. Act. Soc. Sc. Chili Santiago, Ann. 6, 1896.
- Carrière, J., Die Entwicklung der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35, 1890.
- u. O. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. vol. 69, 1897.
- Cholodkowski, N., Über die Bildung des Entoderms bei *Blatta germanica*. Zoolog. Anzeiger Jg. 11, 1888.
- Studien zur Entwicklungsgesch. der Insekten. Z. f. wiss. Zoolog. Bd. 48, 1889.
- Zur Embryologie von *Blatta germanica*. Zoolog. Anzeiger Jg. 13, 1890.
- Die Embryonalentwicklung von *Phyllodromia (Blatta) germanica*. Mém. Univ. St. Pétersbourg T. 38, 1891.
- Über die Entwicklung des centralen Nervensystems bei *Blatta germanica*. Zoolog. Anzeiger Jg. 14, 1891.
- Zur Embryologie der Diplopoden. Protokoll d. St. Petersburg. Naturf. Gesellsch. Nr. 2, 1895.
- Claypole, A., The Embryology and Oogenesis of *Anurida maritima* Guér. Journ. of Morphology vol. 14, 1898.
- Czerski, S., Powstawanie jelita srodkowego u *Meloë violaceus* Marsh. Polskie Arch. nauk biol. i lekarsk. T. 2, 1904.
- Die Entwicklung der Mitteldarmanlage bei *Meloë violaceus* Marsh. Poln. Arch. Biol. Med. Wiss. Bd. 2, 1904.
- Dohrn, A., Zur Embryologie d. Arthropoden. Centr. f. d. med. Wissensch. Nr. 54, 1866.
- Notizen zur Kenntniss der Insektenentwicklung. Z. f. wiss. Zoolog. Bd. 26, 1876.
- Dickel, O., Entwicklungsgesch. Studien am Bienenei. Z. f. wiss. Zoolog. Bd. 77, 1904.
- Deegener, P., Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals bei *Hydrophilus*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 68, 1900.
- Eisig, H., Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitteil. d. zoolog. Station Neapel, vol. 13, 1899.
- Escherich, K., Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. T. 77, 1900.
- Das Insekten-Entoderm. Biolog. Centralbl. T. 21, 1901.
- Evans, T., The development of *Eoperipatus Weldoni*. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 45, 1902.
- Folsom, H., The development of the mouth-parts of *Anurida maritima*. Bull. Mus. Comp. Zool. vol. 36.
- Friederichs, K., Untersuchungen über die Entstehung der Keimblätter und Bildung des Mitteldarms bei Käfern. Nov. Acta Ac. Leop. Carol. Bd. 85, 1906.
- Fuliński, B., Ein Beitrag zur Embryonalentwicklung der *Agelastica alni* L. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1910.
- Przyczynek do embryologii chrzaszczu *Agelastica alni* L. Księga Pam. ku cz. Prof. J. Nusbauera 1911.
- Gadzikiewicz, W., Zur Phylogenie des Blutgefäßsystems bei Arthropoden. Zoolog. Anzeiger Bd. 29, 1905.
- Ganin, M., Über die Embryonalhüllen der Hymenopteren- und Lepidopteren-embryonen. Mém. Acad. St. Pétersbourg T. 14, 1869.
- Ganin, M., Über den Mitteldarm der Insekten. Izwiestia Warszawsk. Uniwersyt. 1874.

- Giardina, A., Primi stadi embrionali della *Mantis religiosa*. Monitore Zoolog. Ital. anno 8. 1897.
- Graber, V., Über d. pulsierenden Bauchsinus d. Insekten. A. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
- Vorläufige Ergebnisse einer größeren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 15. 1878.
- Die Insekten. 2. Teil: Vergleichende Lebens- und Entwicklungsgeschichte der Insekten. Die Naturkräfte. München 1879.
- Vergleichende Studien über die Keimhüllen und Rückenbildung der Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 14. 1888.
- Über die primäre Segmentierung des Keimstreifens der Insekten. Morphol. Jahrbuch Bd. 14. 1888.
- Über die Polypodie der Insektenembryonen. Morphol. Jahrbuch Bd. 13. 1888.
- Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Acad. Wiss. Wien Bd. 56. 1889.
- Vergleichende Studien am Keimstreifen der Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 57. 1890.
- Beiträge zur vergleichenden Embryologie der Insekten. Denkschr. Acad. Wiss. Wien, Bd. 58. 1891.
- Über die embryonale Anlage des Blut- und Fettgewebes der Insekten. Biolog. Centrbl. Bd. 11. 1891.
- Zur Embryologie der Insekten. Zoolog. Anzeiger Jg. 14. 1891.
- Grassi, B., Intorno allo sviluppo delle api nell'uovo. Atti Accad. Gioenia Sc. Nat. Catania vol. 18. 1884.
- Haase, E., Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriopoden. Morphol. Jahrb. Bd. 15. 1889.
- Hammerschmidt, Beiträge zur Entwicklung der Phasmatiden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 95. 1910.
- Hasper, Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Chironomus*. Zoolog. Jahrb. Anat. Bd. 31. 1911.
- Hatschek, B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 11. 1877.
- Heathcote, F., The early development of *Julus*. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 26. 1886.
- Hegner, The origin and early history of the germ-cells of some Chrysomelid-Beetles. Journ. Morphol. vol. 20. 1909.
- Heider, K., Über die Anlage der Keimblätter von *Hydrophilus piceus* L. Abhandl. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1885.
- Die Embryonalentwicklung von *Hydrophilus piceus* L. Jena 1889.
- Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zoolog. Centrbl. Jg. 4. 1897.
- Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. 3. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.
- Hertwig, O. u. R., Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.
- Heymons, R., Über die hermaphroditische Anlage der Sexualdrüsen beim Männchen von *Phyllodromia (Blatta) L. germanica*. Zoolog. Anzeiger Jg. 13. 1890.
- Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllodromia (Blatta) L. germanica*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 53. 1891.
- Die Entwicklung der Cölomsäcke von *Phyllodromia (Blatta) germanica*. Verhand. d. deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1892.
- Über die Entwicklung des Ohrwurms (*Forficula auricularia* L.). Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin 1893.
- Über die Entwicklung der Geschlechtszellen bei den Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin 1893.
- Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1894.
- Die Segmentierung d. Insektenkörpers. Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1895.
- Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena 1895.
- Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1896.
- Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina* L. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 62. 1897.
- Über die Bildung und Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. d. Gesellsch. Naturf. Freunde. Berlin 1897.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Sitzungsber. d. k. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin 1898.
- Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. Nova Act. Acad. Leopold. Carol. Bd. 74. 1899.

- Heymons, R., Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica Bd. 13, 1901—2.
- Drei neue Arbeiten über Insektenkeimblätter. Zoolog. Centralbl. Bd. 12, 1905.
 - u. H., Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1905.
 - Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walk. Zoolog. Jahrbuch. Supplementbd. 15, 1912.
- Hirschler, J., Embryologische Untersuchungen an *Catocala nupta* L. Bull. de l'Acad. des Sc. Cracovie 1906.
- Spostrzezenia nad rozwojem zarodkowym motyli. Arch. Nauk. T. 1. Lwow 1907.
 - Entwicklungsgeschichtliche Studien an Lepidopteren. Bull. de la Soc. polon. p. l'avanc. d. sc. Léopol 1907.
 - Über leberartige Mitteldarmdrüsen und ihre embryonale Entwicklung bei *Donacia* (Coleoptera). Zoolog. Anzeiger Bd. 31, 1907.
 - Beiträge zur embryonalen Entwicklung der Coleopteren. Bull. de l'Acad. d. Sc. Cracovie 1908.
 - Die Embryonalentwicklung von *Donacia crassipes* L. Z. f. wiss. Zool. Bd. 92, 1909.
 - Über die Entwicklung der Keimblätter und des Darmes bei *Gastroidea viridula* Deg. Bull. de l'Acad. Sc. Cracovie 1909.
 - O dwóch roznych typach zarodków w jednym gatunku. Studium embryologiczne i formalno-analityczne nad mszycami. Księga pam. ku cz. Prof. J. Nusbauma 1911.
 - Embryologische Untersuchungen an Aphiden nebst theoretischen Erwägungen über den morphologischen Wert der Dotterelemente (Dotterzellen, Vitellophagen, Dotterepithel, Merozyten, Parablast) im allgemeinen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 100, 1912.
- Hoffmann, R. W., Zur Embryonalentwicklung der Strepsipteren. Nachricht. d. k. Gesellsch. Wiss. Göttingen. Math.-physik. Kl. 1913.
- Die embryonalen Vorgänge bei Strepsipteren. Verh. d. deutsch. zool. Ges. 1914.
 - Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen (Die Entwicklung der Mundwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus*). Zoolog. Anzeiger Bd. 37, 1911.
- Jaworowski, A., Über die Extremitäten bei den Embryonen der Arachniden und Insekten. Zoolog. Anzeiger Bd. 14, 1891.
- Kahle, W., Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica Bd. 21, H. 55, 1908.
- Karawajew, W., K jembrionalnomu razwyttju *Pyrrhocoris apterus* L. Iswiestia kiewsk. obszczestw. estestwoispyt. 1893.
- Kershaw, The development of an embiid. London J. R. Microsc. Sc. 1914.
- Kennel, J., Entwicklungsgeschichte von *Peripatus Edwardsii* Blanch. u. *Peripatus torquatus* n. sp. 1. u. 2. Teil. Arb. zool. zoot. Institut. Würzburg Bd. 7, 1895; Bd. 8, 1888.
- Knower, The development of a Termite — a preliminary abstract. John Hopkins Univ. circulars. vol. 15. 1896.
- The embryology of a Termite, *Eutermes* (*Rippertii*?). J. of Morph. vol. 16, 1900.
- Kölliker, O., Observations de prima insectorum genesi. Zürich 1842.
- Korotniew, A., Entwicklung des Herzens bei *Gryllotalpa*. Zool. Anz. Jg. 6, 1883.
- Die Embryologie der *Gryllotalpa*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 41, 1885.
 - Zur Entwicklung des Mitteldarmes bei den Arthropoden. Biol. Centr. Bd. 14, 1894.
- Korschelt, E., Zur Embryonalentwicklung des *Dytiscus marginalis* L. Zoolog. Jahrbücher Supplementbd. 15, 1913.
- u. Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte d. wirbellosen Tiere. Lief. 3, 4. Jena. 1909—10.
- Koulaguin, M. V., Notice pour servir à l'histoire du développement des hyménoptères parasites. Congr. internat. de Zoologie à Moscou 1892.
- Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Platygaster*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 63.
- Kowalewski, A., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg T. 16, 1871.
- Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biolog. Centralbl. Bd. 6, 1886.
 - Zum Verhalten des Rückengefäßes und des guirlandenförmigen Zellenstranges der Musciden während der Metamorphose. Biolog. Centralbl. Bd. 6, 1886.
 - Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biolog. Centralbl. Bd. 9, 1889.
 - u. M. Schulgin, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*). Biolog. Centralbl. Bd. 6.
- Lang, A., Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 38, 1903.
- Lécaillon, A., Recherches sur l'oeuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

- Lemoine, Recherches sur le développement des Podurelles. Assoc. Franc. Congr. de la Rochelle 1883.
- Ligneau, Über die Entwicklung von *Polydesmus abchasius*. Zoolog. Anzeiger Bd. 37, 1911.
- Die Embryonalentwicklung des *Polydesmus abchasius*. Ein Beitrag zur Morphologie der Diplopoden. Mém. Soc. Nat. Odessa T. 38, 1911.
- Marshall, W. S., a. P. H. Dernehl, Contributions toward the Embryology and Anatomy of *Polistes pallipes* (Hymenopteron). 1. The Formation of the Blastoderm and the first Arrangement of its Cells. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 80, 1906.
- Marchal, P., Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie. Arch. de Zoolog. expér. et génér. T. 2, 1904.
- Les Platygastrés. Arch. de Zoolog. expér. et gener. T. 4, 1906.
- Martin, F., Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Ageniaspis* (*Encyrtus*) *fuscicollis* Dalm. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 110, 1914.
- Mayer, P., Über Ontogenie und Phylogenie der Insekten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 10, 1876.
- Mead, A. D., The early development of marine Annelids. J. of Morph. vol. 13, 1897.
- Melnikow, N., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insekten. Archiv f. Naturgesch. Jg. 35, 1869.
- Miecznikow, E., Embryolog. Studien an Insekten. Z. f. wiss. Zool. Bd. 16, 1866.
- Untersuchungen über die Embryologie der Hemiptera. Vorläufige Mitteilung. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 16, 1866.
- Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden (Chilognatha). Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 24, 1874.
- Embryologisches über *Geophilus*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 25, 1875.
- Muir, A. Kershaw, The development of the mouth parts in the Homoptera, with observations on the embryo of *Siphanta*. Psyche, Boston 1912.
- Noack, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 70, 1901.
- Nusbaum, J., Zur Entwicklungsgeschichte der Ausführungsgänge der Sexualdrüsen bei den Insekten. Zoolog. Anzeiger Jg. 5, 1882.
- Vorläufige Mitteilung über die Chorda der Arthropoden. Zool. Anz. Jg. 6, 1883.
- O rozwoju wyprowadzających przewodów płciowych u owadów. Kosmos, Lwów 1884.
- The embryonic development of the cockroach. London 1886 (Miall, L. C., a. Denny, A.).
- Die Entwicklung der Keimblätter bei *Meloë proc scarabaeus* Marsham. Biolog. Centralbl. Bd. 8, 1888.
- Zur Frage der Segmentierung des Keimstreifens und der Bauchanhänge der Insektenembryonen. Biolog. Centralbl. Bd. 9, 1889.
- Zur Frage der Rückenbildung b. d. Insektenembryonen. Biol. Centr. Bd. 10, 1890.
- Przyczynek do embriologii maika (*Meloë proscarabaeus* Marsham). Kosmos, Lwów 1891.
- u. B. Fuliński, Über die Bildung der Mitteldarmanlage bei *Phyllodromia* (*Blatta*) *germanica* L. Zoolog. Anzeiger Bd. 30, 1906.
- — Zur Entwicklungsgeschichte des Darmdrüsenblattes von *Gryllotalpa vulgaris*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 93, 1909.
- Packard, Embryological studies on *Diplatys*, *Perithemis* and Thysanurous genus *Isotoma*. Mem. Peabody Acad. vol. 1, 1871.
- Palmen, J. A., Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei den Insekten. Eine morphologische Untersuchung. Helsingfors 1884.
- Patten, N., The development of Phryganids with a preliminary note on the development of *Blatta germanica*. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 24, 1884.
- Studies on the eyes of Arthropods. Journ. of Morpholog. vol 2, 1888.
- Petrunkewicz, A., Über die Entwicklung des Herzens bei *Agelastica alni* L. Zoolog. Anzeiger Bd. 21.
- Philipitschenko, J., Zur Kenntnis der Apterygotenembryologie. Zool. Anzeiger Bd. 39, 1912.
- Beiträge zur Kenntnis der Apterygoten. III. Die Embryonalentwicklung von *Isotoma cinerea* Nic. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 103, 1912.
- Pierantoni, Studi sullo sviluppo di *Icerya purchasi*. Origine ed evoluzione degli organi sessuali maschili. Ermafroditismo. Archivio zool. Ital. Napoli 1914.
- Poluszynski, G., O tworzeniu się listka spodniego, zawiązka płciowego i o blastokinezie u czerwcoń (Coccidae). Księga pam. XI. zjazdu Lek. i Przyrod. Polsk. Kraków 1911.

- Prowazek, Bau u. Entwicklung d. Collembolen. Arb. d. Zool. Inst. Wien Bd. 12, 1900.
- Rabito, L., Sull' origine dell'intestino medio nella *Mantis religiosa*. Palermo 1898.
- Ritter, R., Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei *Chironomus*. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 50, 1890.
- Ryder, The development of *Anurida maritima*. Americ. Natur. vol. 20, 1886.
- Schmidt, F., Die Bildung des Blastoderms und des Keimstreifens der Musciden. Sitzungsber. Naturf. Gesellsch. Dorpat Bd. 8, 1889.
- Saling, T., Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor* L. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 86.
- Schwangart, F., Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 76, 1904.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Biolog. Centralbl. Bd. 25, 1905.
- Über die Beziehungen zwischen Darm- und Blutzellenbildung bei *Endromis versicolor* L. (Ein Beitrag zur Endothelfrage). Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. München 1906.
- Schimkewicz, W., Über die Entwicklung von *Telyphonus caudatus* L. verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 81, 1906.
- Schwartz, F., Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 66, 1899.
- Sedgwick, A., The development of the Cape Species of *Peripatus*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1885—89.
- Selys-Longchamps, Recherches sur le développement embryonnaire du premier segment abdominal chez *Tenebrio molitor*. Bull. Acad. Sc. Belge 1904.
- Sheldon, S., On the development of *Peripatus Novae Zelandiae*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1888—89.
- Silvestri, F., Sulla morfologia dei Diplopodi. III. Sviluppo del *Pachyiulus communis*. Atti Acad. Lincei vol. 7, 1898.
- Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del *Litomastix truncatellus* Delm. Annali della R. Scuola Sup. d'Agricoltura di Portici vol. 6, 1906.
- Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. II. Sviluppo dell' *Ageniaspis fuscicollis* Delm. e note biografiche. Bolletino del Laborat. Zoolog. della R. Scuola Sup. d'Agricoltura. Portici vol. 3, 1909.
- Notizie preliminari sullo sviluppo del *Copidosoma Buyssoni* Meyr. Rendiconto della mona assemblea gener. ordinari. e del Convegno dell' Unione Zoologica Italiana. Napoli 1911.
- Stevens, N. M., A study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. of exper. Zoolog. vol. 2, 1905.
- Steindberg, H., Einige Stadien der Embryonalentwicklung bei *Myrmica rubra*. unter bes. Berücksichtigung der sog. Entodermfrage. Zool. Anz. Bd. 41, 1913.
- Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 106, 1914.
- Zur Kenntnis der Hymenopterenentwicklung; *Vespa vulgaris*, nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung von *Trachusa serratae*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 112, 1914.
- Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Orthopteren. *Dixippus morosus* Br. Zoolog. Anzeiger Bd. 45, 1914.
- Zur Eifurchung der Hymenopteren nebst einigen damit zusammenhängenden Fragen. Zoolog. Anzeiger Bd. 45, 1915.
- Noch eine Ameise ohne Serosa (*Tetramorium caespitum* L.). Zool. Anz. Bd. 46, 1915.
- *Azteca* sp. Eine Ameise mit totaler Eifurchung. Zoolog. Anzeiger Bd. 48, 1916.
- Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 115, 1916.
- Neue Studien über Ameisenembryologie. Zoolog. Anzeiger Bd. 49, 1917.
- Zur Entwicklungsgeschichte der oviparen Cocciden. Zool. Anz. Bd. 50, 1919.
- Die Eifurchung von *Tapinoma erraticum* Latr. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Ameisen. Zoolog. Anzeiger Bd. 50, 1919.
- Tannreuther, G. W., History of the Germ Cells and early Embryology of certain Aphids. Zoolog. Jahrb. Anat. Bd. 24, 1907.
- Tichomirow, A., Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zoolog. Anzeiger 1879.
- Istorja razwytja tutowago szelkopryjda (*Bombyx mori*) w jajcu. Izwiestja imp. obszcz. ljubytelej estestoespytat. antrop. T. 32, 1882.
- Über die Entwicklung der *Calandra granaria*. VIII. Versamml. russisch. Naturforsch. Petersburg 1890.
- Aus der Entwicklungsgeschichte der Insekten. Festschrift f. R. Leuckart, Leipzig 1892.

- Tichomirowa, O., Ein Beitrag zur Entwicklung von *Chrysopa*. VIII. Versamml. russisch. Naturforsch. Petersburg 1890.
- Sur l'histoire du développement de *Chrysopa perla*. Congr. internat. Zool. Moscou, 1892.
- Toyama, K., Contributions to the study of Silkworms. I. Bull. Colleg. Agricultur. Univ. Tokyo, 1902.
- Tschuproff, H., Über die Entwicklung der Keimblätter bei den Libellen. Zoolog. Anzeiger 1903.
- Uljanin, Beobachtungen über die Entwicklung der Poduriden. Bull. Soc. Imp. Am. Sc. Nat. Moscou T. 16, 1875.
- Uzel, H., Vorläufige Mitteilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zoolog. Anzeiger Bd. 20, 1897.
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Campodea staphylinus*. Zoolog. Anzeiger Bd. 20, 1897.
- Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. Königgrätz 1898.
- Viallanes, H., Sur quelques points de l'histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (*Mantis religiosa*). Revue Biol. du Nord de la France, T. 2, 1890.
- Sur quelques Points de l'Histoire du développement embryonnaire de la Mante religieuse (*Mantis religiosa*). Annal des Sciences Nat. T. 11, 1891.
- Vejdovsky, Zur Hamocöltheorie. Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd. 82, 1905.
- Zweiter Beitrag zur Hamocöltheorie. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. Bd. 85, 1906.
- Voeltzkow, A., Entwicklung im Ei von *Musca vomitoria*. Arbeit. zool. zoot. Instit. Würzburg Bd. 9, 1889.
- *Melolontha vulgaris*. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arbeit. zoolog. zoot. Instit. Würzburg Bd. 9, 1889.
- Weismann, A., Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an *Chironomus spec.*, *Musca vomitoria* und *Pulex canis*. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 14, 1863.
- Beiträge zur Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge im Insektenei. Beiträge zur Anatomie und Physiolog. (Festschrift f. T. Henle) Bonn 1882.
- Wheeler, W. M., The embryology of *Blatia germanica* and *Doryphora decemlineata*. Journ. Morphol. vol. 3, 1890.
- On the appendages of the first Abdominal Segment of Insect Embryo. Trans. Wisconsin Acad. Sc. B. a Letters vol. 8, 1890.
- Über ein eigentümliches Organ im Locustidenembryo, *Xiphidium ensiferum*. Zoolog. Anzeiger Bd. 13, 1890.
- Neuroblasts in the Arthropod Embryo. Journ. of Morphol. vol. 4, 1891.
- Concerning the „Blood-tissue“ of the Insecta. Psyche, Journ. of Entomol. 1892.
- A Contribution to Insect Embryology. Journ. of Morphol. vol. 8, 1893.
- Will, L., Entwicklungsgesch. der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 3, 1888.
- Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arbeiten d. zoolog. zoot. Instit. Würzburg Bd. 6, 1883.
- Witlaczil, E., Entwicklungsgesch. der Aphiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40, 1884.
- Zur Anatomie der Aphiden. Arbeiten d. zoolog. Instit. Wien Bd. 4, 1882.
- Willey, A., The anatomy and development of *Peripatus Novae-Britanniae*. Zoological Results Willey, Cambridge, Part 1, 1898.
- Trophoblast and Serosa; a contribution to the Morphology of the embryonic Membranes of Insects. Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 41, 1899.
- Woodworth, C. W., Studies on the embryological development of *Euvanesa antiopa*. In: The butterflies of the Eastern United States and Canada with special reference to new England. Cambridge, 1889.
- Zacharias, O., Neue Untersuchungen über die Entwicklung der viviparen Aphiden. Zoolog. Anzeiger 1884.
- Zograf, N., Zur Embryologie der Chilopoden. Zoolog. Anzeiger Jg. 5, 1882.
- Materialy k poznaniu jembrionalnago razwytia *Geophilus ferrugineus* L. K. i *Geophilus proximus* L. K. Izwiest. imp. obszczestw. ljubytel. estestwozn. antrop. Moskwa, T. 53, 1883.
- Note sur l'origine et les parentés des Arthropodes, principalement des Arthropodes trachéates. Congres internat. de Zoologie I. Partie, Moscou 1892.

Kapitel 11.

Die Keimzellenbildung und die Befruchtung bei den Insekten.

Von Dr. Ph. Depdolla, Berlin.

Inhaltsübersicht.

Einleitung	825
Erster Abschnitt: Die Spermiogenese . . .	829
A. Allgemeiner Teil	829
B. Spezieller Teil	847
I. Geradflügler	847
II. Wanzen	915
III. Pflanzensauger	947
IV. Zweiflügler	961
V. Schmetterlinge	976
VI. Hautflügler	996
VII. Käfer	1005
VIII. Sonstige Gruppen	1016
Zweiter Abschnitt: Die Oogenese	1021
A. Allgemeiner Teil	1021
B. Spezieller Teil	1028
I. Geradflügler	1028
II. Halbflügler	1036
III. Zweiflügler	1044
IV. Schmetterlinge	1053
V. Hautflügler	1061
VI. Käfer	1069
VII. Sonstige Gruppen	1075
Dritter Abschnitt: Die Befruchtung	1080
Literaturverzeichnis	1097

Einleitung.

Die Oogenese und die Spermiogenese der Insekten gehören seit Jahrzehnten zu den wichtigsten und fesselndsten Abschnitten der Zellforschung. Denn in diesem Sondergebiet der Cytologie handelt es sich nicht allein um die vergleichende Morphologie der Zelle und die Physio-

logie des Zellkernes, sondern um die Lösung von jenen umfassenden Problemen, die durch die Natur und Aufgabe der Geschlechtszellen gegeben sind. Ei und Samenfaden vereinigen sich in der Befruchtung zu einem neuen Individuum. Die Vorbedingungen für diesen Vorgang mit allen seinen theoretisch und experimentell so unabsehbar wichtigen Folgen müssen also in der Genese der Keimzellen zu finden sein. Darum sind die Fragestellungen in der Oogenese und Spermiogenese jetzt vorwiegend durch die theoretische und die experimentelle Biologie gegeben.

In der ersten Periode der neueren Geschlechtszellenforschung der Insekten, wie sie durch die Technik des Mikrotoms und der modernen Färbungsmethoden ermöglicht wurde, wandte sich die Aufmerksamkeit der Zoologen vorwiegend der Eibildung zu. Denn durch die vergleichende Beobachtung der Nährzellen und ihrer Kerne ließ sich auf morphologischem Wege eine Fülle von wesentlichen Erkenntnissen über die Funktion des Kernes und des Cytoplasmas bei der Eibildung, also in Zellen mit lebhaftem Stoffwechsel, gewinnen. Diese Untersuchungen herrschten bis in die neunziger Jahre des verfloßenen Jahrhunderts vor. Von da ab beginnt dann die zweite Periode, die etwa seit der Jahrhundertwende deutlich charakterisiert wird durch das Vorwiegen der Chromosomenforschung und der spermiogenetischen Untersuchungen, nachdem Bütschli (1871) und andere nachgewiesen hatten, daß die Spermatozoen vollständige Zellen sind.

Die Vorgänge der Samenbildung bei den Insekten sind überaus häufig benutzt worden, um eingehende Studien über die Natur der Chromosome und über deren Veränderungen während der Reifungsperiode der Geschlechtszellen anzustellen. Auch in der Oogenese begannen die karyologischen Arbeiten vorzuwiegen. Demgegenüber traten die Studien über die Ernährung der Samenzellen bei den Insekten sehr zurück, zumal hier die nutritiven Einrichtungen verhältnismäßig wenig ausgebildet sind, und auch die Histogenese der Insekten-spermien wurde weniger gründlich untersucht, da die Spermien der Insekten nicht so kompliziert gebaut sind wie etwa die der Spinnen, der Malakostraken und der Nematoden.

Viele karyologische Untersuchungen finden in der Keimzellenbildung der Insekten dankbare Objekte. Das Material ist leicht erreichbar. Vor allem aber sind die Kerne und die Chromosome bei den meisten Ordnungen verhältnismäßig groß, während die Zahl der Chromosome übersichtlich oder gering ist. Deshalb hat die Karyologie immer wieder diese Objekte bevorzugt, wenn es galt, allgemein-biologische Fragen vom Standpunkt der Zellenlehre aus durch Analyse der mikroskopisch sichtbaren Strukturen zu lösen. Viel wesentlicher als diese mehr technische Äußerlichkeit ist der maßgebende Einfluß, der durch die allgemeine Biologie auf die Geschlechtszellenforschung ausgeübt wurde. Seit dem Beginn dieses Jahrhunderts steht die Erforschung der Vererbungserscheinungen im Vordergrund der biologischen Arbeiten. Die Geschlechtszellen als Träger der Erbfaktoren müssen die etwaigen morphologischen Grundlagen für die Übermittlung der vererbaren Eigenschaften enthalten. Seit mehr als 30 Jahren wird die Keimzellenforschung ganz entscheidend durch die Vorstellung beeinflusst, daß die Zellkerne, und zwar in diesen die Chromosome, die Gefäße für die morphologisch noch nicht erfaßbaren Erbfaktoren sind.

Wir müssen es uns versagen, hier die Hypothese von dem „Vererbungsmonopol des Kernes“ oder von der Lokalisierung der Gene in den Chromosomen einer Prüfung zu unterziehen. Der heutige Stand der Frage wird durch die Veröffentlichungen von Th. H. Morgan (1921, 1924) auf der einen Seite und von H. Stieve (1923) und R. Fick (1924) auf der anderen Seite, sowie durch die Diskussion zwischen R. Fick und K. Bělař (1925) hinreichend gekennzeichnet. Für den Zweck unserer Darstellung genügt es, die wichtigsten Stufen in der Entwicklung anzudeuten.

Nachdem W. Roux 1883 auf die Bedeutung der genauen Halbierung der Chromosome in der Kernteilung hingewiesen hatte, entwickelte A. Weismann (in verschiedenen Schriften von 1885 an) im Anschluß an die Beobachtungen von Strasburger und van Beneden die Vorstellung, daß das Keimplasma seinen Sitz in der Kernsubstanz und zwar in den Chromosomen haben müsse. Er legte 1887 in diesem Zusammenhange auch dar, daß in den Reifungsteilungen der Geschlechtszellen eine Reduktion der Chromosome stattfinden müsse, wenn die Zahl derselben sich nicht durch jede Befruchtung verdoppeln solle. Infolgedessen wurde die Chromatinreduktion in den Reifungsteilungen der Ei- und Samenzellen vielfach untersucht. — Im Jahre 1900 entdeckte Correns aufs Neue die Mendelschen Vererbungsregeln, und wenige Jahre später wiesen E. B. Wilson (1902) und W. Sutton (1903) darauf hin, daß sich die Spaltungsregel Mendels ungezwungen durch die Reduktion der Chromosomenzahl erklären ließe. Zu der gleichen Zeit hatte Boveri in seinen Zellenstudien an *Ascaris* und durch seine experimentellen Arbeiten an Seeigeleiern die Theorie der Individualität und der dauernden Erhaltung der Chromosome begründet und sah sie bei den Insekten bestätigt durch die zuerst von W. Sutton (1902) in den Spermiogonien der Orthopteren gefundenen Sortimente von charakteristischen Chromosomenformen.

Eine weitere Anregung erhielt die Keimzellenforschung der Insekten durch die experimentelle Vererbungsforschung, nachdem diese in der Taufliege *Drosophila melanogaster* Mg. ein überraschend günstiges Objekt gefunden hatte. Man suchte nunmehr bei diesem Insekt oder bei seinen Ordnungs- und Klassenverwandten noch eifriger nach der Verbindung zwischen Genetik und Cytologie. Dabei bildete sich die Anschauung immer klarer heraus, daß die Chromosome in irgendeiner Form die Erbfaktoren oder Gene enthalten müssen. Am schärfsten hat Th. H. Morgan (1911ff.) diese Hypothese begründet und durchgeführt und ihr in seiner „Chromosomenkarte“ die anschaulichste, wenn auch noch nicht unbestrittene Formulierung gegeben (Morgan-Nachtsheim, 1921). Sie stellt auf Grund der Erscheinungen des Faktorenaustausches bei *Drosophila* die linearen Abstände der Gene dar, die sie in jedem Chromosom von einem angenommenen Nullpunkt aus haben.

An einer anderen Stelle wurde die Forschung befruchtet durch eine gerade in den Keimzellen der Insekten gefundene Besonderheit, nämlich durch die Entdeckung des Heterochromosoms (X-Chromosoms) in den männlichen Geschlechtszellen der Feuerwanze *Pyrhocoris apterus* L. durch Henking (1891). Die Aufmerksamkeit der Biologen wandte sich diesem Funde aber in höherem Maße erst zu, nachdem man ihn auch bei anderen Insekten (später auch bei Arachniden, Myria-

poden und Nematoden) gemacht hatte und nachdem McClung (1902), noch besser aber E. B. Wilson (1905) das Heterochromosom für die Erklärung der Geschlechtsbestimmung herangezogen hatten. Als dann beschrieb E. B. Wilson (1905—1912) die ungleichen paarigen Heterochromosome oder Idiochromosome (XY-Chromosome) in den Keimzellen verschiedener Hemipteren und konnte (1911) zeigen, daß sich mit Hilfe der Heterochromosome die geschlechtsbegrenzte Vererbung (z. B. die der weißen Augenfarbe bei *Drosophila*) erklären läßt.

Auch aus der speziellen Biologie der Insekten bewirkten einige Probleme eine neue Fragestellung in der Cytologie der Keimzellen, wenigstens in einigen Ordnungen. Es sei hier auf die Arbeiten von Morgan über die Geschlechtsbestimmung und die Parthenogenese bei den homopteren Hemipteren, von Seiler über die Heterogametie der Weibchen und die Parthenogenese bei einigen Schmetterlingen, von Nachtsheim über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene u. a. m. hingewiesen.

So wurde die Lehre von den Keimzellen der Insekten durch diese Beziehungen zur Vererbungslehre und zu anderen theoretischen Problemen immer stärker mit den wichtigsten Fragen der allgemeinen Biologie verknüpft. Durch diese Verknüpfung ist sie aber fast ganz aus dem engeren Forschungsgebiete der eigentlichen Entomologie herausgelöst worden. Sie ist nur zu einem sehr geringen Teile der Insektenkunde dienstbar, größtenteils bildet sie ein Kapitel der allgemeinen Cytologie oder überhaupt der allgemeinen Biologie.

Bei dieser Entwicklung ist es zu verstehen, daß bei weitem nicht alle systematischen Kategorien der Insekten von der Keimzellenforschung gleichmäßig berücksichtigt worden sind. Die Spermiogenese und Oogenese hat nur bei folgenden Ordnungen eine gute oder doch ausreichende Durcharbeitung erfahren: bei den Orthopteren (besonders bei den Heuschrecken), den Coleopteren, den Hymenopteren, den Dipteren, den Lepidopteren und den Hemipteren.

Infolge dieser Ungleichmäßigkeit würde es sich nicht empfehlen, den Stoff unserer zusammenfassenden Darstellung streng nach dem System zu ordnen. Auch sind die Verhältnisse im einzelnen so verschieden differenziert, daß eine einheitliche Überschau nicht gegeben werden kann. Wir behandeln nicht nur, wie es selbstverständlich ist, die Spermiogenese und die Oogenese je in einem besonderen Abschnitt, sondern ziehen es vor, innerhalb dieser Abschnitte statt der klassifikatorischen eine sozusagen mehr didaktische Anordnung zu befolgen. Deshalb stellen wir bei der Schilderung der Spermiogenese die Orthopteren voran. Denn bei diesen ist die gesamte Cytologie und Karyologie der Samenzellenbildung am gleichmäßigsten und gründlichsten durchgearbeitet. Hier liegt ein zur Einführung am besten geeignetes Musterbeispiel vor, an dem alle in Frage kommenden Probleme entwickelt werden können. Die übrigen Ordnungen sollen dann im Hinblick auf die bei ihnen besonders hervortretenden Einzelprobleme folgen. Bei den heteropteren Hemipteren werden wir auf die Heterochromosome näher eingehen, bei den Homopteren auf die Geschlechtsbestimmung, bei den Dipteren auf die Erklärung des Faktorenaustausches, bei den Lepidopteren und Hymenopteren, die kein Heterochromosom im männlichen Geschlecht besitzen, auf die Probleme der weiblichen Heterogametie, der Sammelchromosome, der Geschlechtsbestimmung und der Parthenogenese. An den Schluß stellen wir die weniger gleichmäßig oder unvollständig untersuchten Gruppen, wobei wir mit den Coleopteren beginnen, bei denen sich, trotz einer größeren Zahl von Untersuchungen, bisher noch nicht ein so einheitliches Bild gewinnen läßt wie bei den vorher genannten Gruppen.

Eine entsprechende Anordnung findet dann die Darstellung der Oogenese. Auch hier können wir die Orthopteren voranstellen, da sie, abgesehen von den Dermapteren, der eigentlichen Nährzellen entbehren, und werden dann die

Hemipteren, Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren, Coleopteren usw. besprechen. Außer den Nährzellen werden uns hier auch wieder die Chromosomenverhältnisse beschäftigen. Als besondere Erscheinung ist auch noch die Keimbahndetermination zu nennen.

Die Befruchtung ist bei den Insekten nur an einer kleineren Zahl von Objekten studiert worden, da hier die Erlangung und Verarbeitung des Materials meistens sehr schwierig, vielfach sogar unmöglich ist. Wir werden uns deshalb auf die Darstellung einzelner gut untersuchter Fälle bei den Dipteren, Lepidopteren und Hymenopteren beschränken können.

Erster Abschnitt:

Die Spermiogenese.

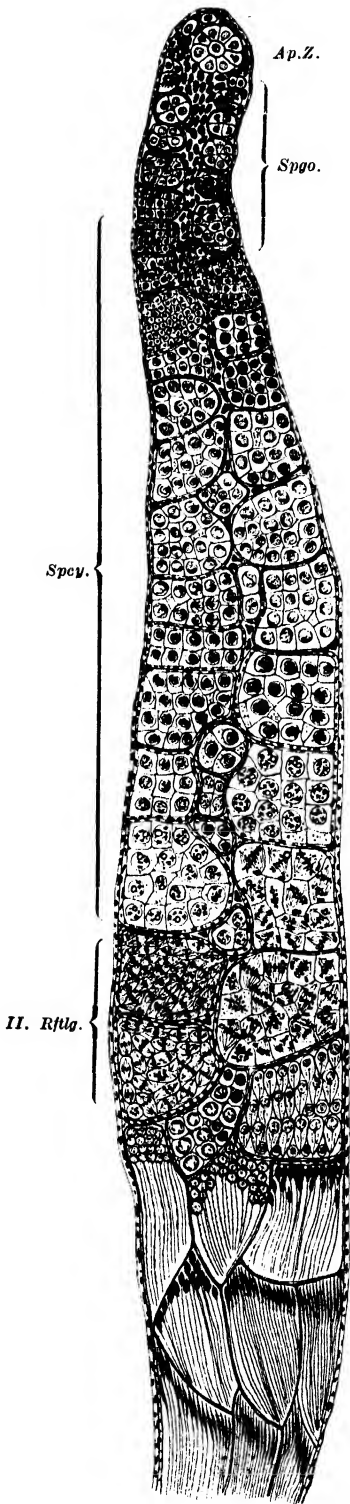
A. Allgemeiner Teil.

Bei allen bisher untersuchten Insekten erfolgt der Vorgang der Samenbildung in den von Follikeln umschlossenen Cysten der Hoden. Die Follikel sind mehr oder weniger langgestreckte Schläuche, die von einer gemeinsamen mehrschichtigen Bindegewebshülle umschlossen sind. In dieser Hüllschicht befindet sich ein durchweg lebhaft gefärbtes Pigment, das vielleicht als ein Stoffwechselprodukt angesprochen werden kann (K. Zick, 1911). Seine Färbung ist von Art zu Art verschieden, ohne daß man ihr eine biologische Bedeutung zuschreiben kann. So ist es, um nur einige Beispiele zu nennen, bei *Vanessa polychloros* L. gelb, bei *Vanessa io* L. braungelb, bei *Pieris brassicae* L. tiefrotviolett, bei *Oenieria dispar* L. rot, bei *Chrysopa vulgaris* Selzn. hochgelb, bei *Locusta viridissima* L. gelbgrün (Zick, 1911), bei *Decticus verrucivorus* L. und bei *Stenobothrus apricarius* L. orange.

Die Zahl der in einem Hoden vereinigten Follikel ist recht verschieden. Bei den Dipteren besteht der Hoden nur aus einem Follikel, bei den Lepidopteren in der Raupe, also vor der Verschmelzung der paarigen Hoden, aus je vier Follikeln. Hemipteren besitzen sechs Follikel in jedem Hoden, *Lepisma* hat zehn. In anderen Ordnungen, z. B. bei den Orthopteren und bei Hymenopteren ist die einen Hoden zusammensetzende Zahl von Follikeln sehr groß.

Innerhalb der Follikel sind die Samenbildungszellen zu einzelnen Cysten vereinigt. Jede Cyste ist von der anderen durch eine feine, aus Bindegewebszellen bestehende Membran getrennt. Bei den Schmetterlingen liegen die älteren Cysten frei in dem Innern der Follikel, während sie sonst dicht aneinandergepackt sind.

Die in einer Cyste vereinigten Geschlechtszellen stammen alle von demselben Urspermiogonium ab, ihre weitere Entwicklung schreitet fast durchweg in dem gleichen Rhythmus fort, so daß man die sämtlichen Zellen einer Cyste immer in dem gleichen Zustand der Kernruhe oder des Wachstums oder der Teilung findet. Infolge der gleichzeitig und gleichmäßig fortschreitenden Teilungen läßt sich die Zahl der einzelnen Geschlechtszellen einer Cyste in der Regel durch eine Potenz von 2 ausdrücken. So finden sich in den Cysten von *Pieris brassicae* L. $2^6 = 64$ Spermiocyten, in den Cysten verschiedener Orthopteren $2^8 = 256$ Spermiocyten und $2^{10} = 1024$ Spermiden und Spermien.



Die Ernährung der männlichen Geschlechtszellen erfolgt vermutlich durch die Cystenzellen. Bei der Hemipterengattung *Euschistus* beschrieb Montgomery (1910) besondere Nährzellen, stark verzweigte Zellen mit großen Kernen, die in den Winkeln zwischen Cystenwand und Follikelwand liegen, also den Zellen der Cystenwand zuzurechnen sind. Hierbei enthalten die mit großen Nährzellen ausgestatteten Cysten weit größere Spermiozyten und Spermien als die Cysten, in denen die Nährzellen klein sind. Als anderweitige Zellen mit besonderer nutritiver Funktion gelten auch die Apikalzellen in den Follikeln der Lepidopteren, Orthopteren und Dipteren.

Die Follikel sind an dem einen, verjüngten Ende blind geschlossen und öffnen sich am anderen Ende zu dem Vas deferens. Zwischen beiden Enden schreitet die Vermehrung und Reifung der Geschlechtszellen in einem solchen Sinne fort, daß die Urspermioγονien und Spermioγονien an dem blinden Ende liegen, nach dem Vas deferens zu folgen die Stadien des Wachstums, der Reifungsteilungen und der sich umbildenden Spermiden (siehe Fig. 1).

Wenn auch diese Anordnung nicht überall ganz so übersichtlich ist wie etwa bei den Feldheuschrecken, so erleichtert sie doch meistens die Altersbestimmung und damit die Srierung der Stadien.

Die Samenbildung beginnt schon in den ganz jungen Larven, indem die Hoden nach dem Auschlüpfen derselben aus dem Ei bereits Spermioγονien enthalten (Cholodkovsky, 1894; Ziek, 1911). In der ersten Zeit des Larvenlebens überwiegt die Ver-

Fig. 1.

Schematischer Längsschnitt durch den Hodenfollikel einer Feldheuschrecke. (Nach Davis 1908, zum Teil abgeändert, Original.)

Ap. Z. Apikalzelle, umgeben von primären Spermioγονien; Sppo. Zone der Spermioγονien; Spcy. Zone der Spermiozyten; I. Rftlg. Cysten mit Mitosen der I. Reifungsteilung; II. Rftlg. Cysten mit Mitosen der II. Reifungsteilung; Spd. Zone der Spermiden; Spz. Zone der Spermien.

mehrung der Spermiogonien. Gegen Ende der Larvenperiode setzt die Reifung der Spermiocyten ein, die Hoden des Imagozustandes sind entweder fast ausschließlich mit reifen Spermien erfüllt, oder sie enthalten daneben nur noch wenige Spermiogonienecysten und auch nur eine geringe Zahl von Spermiocyten- und Spermidienecysten.

In dem Verlaufe der Samenbildung sind zwei Hauptabschnitte zu unterscheiden: 1. die Spermiocytenogenese und 2. die Spermiogonienogenese. Spermiocytenogenese nennt man den ersten Entwicklungsabschnitt, der, von der Bildung der Urspermiogonien beginnend, bis zum Abschluß der Reifungsteilungen reicht, während die Spermiogonienogenese die Umformung der rundlichen Zelle zu der flagellatenförmigen, spitzkegelförmigen Samenzelle umfaßt; nach deren Abschluß ist das Spermium durch seine Gestalt und durch den Besitz des Schwanzes zu selbständiger Fortbewegung und zum Eindringen in das Ei befähigt.

1. Die Spermiocytenogenese.

Bekanntlich ist bei den Insekten nicht ein Keimepithel entwickelt, das die Geschlechtszellen hervorbringt. Sondern die Urgeschlechtszellen treten in der Embryogenese schon sehr frühzeitig als besonders differenzierte Zellen *sui generis* auf (siehe die Ausführungen von Hirschler im zehnten Kapitel dieses Handbuches, Bd. I, Seite 607–620).

In den jungen Larven also enthält der Hoden die Zellen bereits als Spermiogonien¹⁾. Die Spermiogonien machen zunächst eine größere Zahl von Vermehrungsteilungen durch, indem sie sich sechs- bis achtmal teilen. Die letzte Teilung liefert die Zellgeneration der Spermiocyten, in denen sich der Kern durch eigentümliche, als „Konjugation der Chromosome“ bezeichnete Umänderungen auf die Reifungsteilungen vorbereitet. Gleichzeitig zeigen die Spermiocyten ein nicht unerhebliches Größenwachstum der ganzen Zelle, wodurch der im Verlaufe der Vermehrungsteilungen verursachte Größenverlust wieder ausgeglichen wird. Die nun folgenden beiden Teilungen werden als die Reifungsteilungen bezeichnet, denn in ihnen verringert sich die diploide Chromosomenzahl auf die Hälfte, sie wird haploid, und dieser Vorgang ist analog der sich bei der Reifung der Eier durch die Ausstoßung der Richtungskörper abspielenden Chromosomenreduktion. Die Reduktion der Chromosomenzahl geschieht durch das Ausbleiben der sonst in allen Mitosen auftretenden Längsspaltung der Chromosome entweder in der ersten oder in der zweiten Reifungsteilung. Die aus der ersten Reifungsteilung hervorgehenden Zellen heißen die Praespermiden. Ihr Kern bildet meistens gar nicht das Ruhestadium aus, sondern die Telophasen der I. Teilung gehen häufig gleich in die Prophasen der II. Teilung über, aus der dann die Spermiden hervorgehen. Nuncmehr folgt keine weitere Teilung, sondern die Spermiden wandeln sich durch eine Reihe von verwickelten Umbildungsvorgängen in die reifen Spermien oder Spermatozoen um.

Die einzelnen Stadien zeigen eine Reihe von besonderen Eigentümlichkeiten, deren hauptsächlichste Probleme hier im voraus skizziert werden mögen.

¹⁾ Wir schließen uns hier an die kürzere, durch von Lenhossek (1906) eingeführte Terminologie an und schreiben Spermiogonien statt Spermatogonien, Spermiocyten statt Spermatocyten I. Ordnung, Praespermiden statt Spermatocyten II. Ordnung, Spermiden statt Spermatiden und Spermien statt Spermatozoen.

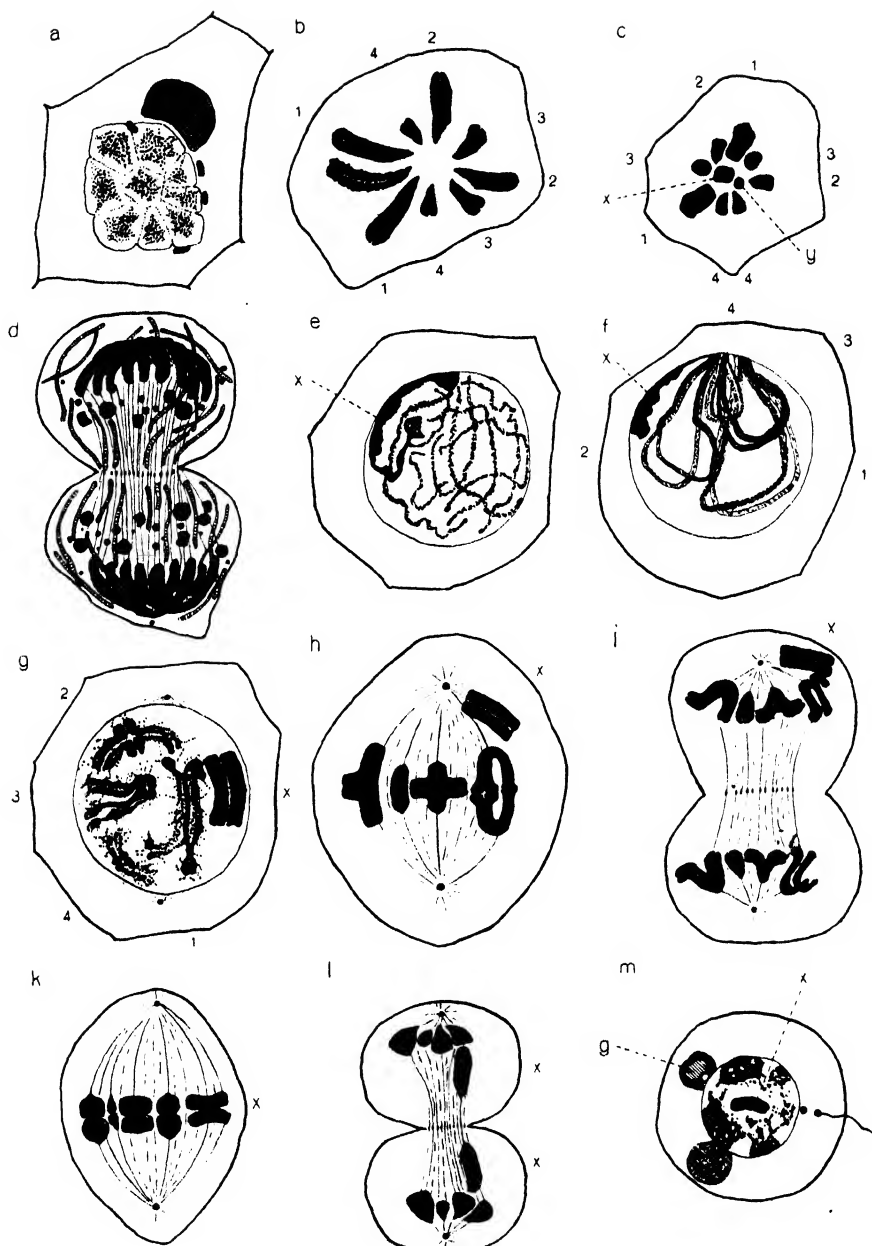


Fig. 2.

Schema der Spermiocytogenese (vorwiegend im Anschluß an die Verhältnisse bei den Orthopteren und Hemipteren, Original.)

a Spermatogonium. Der Kern im Ruhestadium, völlige Zerteilung des Chromatins, Andeutung der Chromosomenbezirke. Im Cytoplasma die zusammengeballten Mitochondrien; an diesen und an der Kernmembran die einzelnen Körner des Golgi-Kopsch-Apparates. — **b** Spermatogonienmitose der Orthopteren, Ansicht der Äquatorialplatte. Die Chromosome besitzen bereits den Längsspalt. Abgestufte paarige Größenanordnung der mit 1 bis 4 bezeichneten Autosome. — Das Monosom ist weniger stark verdichtet. — **c** Spermatogonienmitose der Hemipteren. Autosomenpaare 1—4 in paariger Größenabstufung, X, Y die Idiochromosome. — **d** Telophase einer Spermatogonienmitose. Spindelfasern mit Zellplatte, Kugeln und Doppelplatten des Golgi-Kopsch-Apparates. Mitochondrienfäden. — **e** Spermatocyte im Spiremstadium. Einzelne, ungleich lange, paarige Chromatinfäden, x Spiremfaden des Monosoms, stärker verdichtet. — **f** Bukettstadium oder Synapsis. Längskonjugation der Autosomenpaare 1—4

α) Die Spermiogonien haben meistens einen größeren, helleren Kern (Fig. 2a), in dem sich z. B. bei den Orthopteren und Dipteren die einzelnen Chromosomenbezirke auch im Ruhestadium mit einiger Deutlichkeit erkennen lassen. Im Cytoplasma der ruhenden Zelle liegt auf einer Seite die Masse der zu einem kugelförmigen Körper vereinigten Mitochondrien und außerdem der Golgische Apparat, der entweder in einzelnen Körnchen dem Mitochondrienhaufen und auch dem Kern anliegt (Fig. 2a) oder in einer besonderen Konkretion an einer anderen Stelle der Zelle vereinigt ist. Er ist identisch mit dem von den früheren Autoren als Sphäre, Idiozom, Nebenkern usw. bezeichneten Körper. Bei der Spermiogonienhistogenese der Hemipteren und Lepidopteren werden wir auf ihn genauer eingehen.

Die Spermiogonien machen mehrere, im ganzen sechs bis acht Teilungen durch. Die dabei auftretenden Mitosen unterscheiden sich nicht weiter von den Kernteilungsfiguren der somatischen Zellen. Sie beanspruchen aber nichtsdestoweniger besondere Aufmerksamkeit, weil in ihnen der Bestand und das Verhalten der diploiden Chromosome studiert werden kann. Damit wird die Grundlage für das Studium der eigentümlichen Chromatinverhältnisse der Spermiocyten und der Reifungsteilungen gewonnen. In den Vorbereitungsstadien der Teilungen, den Prophasen, tritt meistens ein Spirem auf, d. h. die Chromatinkörnchen reihen sich zu einem vielfach gewundenen Faden bzw. zu ebensoviel Fadenstücken auf, wie später einzelne Chromosome gezählt werden. Wo auch im Ruhekern die einzelnen Chromosomenbezirke erkennbar sind, erfolgt die Zusammenlegung der Chromatinkörnchen zu den Spiremfäden in diesen Bezirken. In dieser Erscheinung wird eine der stärksten morphologischen Stützen für die Individualität und Permanenz der Chromosome im Sinne Boveris gesehen (Wenrich 1916, bei *Phrynotettix magnus* Thom., Mohr 1914, bei *Locusta viridissima* L. u. a. m.). Durch fortgesetzte Verdichtung und Verkürzung der Spiremfäden entstehen die Chromosome. Unterdessen ist in dem Cytoplasma das Centriol sichtbar geworden, es teilt sich, die beiden Teilstücke wandern an die gegenüberliegenden Pole des Kerns, und die Kernmembran löst sich auf. Von den Centriolen aus breiten sich die Pol- und Spindelfasern der Mitose aus und — vermutlich unter deren Einfluß — ordnen sich die Chromosome in der Äquatorialplatte an. Damit beginnt die Metaphase der mitotischen Teilung. Die Chromosome der Äquatorialplatten zeigen fast durchweg eine charakteristische Anordnung und Gestalt. Am deutlichsten sind die charakteristisch unterschiedenen Formen bei den Orthopteren ausgebildet, hier findet man in derselben Äquatorialplatte V-förmige, stäbchenförmige und kugelige Chromosome. Wo sie sich durch erhebliche Größenunterschiede auszeichnen, wie bei den Orthopteren, liegen die größeren stets peripher; im Zentrum der Platte liegen entweder gar keine oder nur die kleineren (Fig. 2, b, c). Die paarigen ungleichen Heterochromosome der Hemipteren liegen in der Mitte (Fig. 2, c). In vielen Fällen, besonders bei den Hemipteren, Orthopteren und Dipteren, kann man die Metaphasen-

α das Monosom. — g Spermiocyte in der Diakinese. Verschiedene Formen der Tetraden 1-4. Das Monosom x nahezu völlig verdichtet und längsgespalten. — h Metaphase der I. Reifungsteilung. Das Monosom x ist vorausgeleitet. Verschiedene Formen der Tetraden. — i Anaphase der I. Reifungsteilung. Die sekundäre Spaltung der Chromosomen wird wieder sichtbar. — k Metaphase der II. Reifungsteilung. Das Monosom x teilt sich ebenfalls. — l späte Anaphase der II. Reifungsteilung. Nachhinken der beiden Monosomhälften xx. — m Spermiide. Im Kern sind die einzelnen Chromosome noch zu unterscheiden, das Monosom x ist noch völlig dicht. Im Cytoplasma die Centriolen mit Achsenfaden, Mitochondrienhaufen und Golgischen Körper g.

chromosome regelmäßig in eine Reihe von Gliedern mit abnehmender Größe ordnen, wobei jedes Glied durch ein Paar gleich großer Chromosome dargestellt ist. Dabei ist jedes Paar durch zwei Chromosome von annähernd derselben Form gebildet (Fig. 2, *b* und *c*). Die ständige Wiederkehr der gleichen Paare in den verschiedenen Spermiogonion- generationen ist eine weitere gute Stütze für die Lehre von der Permanenz und Individualität der Chromosome. Ja, noch weiter wird diese Ansicht gestützt, denn die gleiche Paarung und fast die gleiche Größe und Gestalt besitzen auch die Metaphasenchromosome in den Oogonienteilungen und den somatischen Mitosen bei derselben Spezies. In den späteren Spermiogonienteilungen vieler Dipteren (Metz 1916, Keuneke 1924) liegen die Partner jedes Paares parallel nebeneinander. — Die Zahl der diploiden Chromosome soll weiter unten etwas ausführlicher besprochen werden.

Bei den Orthopteren, bei einzelnen Dipteren, Hemipteren und Coleopteren ist die Normalzahl der Chromosome in den Spermiogonien nicht eine gerade, wie aus dem paarigen Auftreten der einzelnen Größenklassen hervorgehen müßte, sondern es ist ein Chromosom erkennbar, das keinen Partner hat und durch dessen Auftreten die diploide Zahl zu einer ungeraden wird. Dies ist das Heterochromosom, das auch mit den Namen accessorisches Chromosom, X-Chromosom oder Monosom bezeichnet wird (Fig. 2, *b*). Gelegentlich ist bei ihm auch eine weniger starke Verdichtung zu erkennen, es zeigt also hier schon die Heteropyknose (Gutherz). Dagegen haben die Hemipteren und Dipteren zwei paarige Idiochromosome (Fig. 2, *c*), die jedoch fast nie die gleiche Größe besitzen (bei *Oncopeltus fasciatus* Dall. sind sie gleich groß, vgl. E. B. Wilson 1912). Das abweichende Verhalten dieser paarigen Heterochromosome offenbart sich erst später in den Spermiocyten und in den Reifungsteilungen.

Während der Metaphase bildet sich ein deutlicher Längsspalt in jedem Chromosom aus (Fig. 32, *a*), auch in den Heterochromosomen. Unter gleichzeitiger Verkürzung der Spindelfasern wandern die Spalthälften während der Anaphase nach den beiden Polen der Spindel. In der Telophase rücken sie eng zusammen, so daß sie zunächst nicht mehr einzeln unterschieden werden können; später lösen sie sich dann wieder in die einzelnen Körnchen auf, die, auf einem Lingerüst unregelmäßig netzartig verteilt, für die Kernstruktur des sog. Ruhekernes charakteristisch sind.

In der Teilungsspindel unterscheidet man zentrale Fasern und Mantelfasern; es wird mehrfach behauptet, daß nur die Mantelfasern sich an die Chromosome anheften. Janssens (1924) beschreibt bei den Chromosomen der Feldheuschrecken besondere Endkörnchen, durch welche die Chromosome mit den Spindelfasern verbunden sind, und sieht sie als dauernde Bildungen an. Schon vor ihm hatte Mc Clung (1914, 1917) die These aufgestellt, daß der Ort und die Art der Faseranheftung ein charakteristisches und in allen spermiogenetischen Teilungen unveränderliches Merkmal der Chromosomorganisation sei. Stäbchenförmige Chromosome sind an ihrem Ende oder terminal (de Sinéty 1901), V-förmige Chromosome mit ungleich langen Armen an der Spitze subterminal, und V-förmige mit gleichlangen Armen median an die Faser angeheftet. Mc Clung (1917) hat an Stelle der Benennung terminal die Bezeichnung „telomitic“ und für subterminal und median die Bezeichnung „atelomitic“ (von $\tau\acute{\epsilon}\lambda\omicron\varsigma$ = Ende

und $\mu\acute{\iota}\tau\omicron\varsigma$ = Faser) eingeführt, doch sind diese Wörter nicht so allgemein üblich wie die ersteren. Nach Abschluß der Kernteilung bilden die Spindelfasern noch längere Zeit einen etwa hantelförmigen Körper, der sich zuerst zwischen den Telophasenkernen ausstreckt. In seiner Mitte entsteht aus feinen Körnchen die sog. Zellplatte, von welcher man annimmt, daß sie bei der nun folgenden Durchschnürung des Cytoplasmas die Bildung der neuen Zellwand vorbereite. Der Rest der Spindelfasern ist auch in den Tochterzellen noch längere Zeit hindurch sichtbar. Er ist häufig mit den Mitochondrien und anderen cytoplasmatischen Bildungen verwechselt worden.

Durch geeignete Fixationsmethoden lassen sich in den Spermiogonien auch die Mitochondrien und der Golgi-Kopsch-Apparat darstellen (Fig. 2, a). Erstere umgeben während der Teilung die Kernspindel in einem aus vielen einzelnen Körnerfäden bestehenden Bündel, das bei der Durchschnürung der Zelle, in annähernd gleiche Hälften zerteilt, in die Tochterzellen gelangt (Fig. 2, d). Es ist noch strittig, ob die Körnerfäden bei der Teilung aktiv wandern oder ob sie nur passiv mitgenommen werden. Der Golgi-Kopsch-Apparat verteilt sich in der Metaphase ebenfalls, aber in Form von einzelnen Körnchen und Kugeln (Fig. 2, d), er wird anscheinend ebenfalls passiv bei der Durchschnürung der Zelle in annähernd gleichen Hälften auf die Tochterzellen verteilt (Bowen 1920, 1922a).

β) Die Spermiocyten. Wir kommen nun zu der gegenwärtig am aufmerksamsten verfolgten Periode der Samenbildung. In ihr spielen sich langwierige und eigenartige Veränderungen an den Chromosomen ab, die für die Erklärung gewisser Vererbungserscheinungen von größter Wichtigkeit sind, nämlich die sog. Synapsis und die Konjugation der Chromosome. Nach der letzten Spermiogonienteilung beginnt ein deutliches Wachstum der Zellen, so daß die bisher stetig verringerte Größe der Zellen nun wieder zunimmt. Es ist jedoch auffallend, daß die Kerne der Spermiocyten nicht wie diejenigen anderer wachsender Zellen in den ausgeprägten „Ruhezustand“ eintreten. Das Chromatin verteilt sich zwar nach Beendigung der letzten Telophase in Form von kleinen Körnchen, aber bald ordnen sich die Chromatinkörnchen zu einem zarten knäuelartigen Faden an, der den ganzen Kern ausfüllt. Bei den Dipteren tritt der Knäuelfaden nicht in Erscheinung, das Chromatin „zerstäubt“ zu einer wolkigen Masse. Bei geeigneteren Objekten, z. B. bei den Hemipteren und besonders bei den Orthopteren, läßt sich aber erkennen, daß der Knäuelfaden nicht ein durchlaufendes Gebilde darstellt, sondern daß er aus ebenso vielen Stücken besteht, wie man diploide Chromosome zählt (Fig. 2, c). Wenigstens vertreten neuere Untersuchungen diese Deutung mit guter Begründung und unterstützen auch dadurch die Lehre von der Permanenz der Chromosome. Die dünnen Fäden nennt man mit Grégoire (1907) auch Leptotänfäden. Etwas später erscheinen die Fäden verdoppelt; damit ist das Diplotän- oder Amphitän- oder Zygotänstadium erreicht, das durch Verdickung und Verkürzung der Chromatinfäden in das Pachytänstadium übergeht. Von den Insekten zeigen vorzüglich die Orthopteren diese Stadien so deutlich, daß der Übergang von dem einen zum andern mit hinreichender Sicherheit verfolgt werden kann. Viel häufiger tritt aber an Stelle der diplotänen und pachytänen Fäden ein unentwirrbarer, stark verdichteter Chromatinklumpen auf, der von einer hellen Kernsaftzone um-

geben ist und im Zentrum oder an der einen Seite des Kernes liegt. Die Bildung dieses Chromatinklumpens wird oft als „Synapsis“ bezeichnet. Aus dem Synapsisknäuel entwickeln sich dann später die pachytänen Chromosomenfäden.

Die diplotänen und die pachytänen Fäden sind nicht mehr in der diploiden Zahl vorhanden, sondern wo man sie zählen kann, erkennt man, daß sie in der Hälfte der diploiden, also in der haploiden Zahl vorhanden sind. Es ist also schon hier die Zahlenreduktion der Chromosome eingetreten, die man Pseudoreduktion nennt, denn sie geschieht ohne eine Kernteilung und nimmt das Ergebnis der Reifungsteilungen vorweg. Die Pseudoreduktion wird jetzt allgemein durch die Zusammenlegung oder Konjugation von je zwei gleich langen Chromosomenfäden erklärt. Auch diese Konjugation bezeichnen viele Autoren mit dem Namen Synapsis, ohne Rücksicht auf eine etwa dabei auftretende oder nicht auftretende Chromatinverklumpung. Haecker (1907) und Mc Clung schließen sich dieser den Wortsinn umbiegenden Terminologie nicht an, sondern Haecker nennt den Vorgang der Chromosomenvereinigung „Syndese“, und Mc Clung schlägt den Ausdruck „Synizese“ vor, „um den Mißbrauch des Wortes Synapsis zu vermeiden“ (1905). Leider ist das Wort Synapsis trotzdem am meisten üblich geblieben.

An Stelle des dichten Synapsisknäuels findet man z. B. bei den Orthopteren ein Bukett von Fadenschleifen, in welchem die Einzel-fäden sich alle mit beiden Enden an derselben Stelle der Kernmembran anheften (Fig. 2, f). Buchner (1910) und Janssens (1924) vermuten als Ursache dieser auffallenden Orientierung der leptotänen bis pachytänen Fäden eine anziehende Wirkung des Centriols, das den Bukett-pol von außen berührt. In dem Bukettstadium, das schon im Leptotänstadium beginnt, vollzieht sich nun die bereits erwähnte Konjugation der Chromosome. Der Modus dieser Zusammenlegung ist noch nicht völlig geklärt. Früher neigte man vorwiegend zu der Annahme, daß sich je zwei Fäden mit einem freien Ende verbänden: Teleutosyndese, Metasyndese, Telosynapsis, endweise Konjugation. In neuerer Zeit wird nach dem Vorgange von A. und K. E. Schreiner, Janssens u. a. m. der zweite denkbare Modus, die seitliche Vereinigung: Parasyndese, Parasynapsis, parallele Konjugation, als typisch angesehen.

Die Entscheidung zwischen den beiden Konjugationsarten läßt sich durch das Studium der mikroskopischen Präparate nicht immer ganz sicher fällen. Daher hat der Streit der Meinungen lange hin- und hergeschwankt, und über die Berechtigung der beiden Auffassungen ist Jahre hindurch lebhaft diskutiert worden (R. Fick 1905, 1907, 1908, 1924, Goldschmidt 1908, 1917, Haecker 1907, 1910, Janssens 1909, 1924, Meves 1908, Mohr 1919, Th. H. Morgan 1911, 1921, E. B. Wilson 1912, 1924 (bei Cowdry 1924), E. B. Wilson und Th. H. Morgan 1921 u. a. m.).

In den Abbildungen Fig. 3 und 4 haben wir eine schematische Darstellung der Parallel- und der Endkonjugation gegeben (vgl. die Figurenerklärung). In den leptotänen und meistens auch in den pachytänen Fäden kann man häufig nur einen einzigen Längsspalt erkennen. Dieser kann die Grenze zwischen den beiden konjugierten Partnern darstellen, die meistens in der Diakinese noch deutlich hervortritt; er kann aber auch durch eine direkte Spaltung der Fäden ent-

standen sein und stellt dann den bei sonstigen Mitosen erst in der späteren Metaphase auftretenden, hier die Äquationsteilung auffallend früh vorbereitenden Spalt dar. Im Falle der endweisen Verbindung muß dann die

Chromosomengrenze durch einen Querspalt in der Mitte jedes Fadens repräsentiert werden, wie er auch wiederholt beschrieben wurde (Fig. 4, b, c). Ein Querspalt kann jedoch auch durch jene zufälligen Kontinuitätstrennungen vorgetauscht werden, die an gefärbten Chromosomen als Reagentienwirkung gelegentlich auftreten, ist also keineswegs als ein durchaus schlüssiges

Beweismittel einzuschätzen. Die Deutung des Längsspalt wird aber dann erleichtert, wenn jeder Chromosomfaden eine weitere Längsspaltung zeigt, die ihn auf jeder Seite des inneren, als primär bezeichneten Spalt noch einmal durchsetzt. Dann muß der innere, nur einmal vorhandene Spalt der

Chromosomengrenze entsprechen und heißt deshalb mit Recht der primäre. Die beiden anderen Spalte sind dann die, welche die spätere Äquationsteilung vorbereiten (Fig. 3, d), und heißen die sekundären Spalte. In der Insektenpermiogenese sind die sichersten Belege für diese Deutung von Wenrich (1916), Robertson (1916), Mohr (1914) und Janssens (1924) nach

Untersuchungen an den Spermiocyten verschiedener Orthopteren beigebracht worden. Mohr und Wenrich konnten auch die sukzessive parallele Aneinanderlagerung zweier Chro-

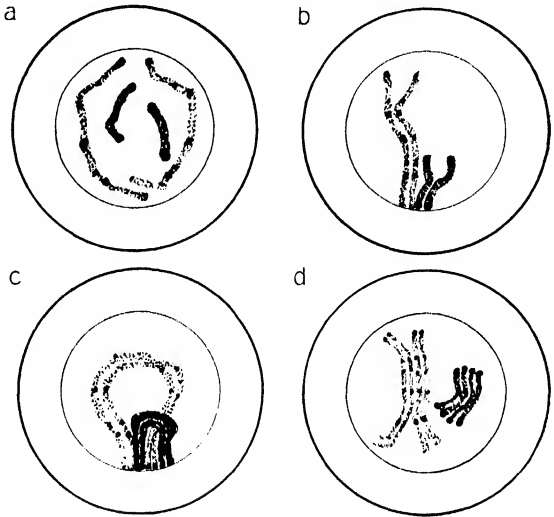


Fig. 3.

Schema der parallelen Konjugation der Chromosome (Original).

a einzelne Fäden. — b Anheftung der Fäden an einem Kernpol und Beginn der Syndese. — c Bukettstadium. Vollendung der Syndese. — d Auftreten des sekundären Längsspalt.

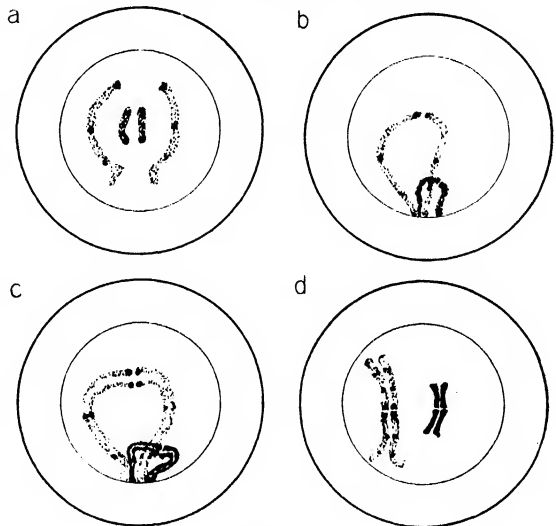


Fig. 4.

Schema der Endkonjugation (Original).

a einzelne Fäden. — b Polare Anheftung und Konjugation an dem freien Ende, Querspalt. — c auftretender sekundärer Spalt. — d Tetraden mit primärem Quer- und sekundärem Längsspalt.

mosomenfäden so gut wie lückenlos abbilden. Wenrich verfolgte besonders die für den Bau einzelner Chromosomenpaare charakteristischen Chromatinkörnchen und -knötchen. Janssens gibt mit Hilfe der von ihm entdeckten Endkörnchen ebenfalls eine geschlossene Serie von Bildern, die die parallele Aneinanderlagerung der leptotänen Fäden beweisen. So kann man sich heute auf den Standpunkt stellen, daß für eine nicht geringe Zahl von Insekten die Parallelkonjugation gut beglaubigt ist. Wir werden im speziellen Teil auf diese sehr interessanten Verhältnisse ausführlich eingehen. Die Annahme der parallelen Konjugation wird neuerdings aus theoretischen Gründen stärker vertreten (Janssens 1909, 1924, Morgan 1911, 1921), da sie allein die Möglichkeit bietet, mit Hilfe der „Chiasmatype“ den Faktorenaustausch zytologisch zu erklären. Doch scheint uns vom Standpunkte der Zellenlehre aus noch nicht genügend bewiesen zu sein, daß sie allein den regelmäßigen Typus der Synyzyse darstellt.

In jedem Falle sind also durch die Konjugation oder Synapsis je zwei Chromosome miteinander verschmolzen. Man nennt diese Doppelchromosome auch wohl „Dyaden“. Da jedoch jeder ihrer Partner eine nochmalige Spaltung zeigt, nennt man die jetzt vorhandenen Gebilde Tetraden oder Vierergruppen, auch wenn ihre Zusammensetzung aus vier Chromosomenhälften nicht so deutlich erkennbar ist wie etwa bei den Copepoden. Denn die pachytänen Fäden erfahren eine zunehmende Verdichtung ihrer Masse, sie färben sich daher mit Kernfarbstoffen sehr intensiv, und infolge der zunehmenden Zusammenziehung können schließlich an ihnen die einzelnen Teilstücke nicht mehr unterschieden werden. Diese Verdichtung geht während der Diakinese vor sich, in der die Vierergruppen im Kern unregelmäßig verteilt, meist an der Kernwand liegen (Fig. 2, g). Soweit die Tetraden von kurzen Chromosomen abstammen, kontrahieren sie sich zu kurzen Stäbchen, zu Kugeln, zu semmel- oder hantelförmigen Gebilden. Soweit sie von längeren Chromosomen herkommen, nehmen sie verschiedene eigenartige Gestalten an, wie Ringe, Kreuze, X-Figuren, 8-Figuren u. a. m.

γ) Die erste Reifungsteilung. Während der Diakinese erscheinen im Cytoplasma die beiden Centriolen, die bei günstigen Objekten auch schon im Bukettstadium erkennbar sind. Sie rücken jetzt auseinander, umgeben sich mit der Polstrahlung, und nachdem sie an der Kernmembran in diametrale Stellung gelangt sind, geht von ihnen, unter Auflösung der Kernmembran, die Spindelstrahlung aus. Die Tetraden ordnen sich in der Äquatorialplatte und werden in dieser geteilt (Fig. 2, h).

Es läßt sich bei den Insekten oft sehr schwer entscheiden, ob die erste Reifungsteilung die Reduktionsteilung ist; denn in den stark kondensierten Tetraden sind, wie oben erwähnt, die Chromosomengrenzen und Spaltungsebenen häufig verschwunden. Erfolgt die Trennung an der früheren Chromosomengrenze, so werden die in der Konjugation vereinigten ganzen Chromosome hier auseinandergeführt, die erste Teilung ist Reduktionsteilung („Praereduktion“). Dieser Fall kann für die meisten Insekten als gut beglaubigt oder doch als sehr wahrscheinlich gelten. Erfolgt die Trennung aber in dem sekundären Spalt, so werden hier die Spalthälften der Chromosome voneinander geschieden, und die Teilung ist eine einfache Äquationsteilung. In diesem Falle, der für viele Hemipteren als wahrscheinlich gelten kann,

erfolgt die Reduktion erst in der zweiten Reifungsteilung („Postreduktion“). Nach den Beobachtungen von Wenrich (1916) und Janssens (1924) besteht aber auch die Möglichkeit, daß die einzelnen Tetraden sich verschieden verhalten, indem in derselben Mitose die einen äquational und die anderen reduktional geteilt werden. Die Art der Teilung hängt dann von der Einstellung der Tetrade in der Äquatorialplatte ab, die dem Zufall überlassen sein dürfte.

δ) Die zweite Reifungsteilung. Aus der Telophase der ersten Reifungsteilung gehen in der Interkinese keine typischen Ruhekerne hervor. Die Chromosome werden vakuolisiert und zerteilen sich in einzelne Ausläufer und Körnchen, aber ihre charakteristische Form ist meistens noch erkennbar. Bald verdichten sie sich aufs Neue und treten zu der Äquatorialplatte der nächsten Mitose zusammen. Die Achse dieser Spindel steht senkrecht auf der Richtung der ersten Teilungsspindel. In der Anaphase trennen sich die Chromosomenhälften in dem bald nach oder schon während der Telophase der ersten Reifungsteilung auftretenden Spalt (Fig. 2, *i, k, l*). Da dieser — außer bei vielen Hemipteren — als der sekundäre Spalt angesehen wird, ist die zweite Reifungsteilung äquational, soweit sichere Beobachtungen vorliegen. Die hierdurch entstehenden Spermiden erhalten stets die haploide Chromosomenzahl. Es ist nirgends eine Beobachtung mitgeteilt, die gegen die Auffassung spricht, daß jedes dieser Spermidenchromosome das Viertel einer Tetrade, also die Hälfte eines diploiden Spermioocytenchromosoms darstellt. Bei sehr stark verdichteten Tetraden wäre ja eine Teilung unabhängig von dem primären oder dem sekundären Spalt nicht ausgeschlossen. Aber diese Annahme stände im Widerspruch zu allen deutlich analysierbaren Fällen und dürfte deshalb nicht in Frage kommen. Wir können mit der viel größeren Wahrscheinlichkeit rechnen, daß die beiden Teilungen immer in den beiden Spaltungsebenen erfolgen. Da die Chromosomenzahl der Spermiden stets haploid ist, findet also bestimmt eine Reduktionsteilung statt. Außerdem wird die Reduktion der Chromosomenzahl schon durch die synaptische Konjugation oder Pseudoreduktion in der Wachstumsperiode begonnen. Unter diesem Gesichtspunkt ist es nicht mehr von grundlegender Bedeutung zu entscheiden, ob die erste oder die zweite Reifungsteilung als die eigentliche Reduktionsteilung aufzufassen ist.

Die Normalzahl der Chromosome.

Bei allen Metazoen gilt die diploide Zahl der Chromosome als die Normalzahl. Sie tritt in allen sich teilenden Zellen einer Spezies bis auf wenige interessante Ausnahmen ganz konstant auf. Nur die beiden Reifungsteilungen der Keimzellen zeigen die haploide Zahl. Irgendwelche gesetzmäßigen Beziehungen der Normalzahl zur Taxonomie, wie sie von McClung (1905, 1914) vermutet wurden, sind nicht erkennbar. Zwar finden sich innerhalb derselben Ordnungen oft nahe bei einander liegende Zahlen, aber selbst die Arten der gleichen Gattung weisen verschiedene Chromosomenzahlen auf. Ein umfangreiches Vergleichsmaterial dafür bieten die Zusammenstellungen von E. Br. Harvey (1916 und 1920). Die größte Zahl von Chromosomen haben unter den Insekten die Schmetterlinge. So fand Doncaster (1914) bei der Geometride *Nyssa* (= *Ithysia*) *zonaria* Schiff. 112. *Phragmatobia fuliginosa* L. hat 56 (Seiler 1913, 1914), und *Lymantria*

dispar L. hat 62 (Seiler 1913), wie denn die meisten Lepidopteren über 50 Chromosome besitzen; nur *Philosomia Cynthia* Dru. (Dederer 1915) mit 26 und *Papilio rutulus* Bsdv. (Munson 1906) haben kleinere Zahlen.

Die kleinsten diploiden Zahlen findet man bei den Dipteren. Hier herrschen die Zahlen 6 (bei *Culex pipiens* L.) und 8 (bei *Drosophila melanogaster* Mg.) in vielen Arten vor. Eine noch kleinere Zahl, 4, ist nur einmal und zwar bei der Coccide *Icerya purchasi* Mask. gefunden worden (Pierantoni 1912, 1914). Im übrigen sind die diploiden Zahlen zwischen 12 und 32 am häufigsten. Auch in den Familien und Gattungen stellt die Chromosomenzahl nicht ein systematisches Kennzeichen dar. Denn nach den Zählungen von Metz (1914, 1916) bei 26 Arten der Gattung *Drosophila* finden sich eine mit 6, vierzehn mit 8 (unter diesen *Dr. melanogaster* Mg.), drei mit 10, eine mit 11, sieben mit 12 diploiden Chromosomen. Allein bei den Acridiiden liegt eine größere Übereinstimmung vor. Denn hier haben die meisten Arten 23 Chromosome in den Spermiogonien, die Gattung *Stenobothrus* besitzt in allen Arten 17 und die Tettiginen besitzen 13 Chromosome im männlichen diploiden Satz. Die von Mc Clung aufgestellte Regel, daß die Chromosomenzahl für die Systematik der Acridiiden ebenso wichtig sei wie der Besitz kurzer Fühler, kann also keine Verallgemeinerung finden. — Es ist auch möglich, daß innerhalb gewisser Arten sich Lokalrassen mit verschiedener Chromosomenzahl finden. Bei *Locusta viridissima* L. zählte Otte (1907) in Marburg a. L. 33, Mohr (1914, 1915) in Dröbak bei Oslo dagegen 29; bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. zählte vom Rath (1892, 1895) in Freiburg 12, Payne (1916/17) an Freiburger Material ebensoviel, dagegen an Neapeler Material 15 Chromosome, Voïnov (1925) unterscheidet als dritte die rumänische Rasse mit 14 bis 16 Chromosomen.

Sehr interessante Variationen der Chromosomenzahlen entstehen durch die Vereinigung von Autosomen untereinander und von Autosomen mit dem Heterochromosom, wie sie von Mc Clung bei Orthopteren gefunden sind. Ob diese „multiples“ sich mit den von Seiler bei den Lepidopteren beschriebenen Sammelchromosomen vergleichen lassen, ist schwer zu entscheiden. Wir kommen auf diese Erscheinungen und ähnliche Vorkommnisse bei den Hymenopteren sowie auf die „überzähligen“ Chromosome gewisser Hemipteren (*Metapodius*) und Orthopteren im speziellen Teil noch zurück.

Die Heterochromosome („accessorische“ Chromosome).

Als Heterochromosome bezeichnet man solche Chromosome, welche sich von den übrigen, die man zur Unterscheidung „Autosome“ nennt, „in Bezug auf die sich an ihnen abspielenden Prozesse in wesentlicher Weise unterscheiden. Charakteristische Größen- und Gestaltverhältnisse gegenüber den gewöhnlichen Chromosomen sind häufig, brauchen aber nicht vorhanden zu sein.“ Diese Definition von Gutherz (1907) kann auch heute noch als geltend angesehen werden. Um aber die Heterochromosome von den ebenfalls sich abweichend verhaltenden überzähligen Chromosomen und von den Sammelchromosomen zu unterscheiden, müssen wir die drei, ebenfalls schon von Gutherz aufgeführten Hauptphänomene, die für die Heterochromosome charakteristisch sind, hinzufügen, nämlich die „Heteropyknose“, die „Heterosyndese“ und die „Heterokinese“.

Heteropyknose besitzen die Heterochromosome, indem sie dauernd oder vorübergehend einen anderen Verdichtungsgrad annehmen als die Autosome. In den Spermiogonienteilungen der Orthopteren ist das Heterochromosom schon bisweilen erkennbar an seinem etwas weniger dichten Bau und der rauheren Oberfläche (Sutton 1900, McClung 1905, 1914, 1917, Wenrich 1916 u. a. m.; vgl. Fig. 2, a). In den Ruhekernen unterliegt es einer stärkeren Auflösung oder einer stärkeren Verdichtung als die Autosome. Vor allem auffallend ist die Heteropyknose in der Wachstumsperiode der Spermiocyten. Die Heterochromosome bilden hier keine leptotänen Fäden, sondern verdichten sich meist weit früher als die Autosome. In diesem Zustande sind sie oft als „Chromatinnucleoli“ beschrieben worden.

Die Heterosyndese kann verschieden auftreten. In allen den Formen, die nur ein unpaares Heterochromosom besitzen (Fig. 2 e, f), fehlt ihm der Partner und die Konjugation unterbleibt („Asyndese“). Dort wo paarige Heterochromosome auftreten, sind sie fast immer ungleich groß, während die konjugierenden Autosome stets gleich groß sind. Vor allem aber konjugieren die ungleichen paarigen Heterochrosomen erst viel später als die Autosome, nämlich erst bei der Einstellung in die Äquatorialplatte der ersten Reifungsspindel, wenigstens bei den Hemipteren.

Sehr charakteristisch ist endlich die Heterokinese, indem die Heterochromosome entweder früher oder später als die Autosome in die Anaphase der Reifungsteilungen eintreten. Das unpaare Heterochromosom der Orthopteren und mancher Hemipteren eilt in der I. Reifungsteilung den übrigen Chromosomen voraus (Fig. 2, h) und ist schon neben dem Centriol angelangt, wenn die Autosome erst beginnen, sich in der Äquatorialplatte voneinander zu trennen. Dagegen pflegt das Heterochromosom in der II. Reifungsteilung der Orthopteren „nachzuhinken“, indem sich seine beiden Spalthälften erst voneinander lösen, wenn die Autosome schon an den Kernpolen angelangt sind. Ähnlich verhalten sich die übrigen Typen. Ebenso charakteristisch wie das Nachhinken oder Vorauseilen ist für die Heterokinese die Erscheinung, daß die Heterochromosome in der einen Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Spindelpol wandern. Das erklärt sich leicht, wenn man weiß, daß die unpaaren Heterochromosome, aus Mangel an einem Partner, in den Spermiocyten nicht konjugieren können. In derjenigen Reifungsteilung, die als Äquationsteilung zu gelten hat, teilen sich auch die Heterochromosome (Fig. 2, k, l). Mohr (1914) will sogar das Verhalten des unpaaren Heterochrosoms in den Reifungsteilungen als „Indikator“ für die reduktionale oder äquationale Reifungsteilung gelten lassen, da das Heterochromosom als echtes Chromosom, trotz Heteropyknose und Heterokinese, die übrigen Schicksale der Chromosome teilt.

Man unterscheidet folgende Arten von Heterochrosomen: a) das Monosom (Montgomery 1906), das ist das unpaare, nur in der Einzahl vorkommende Heterochromosom. Es findet sich bei allen Orthopteren, bei den homopteren Hemipteren, bei einigen heteropteren Hemipteren (z. B. *Protenor*, *Pyrhocoris*, *Hydrometra*), bei einigen Dipteren (z. B. *Tephritis arviculae* L.), einigen Coleopteren und Neuropteren. b) Die Idiochromosome oder Diplosome, paarige, meist ungleiche Heterochromosome, die bei den heteropteren Hemipteren, den Dipteren

und einer größeren Zahl von Coleopteren vorkommen. Endlich c) die Mikrochromosome, welche stets besonders klein sind, in der Wachstumsperiode verdichtet bleiben und ebenso spät konjugieren wie die Idiochromosomen. Sie sind auf einige Hemipteren (Corëiden und Lygaeiden) beschränkt.

Das Monosom wird auch als X-Chromosom oder accessorisches Chromosom bezeichnet. Die paarigen Idiochromosome nennt man vielfach X- und Y-Chromosome, indem man das auch in den weiblichen Zellen vorkommende als X und das andere, nur in den männlichen Zellen auftretende, als Y bezeichnet.

Die Heterochromosome fehlen bei den Hymenopteren und den meisten Lepidopteren. Doch haben unter den letzteren die Männchen einiger Spezies ein Paar gleich großer Idiochromosome. Die Weibchen der Lepidopteren sind, wie die Vererbungsversuche lehren, heterozygot. Cytologisch wurde ein unpaares Heterochromosom bei den Weibchen von *Talaeoporia tubulosa* Retz und *Fumea casta* festgestellt (Seiler 1917b, 1920, 1921) und bei den Weibchen von *Abrazus grossulariata* L. (Doncaster 1914).

Nach der Auffassung von Gross (1912) sind die Heterochromosome degenerierende Chromosome. Als Zeichen der Degeneration sah er die Heteropyknose, Heterosyndese und Heterokinese an. Das Monosom ist nach seiner Ansicht in der Rückbildung schon weiter fortgeschritten und ursprünglich paarig. In der Tat gibt es bei *Syromastes marginatus* L. (Wilson 1909), *Phylloxera caryaeantis* und *Phyll. fallax* (Morgan 1909) und *Leptinotarsa signatocollis* Stål (Wieman 1910) ein aus zwei Elementen bestehendes X-Chromosom. Bei *Thyanta calceata* (Wilson 1909, 1911), *Gryllotalpa borealis* Burm. (Payne 1917), bei einigen Raubwanzen (Payne 1909, 1912) und bei *Cicindela* (Stevens 1906) ist der X-Partner der ungleichen Idiochromosome mehrteilig. Demgegenüber steht die große Mehrzahl der Fälle, wo das Monosom sicher unpaar auftritt und zwar, soweit beobachtet, in allen somatischen und generativen Zellen. Ebenso verhält sich in der Regel das X-Element der X Y-Chromosome. Das abweichende Verhalten der Heterochromosome in der Wachstums- und Reifungsperiode der Samenzellen ist jedenfalls kein sicherer Beweis für die Rückbildung. Die Annahme von Gross, daß die mit einem Heterochromosom ausgestatteten Spermien degenerieren und nicht zur Befruchtung kommen, ist durch sichere Beobachtungen nicht belegt.

Heterochromosome und Geschlechtsbestimmung.

Wir wiesen oben schon darauf hin, daß die Heterochromosome in der einen der beiden Reifungsteilungen ungeteilt zu dem einen Spindelpol wandern, so daß demnach nur die eine der Tochterzellen das betreffende Element erhält, während die andere leer ausgeht. Das Monosom der Orthopteren, der Homopteren und der meisten Coleopteren bleibt in der I. Reifungsteilung ungeteilt. Bei den Hemiptera heteroptera dagegen geht es in der II. Reifungsteilung ungeteilt in die eine Tochterzelle über. In allen gut erforschten Fällen teilt es sich aber in der anderen Reifungsteilung, also bei den zuerst genannten Insekten in der II., bei den Heteropteren in der I. Reifungsteilung. Ein durchaus entsprechendes Verhalten zeigen die paarigen ungleichen Idiochromosome. Sie gehen einmal ungeteilt zu den Spindelpolen — bei den Heteropteren in der II. Reifungsteilung, bei den Dipteren in der I. Reifungsteilung — und werden in der anderen Teilung ebenso gespalten wie die Autosome. Das Ergebnis ist in allen Fällen gleich. Es entstehen zwei verschiedene Arten von Spermiden, nämlich 1. die eine Hälfte der Spermiden erhält das Monosom, die andere nicht, oder 2. die eine Hälfte der Spermiden erhält das große

Idiochromosom oder X-Element, die andere das kleine Idiochromosom oder Y-Element.

Bei der Befruchtung müssen die aus den Spermiden hervorgehenden Spermien demnach zwei verschiedene haploide Chromosomensortimente mitbringen. In dem unter 1 genannten Falle besteht ihr Sortiment entweder aus dem Autosomensortiment a allein, oder es enthält außerdem noch das Monosom x ; schematisch ausgedrückt ergeben also sich folgende Chromosomensätze:

$$1. \quad a) \quad a. \quad \beta) \quad a + x.$$

In dem unter 2 genannten Falle sind folgende beiden Sortimente vorhanden:

$$2. \quad a) \quad a + y. \quad \beta) \quad a + x.$$

Die Untersuchung der diploiden Chromosomenzahlen hat aber bei allen Tieren, die in den Keinzellen das Monosom besitzen, ergeben, daß das Monosom in den somatischen Mitosen der Männchen ebenso wie in den Spermiogonien nur in der Einzahl vorhanden ist. Dagegen besitzen die zugehörigen Weibchen in allen somatischen Mitosen und in den Oogonien zwei, dem Monosom der Männchen gleiche, d. h. gleichgeformte und gleich große Chromosome (vgl. die Arbeiten von Mc Clung, E. B. Wilson, Davis, Mohr u. a. m.). Bei den Reifungsteilungen erhält daher jede Eizelle ein dem Monosom entsprechendes Chromosom und die Eier haben alle gleichmäßig denselben Chromosomensatz $a + x$. Für die Befruchtung entstehen dann folgende Möglichkeiten der Kombination:

	Spermium +	Eizelle =	Zygote
a) Chromosomensatz:	$a +$	$(a + x) =$	$2a + x = \text{♂}$
β) „	$(a + x) +$	$(a + x) =$	$2a + 2x = \text{♀}$

Die Spermien mit Monosom erzeugen also eine Zygote mit dem weiblichen Chromosomensatz $2a + 2x$, die Spermien ohne Monosom erzeugen dagegen eine Zygote mit dem männlichen Chromosomensatz $2a + x$. Das ist die einfache Folgerung aus den Feststellungen über den Chromosomensatz der mit oder ohne Monosom ausgestatteten oder ungleichartigen Spermien, und der gleichartigen Eier derselben Spezies. E. B. Wilson (1905) hat zuerst darauf hingewiesen, daß in diesem Chromosomenmechanismus der Schlüssel für die Lösung des Rätsels der Geschlechtsbestimmung liegt. Er konnte dann in der Folge auch zeigen, daß derselbe Mechanismus wirksam ist, wenn statt des Monosoms ein Paar von Idiochromosomen vorhanden ist. Denn bei den mit dem X Y-Paar ausgestatteten Hemipteren, Dipteren und Coleopteren besitzen die weiblichen somatischen Zellen stets das große Idiochromosom oder X-Element doppelt, dagegen fehlt in ihnen das kleine oder Y-Element. Dementsprechend enthalten die Eier immer den Chromosomensatz $a + x$. Bei der Befruchtung mit den Spermien, von denen, wie oben gesagt, die eine Hälfte den Satz $a + x$, die andere den Satz $a + y$ mitbringt, sind also folgende Kombinationen möglich:

	Spermium +	Eizelle =	Zygote
a) Chromosomensatz:	$(a + y) +$	$(a + x) =$	$2a + x + y = \text{♂}$
β) „	$(a + x) +$	$(a + x) =$	$2a + 2x = \text{♀}$

Hier ist derselbe Mechanismus der Chromosomenkombination vorhanden wie bei solchen Tieren, die nur das X-Chromosom besitzen, nur mit dem Unterschied, daß die das X-Element entbehrenden Spermien das Y-Element haben. Für die Geschlechtsbestimmung genügt aber, wie leicht erhellt, das X-Chromosom. — Im übrigen verweisen wir auf die erbkundliche Literatur, namentlich im Hinblick auf die cytologisch allein nicht zu entscheidende Frage, ob das „Geschlechtschromosom“ nur ein Kennzeichen des Geschlechtes ist, oder ob es geschlechtsbestimmende Erbfaktoren enthält (vgl. hierzu Bridges 1916).

Im speziellen Teil werden wir an geeigneter Stelle noch auf die mit den Heterochromosomen verbundenen Einzelprobleme der Parthenogenese und des Generationswechsels eingehen.

2. Die Spermiohistogenese.

Die Spermien der Insekten sind alle flagellatenförmig. Man kann an ihnen den Kopf und den Schwanz unterscheiden (Fig. 5, *k*). Der Kopf hat die Form einer sehr dünnen Spindel und ist entweder drehrund oder — z. B. bei den Locustiden — dorsoventral abgeflacht. Am vorderen Ende ist er wohl immer in ein spitz kegelförmiges Spitzenstück ausgezogen. Bei den Locustiden trägt dies zwei rückwärts gerichtete Widerhaken. Zwischen Kopf und Schwanz liegt das kugelige oder zylinderrörmige Mittelstück, das allerdings an den reifen Samenfäden — ebenso wie das Spitzenstück — häufig eine so starke Färbbarkeit annimmt, daß es von dem Kopf nicht unterschieden werden kann. Der Schwanz ist eine lange Geißel, die einen seitlichen Flimmersaum besitzen kann. Durch Maceration lassen sich in dem Schwanz mehrere Fibrillen nachweisen (Ballowitz, Toedtmann u. a.).

Die Form der Spermien der Insekten gleicht also im ganzen derjenigen vieler Wirbeltiere, Schnecken und anderer Tiere, bei denen die Spermiohistogenese so gut wie vollständig aufgeklärt ist. Diese Gleichheit der endgültigen Gestalt hat zu dem naheliegenden Analogieschluß geführt, daß die Histogenese bei den Insekten ebenfalls nach dem für die genannten Tiere geltenden Ablauf vor sich geht. Im Ganzen dürfte dieser Schluß berechtigt sein; im einzelnen muß er jedoch, wie jeder Analogieschluß, mit vorsichtiger Kritik angewendet werden.

Die Spermiden der Insekten und ihre Umwandlung sind in Fig. 5 schematisch dargestellt. Nach Abschluß der Telophase der zweiten Reifungsteilung können wir in ihnen außer dem Kern noch die Centriolen, den Mitochondrienhaufen und den „Golgischen Apparat“ erkennen (Fig. 2, *m*; Fig. 5, *a*). Der Kern der Spermiden zeigt eine im mikroskopischen Bild auffallende Auflösung der Chromosome. Das zuerst entstehende Netzwerk von feinen Chromatinkörnchen unterliegt einer weitgehenden Zerteilung, wobei zunächst die Peripherie dichteres Chromatin behält (Fig. 5*b*—*e*). Schließlich ist der ganze Kern von einer sehr schwach färbbaren, äußerst fein zerteilten Masse erfüllt, und die Spermiden dieses Stadiums fallen durch die helle Färbung ihrer Kerne deutlich ins Auge. Es muß künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben zu entscheiden, ob dabei die Chromatinkörnchen nur infolge ihrer geringen Größe die Fähigkeit verlieren, Farbstoffe zu binden, oder ob im Chromatin hier irgendeine kolloidale Zustandsänderung vor sich geht. Später streckt sich der Kern und gewinnt wieder an Färbbarkeit. Er besitzt in seiner endgültigen Gestalt ein starkes Lichtbrechungsvermögen und eine sehr auffallende Färbbarkeit (Fig. 5, *f*—*k*).

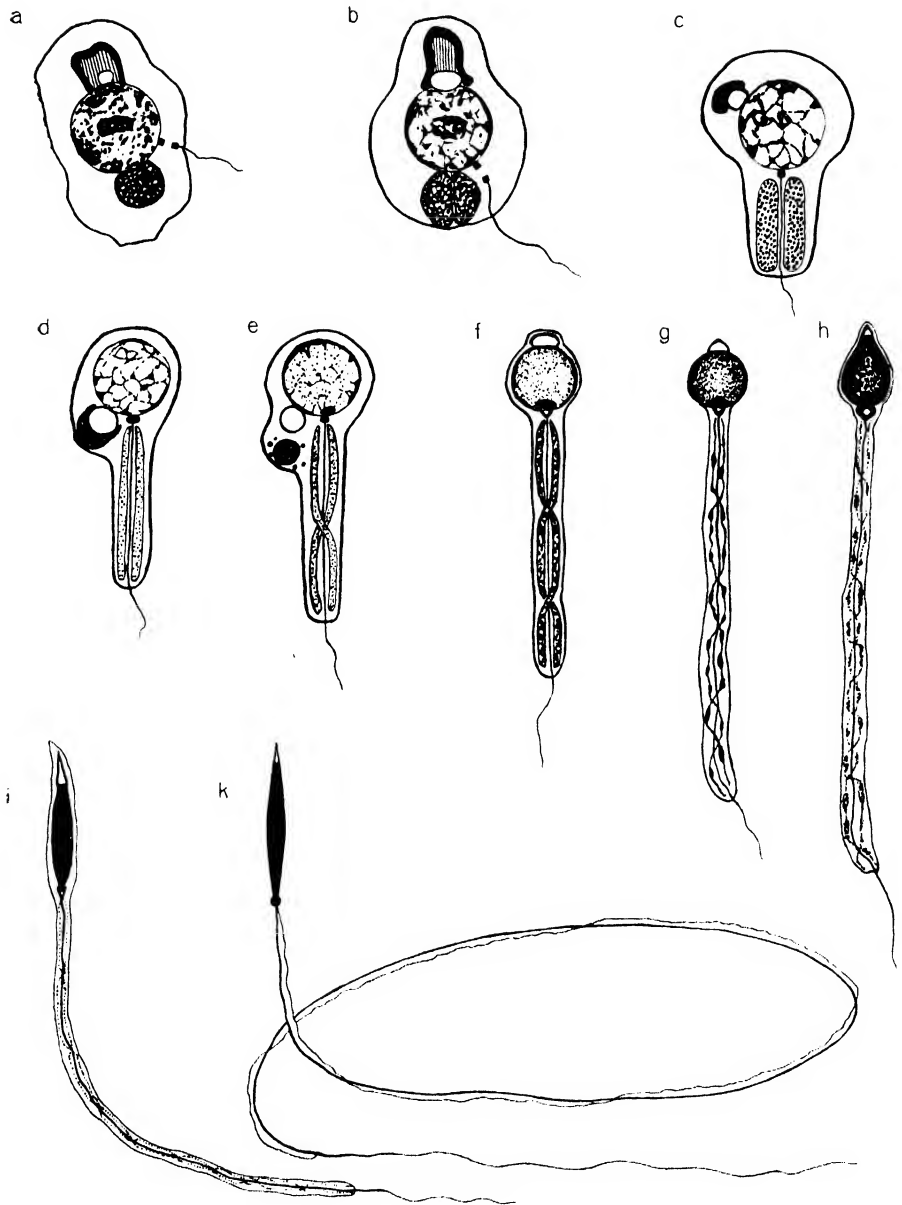


Fig. 5.

Schema der Spermiocytogenese (vorwiegend im Anschluß an die Verhältnisse bei den Hemipteren, Orginal).

a Spermatide mit Centriolen, Achsenfaden, Mitochondrienhaufen und Golgi-Kopsch-Apparat. — *b* Teilung des Mitochondrienhaufens, Annäherung der Centriolen an die Mitochondrien. — *c* Streckung der Mitochondrien, die jetzt den Achsenfaden umschließen; Verlagerung des Golgi-Kopsch-Apparates. — *d* und *e* Differenzierung des Golgi-Kopsch-Apparates in den Acroblast und den Restkörper, Ausstoßung des letzteren. Die Mitochondrien winden sich spirallig um den Achsenfaden. In *a—e* fortschreitende Auflösung des Chromatins. — *f* Beginn der Chromatinverdichtung, besonders in der Nähe des Centriols. Endgültige Lage des Acroblasts am vorderen Kernpol. — *g* und *h* Weitere Chromatinverdichtung, Umbildung des Mittelstücks, spirallige Mitochondrienfäden, Streckung des Kopfes und des Schwanzes. *i* Spermatide kurz vor der Vollendung des reifen Spermiums. Cytoplasmahülle um den Kopf wieder deutlicher. — *k* reifes Spermium, Schwanz mit Achsenfaden und Flimmersaum.

Das Monosom zeigt, wo es auftritt, seine Heteropyknose auch noch in den Spermiden. Es fällt erst erheblich später der Auflösung anheim als die übrigen Chromosome (Fig. 5, *a, b*).

Die Centriole der meisten Insekten pflegen in der Telophase der letzten Reifungsteilung unsichtbar zu werden. Das später in den Spermiden auftretende Körnchen, von welchem dann der Achsenfaden auswächst, kann also nur unter Vorbehalt als das Centriol angesehen werden. Nur bei den Lepidopteren ist der Zusammenhang sichergestellt. Denn hier wächst der Achsenfaden schon in den Spermio-cyten von den Centriolen aus in den freien Mittelraum der Cysten hinein und bleibt auch während der Reifungsmitosen mit ihnen verbunden (Meves). Das oder die als Centriol anzusehenden Körnchen legen sich in den Spermiden an den Kern an und bilden unter verschiedenartigen Gestaltsveränderungen das Mittelstück (Fig. 5, *a—k*).

Die Mitochondrien gehen von den Spermiogonien, wo wir sie oben schon erwähnten, über die Spermio-cyten und Prä-spermiden auf die Spermiden über. Nach der letzten Telophase ballen sie sich zu einem kugelförmigen Haufen zusammen, zeigen während der „Umlagerung“ und „Streckung“ mannigfaltige Strukturänderungen und umgeben schließlich den Achsenfaden in langgestreckten Strängen (Fig. 5, *a—i*). Ein Teil von ihnen scheint mit dem Cytoplasma von der Spermiide abgestoßen zu werden, der Rest scheint sich in Form von spiraligen Fäden um den Achsenfaden zu legen (Fig. 5, *e—i*). Doch ist diese von R. Bowen (1920, 1922) für die Hemipteren- und von Gatenby (1917f.) für die Lepidopterenspermiogenese begründete Anschauung noch nicht bei allen Insekten nachgeprüft worden.

Das Spitzenstück soll aus der „Sphäre“ (Idiozom) der Spermiden entstehen. R. Bowen (1920, 1922, 1924) hat jedoch nachgewiesen, daß bei den von ihm untersuchten Hemipteren, Orthopteren und Lepidopteren die als Sphäre angesehene Bildung, deren Ableitung von dem hellen, die Centriole umgebenden Hof bei den Insekten bisher nirgends sicher verfolgt werden konnte, eine besondere cytoplasmatische Bildung darstellt. Bowen identifiziert sie mit dem Golgischen Apparat, der auch in den übrigen Generationen der männlichen Keimzellen auftritt. Der Golgi-Apparat erfährt in der Spermiohistogenese nicht allein eine komplizierte Umlagerung (Fig. 5, *b—f*), sondern auch eine innere Umbildung, indem sich aus ihm ein helles, stark lichtbrechendes Bläschen absondert, das endlich in das Spitzenstück oder Acrosom umgeformt wird (Fig. 5, *a—k*). Der stärker färbare Rest des Golgi-Apparates wird aus der Zelle ausgestoßen (Fig. 5, *d, e*).

Die hier etwas schematisiert gegebene Übersicht über die Schicksale der Mitochondrien und des Golgi-Apparates kann noch nicht den Anspruch erheben, für die Spermiohistogenese aller Insekten zu gelten. Dafür sind die bisher von den Autoren mitgeteilten Beobachtungen noch zu lückenhaft und zum Teil auch zu widerspruchsvoll. Die beiden genannten cytoplasmatischen Bildungen lassen sich nur durch ganz spezielle Fixierungs- und Färbemethoden darstellen. Bei der alleinigen Anwendung der allgemeinen Methoden sind sie oft nicht richtig erkannt oder auch miteinander verwechselt worden. In der älteren Literatur spielten sie unter der Bezeichnung „Nebenkern“ eine recht unklare Rolle. Es scheint uns aber, wenn wir die oft schwer miteinander zu vereinigenden Mitteilungen der übrigen Forscher mit der von Gatenby und Bowen vertretenen Auffassung vergleichen, daß sich die einzelnen Angaben ohne wesentliche Schwierigkeiten unter dem oben angeführten und in Fig. 5 dargestellten Schema miteinander zu einem leidlich gut einleuchtenden Gesamtbild vereinigen lassen. Wir werden in den einzelnen Abschnitten des

speziellen Teils noch wiederholt auf diese cytologisch recht interessanten Bildungsvorgänge zurückkommen.

Der Schwanz der Spermien besteht aus dem Achsenfaden und aus verschiedenen Fibrillen (Ballowitz). Bei den meisten Insekten besitzen die Spermien einen den Schwanzfaden verbreiternden Flimmersaum (Fig. 5, *k*). Bowen (1924) rechnet den von einem Flimmersaum gebildeten und mit eingelagerten Mitochondrien versehenen Teil des Schwanzes noch zum Mittelstück.

Vielfach sind die reifen Spermatozoen zu Bündeln vereinigt, oder sie bilden noch engere Verbände, die Spermiozeugmen, wie sie bei Libellen und Käfern vorkommen. Ihre Übertragung auf die Weibchen geschieht vielfach in Spermatophoren.

B. Spezieller Teil.

I. Die Spermiogenese der Geradflügler.

Die männlichen Keimzellen der Orthopteren zeigen in vieler Hinsicht die klarsten und übersichtlichsten Entwicklungsverhältnisse. Vor allem erlauben die verhältnismäßig großen Kerne mit ihrer mäßigen Zahl von Chromosomen recht subtile Studien über das Verhalten der färbbaren Kernsubstanzen während der ganzen Spermiocytenogenese. Die Chromosome bleiben ebenso in den Ruhekernen der Spermiogonien wie in den Stadien der Wachstumsperiode in den Spermiocyten mehr oder weniger deutlich gesondert, ohne in der sogenannten Synapsis sich zu einem unentwirrbaren Klumpen zusammenzuballen. Sie zeigen auch in den Kernteilungsfiguren eine sehr klare Größensortimentierung mit konstanter paariger Anordnung. Die Schicksale des Monosoms lassen sich in allen Perioden klar verfolgen. Aus diesen Gründen gehört die Spermiogenese der Orthopteren zu den bevorzugtesten Objekten der karyologischen Forschung und hat eine recht reichhaltige Literatur hervorgerufen. Zwar ist noch nicht in allen Punkten die volle Übereinstimmung der Autoren festzustellen, aber im ganzen läßt sich doch ein abgerundeteres Bild entwerfen als in der Spermiogenese der meisten übrigen Insektenordnungen. Deshalb stellen wir, wie in der Einleitung bemerkt, die Spermiogenese der Orthopteren als ein Paradigma zuerst dar.

a) Der Bau des Hodens.

Die männliche Gonade der Orthopteren setzt sich aus 30 oder mehr Follikeln zusammen und besteht aus einzelnen, am Vas deferens aufgereihten, traubig angeordneten Schläuchen (Fig. 6), oder noch häufiger, wie in Fig. 7 dargestellt ist, aus einem Paket von Hodenschläuchen. Die Schläuche oder Follikel sind von einer gemeinsamen zarten Tunica umgeben und laufen einander fast parallel oder sind zu einem annähernd kugelförmigen Körper zusammengeschlossen. In der Bindegewebshülle des Hodens befindet sich ein lebhaft gefärbtes Pigment, das der Gonade eine gelbliche, grünliche oder orangeartige Farbe verleiht. Jeder Schlauch beginnt mit einem spitzeren, blind geschlossenen Ende und erweitert sich allmählich, bis er in das Vas deferens einmündet. Für die rechte und für die linke Hälfte des Hodens ist zunächst je ein besonderes Vas deferens vorhanden (Fig. 7).

Die feine bindegewebige Wand jedes Follikels umschließt die Cysten mit den Keimzellen. Allerdings bilden sich die Cysten erst aus, nachdem die ersten Vermehrungsteilungen der Spermiogonien vor sich gegangen sind.

Die verschiedenen Generationen der Keimzellen sind hintereinander angeordnet, indem die jüngsten am blinden Ende, die ältesten am Vas deferens liegen (Fig. 8).

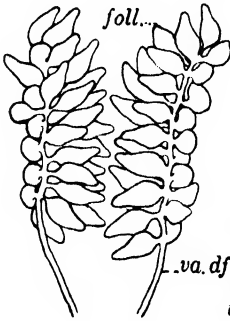


Fig. 6.

Hoden von *Acridium* (nach Snodgrass, aus Robertson 1916).

foll. Follikel; va. df. Vas deferens.

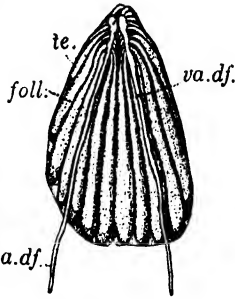


Fig. 7.

Hoden von *Dissosteira carolina* L. (nach Snodgrass, aus Robertson 1916).

foll. Follikel; te. Hoden; va. df. Vasa deferentia.

An der Spitze liegen zunächst die primären Spermiogonien (Urspermiogonien), in ihnen die Apikalzelle. Dann folgen die sekundären Spermiogonien, die wie alle weiteren Zellgenerationen von bindegewebigen Cysten umgeben sind. Alsdann reihen sich die Generationen der Wachstumsperiode (Spermiocyten) und der Reifungsperiode (Reifungsteilungen, Spermiden) an, und den Schluß machen die reifen Spermien.

Der Raum, der von den verschiedenen Stadien eingenommen wird, richtet sich nach dem Lebensalter der Männchen. Während der Brunstperiode im Spätsommer finden sich die Follikel vorwiegend von Spermien erfüllt, während bei Larven und Nymphen die Spermiogonien und die Spermiocyten der Wachstumsperiode vorherrschen. Zum Studium der Spermiogonien müssen die Gonaden der Larven in Ländern der gemäßigten Zone schon im Juni und Juli fixiert werden (Näheres s. Mohr, 1914 und M. Eisentraut, 1926).

b) Die Spermiocytenogenese.

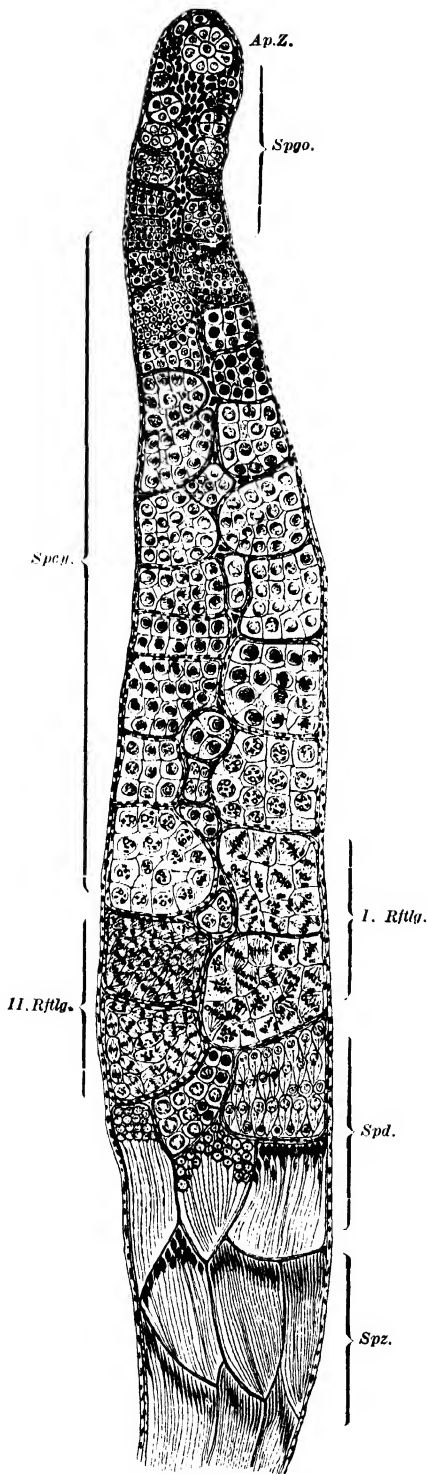
1. Die Apikalzelle.

Die Apikalzelle am blinden Ende des Follikels besitzt bei *Locusta viridissima* L. reichliches Cytoplasma mit Mitochondrien und einen chromatinärmeren Kern, der etwas kleiner ist als die Spermiogonienkerne und einen deutlichen Nucleolus besitzt (Fig. 9, oben). Sie zeigt nie Teilungsfiguren, und auch sonst liegt kein Beweis dafür vor, daß sie die Mutterzelle der Spermiogonien wäre (Gérard 1909). Sie scheint eine somatische Zelle zu sein (Schellenberg 1913), vielleicht eine speziell differenzierte Bindegewebszelle (Mohr 1914). Möglich ist auch, daß die Apikalzelle eine Rolle bei der Ernährung der sie umgebenden Spermiogonien spielt, da sie mit dieser durch plasmatische Ausläufer verbunden ist. Dabei ist bemerkenswert, daß die Mitochondrienhaufen der Spermiogonien regelmäßig der Apikalzelle zugewendet sind (vgl. Fig. 76, A Seite 899).

In jedem Falle dürfte ebenso wie die Herkunft auch die Bedeutung der Apikalzelle bei den Orthopteren noch ungeklärt sein.

2. Die primären Spermiogonien.

Um die Apikalzelle herum liegen die primären Spermiogonien in meist einfacher Schicht, so daß sie eine Rosette bilden. Hauptsächlich



Handbuch der Entomologie, Bd. I.

diese Anordnung unterscheidet sie von den sekundären Spermioyonien; daneben ist zu erwähnen, daß sie etwas größer sind als die letzteren.



Fig. 9.

Locusta viridissima L., drei primäre Spermioyonien mit Apikalzelle (oben). Auflockerung des Chromatins, Chromosomenbezirke in den Spermioyonien. (Nach Mohr 1914.)



Fig. 10.

Dissosteira carolina L., primäres Spermioyonium mit gelapptem Ruhekerne. (Nach Davis 1908.)

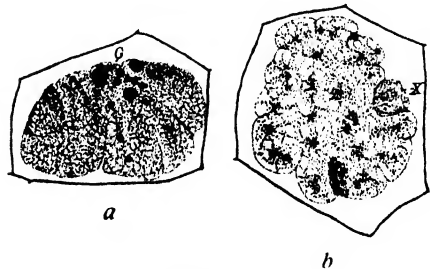


Fig. 11.

Phrynotettix magnus Thom., primäre Spermioyonien; Ruhekerne mit stärkster Verteilung des Chromatins. *a* Seitenansicht, *b* optischer Querschnitt, *X* das Monosom. *G* Polkörnerchen. (Nach Wenrich 1916.)

Fig. 8.

Schematischer Längsschnitt durch den Hodenfollikel einer Feldheuschrecke. (Nach Davis 1908, Hodenfollikel von *Dissosteira carolina* L., zum Teil abgeändert. Original.)

Ap. Z. Apikalzelle. — *Spgo.* Zone der Spermioyonien. — *Spcy.* Zone der Spermiozyten. — *I. Rflg.* Cysten mit Mitosen der I. Reifungsstellung. — *II. Rflg.* Cysten mit Mitosen der II. Reifungsstellung. — *Spd.* Zone der Spermiden. — *Sp.* Zone der Spermien.

Ihr Kern ist oft unregelmäßig gelappt (Fig. 9, 10, 11, 12) und zeigt selbst in den Ruhestadien noch eine deutliche Sonderung der Chromatinteilchen in einzelne Bezirke, die als ein Zeichen für die dauernde Individualität der Chromosome gedeutet werden (Fig. 9—12).

Bei den Prophasen vor der Mitose sammelt sich das Chromatin zu spiraligen Fäden innerhalb dieser Bezirke (Wenrich 1916) (Fig. 11);

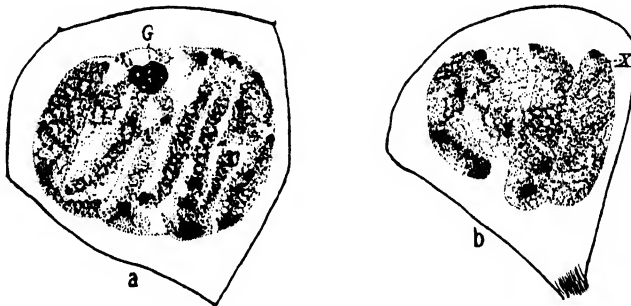


Fig. 12.

Phrynotettix magnus Thom., primäre Spermiogonien. Früheste Prophase mit beginnender Spiralenbildung der Chromosomen; *a* und *b* sind nach zwei aufeinander folgenden Schnitten durch dieselbe Zelle gezeichnet. *G* Polkörnchen, *X* Monosom. (Nach Wenrich 1916.)

allerdings ist bei *Locusta* nach Mohr (1914) eine Spiralstruktur nicht zu erkennen. In den späteren Prophasen und Telophasen (Fig. 13—17) sind die Chromosome vor und nach ihrer stärksten Verdichtung in bläschenförmigen Höhlungen des Cytoplasmas gelegen. Ähnliche Erscheinungen werden besonders auch in den sekundären Spermiogonien

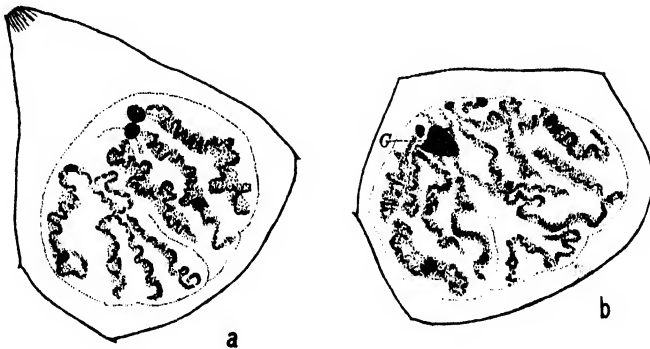


Fig. 13.

Phrynotettix magnus Thom., primäres Spermiogonium, nach zwei Schnitten durch dieselbe Zelle. Frühe Prophase, Bildung der feinen spiraligen Chromatinfäden. *G* Polkörnchen. (Nach Wenrich 1916.)

vielfach beschrieben. Man kann sich mit Vejdovsky (1912) fragen, ob es sich nicht um Schrumpfungsbilder handelt. Diese Ansicht wird jedoch von den Autoren, die dieser Frage näher getreten sind, entschieden abgelehnt (Wenrich 1916, Mohr 1914). Wenrich führt gegen die Annahme einer Schrumpfung folgende Gründe an: Erstens sind die Chromosome in den Bläschen größer als in der Metaphase. Zweitens ist die hyaline Region zwischen Cytoplasma und Chromatin stärker

lichtbrechend, als das Plasma, was bei einem durch Schrumpfung entstandenen Hohlraum nicht der Fall sein könnte. Drittens vergrößern

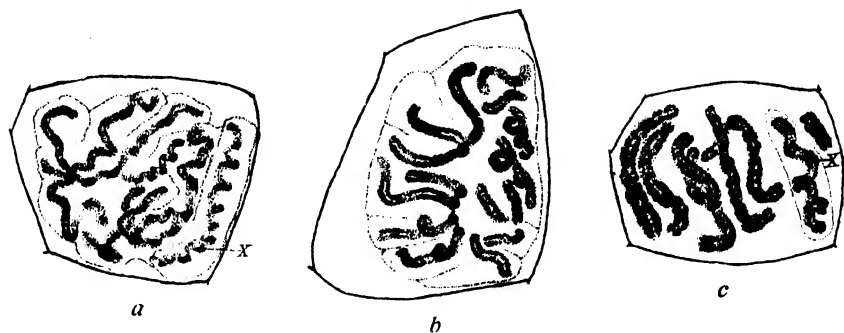


Fig. 14.

Phrynotettix magnus Thom. *a, b, c*: primäre Spermiogonien, spätere Prophase. Chromosome, z. T. in gesonderten Bezirken. Das Monosom X in deutlich abgetrenntem Bläschen (in *a* und *c*). Beginnende Längsspaltung der spiraligen Chromosomenfäden. (Nach Wenrich 1916.)

sich Chromosom und Bläschen auf Kosten des Cytoplasmas. Endlich stehen die Bläschen untereinander zum Teil in Verbindung (Fig. 16, *b* und *c*). Diese Gründe, zusammen mit der Häufigkeit der Bläschenbildung bei den verschiedensten Saltatorien, sprechen allerdings durchaus für die dauernde Erhaltung der Chromosomenindividualität, wenn auch vielleicht mehr im Sinne der Hypothese der Achromatinerhaltung.

Das Heterochromosom zeigt sich besonders deutlich in einem gesondert abgegrenzten Bläschen und fällt in allen Stadien durch seine Heteropyknose auf (Fig. 12, 14, 15, 16, 17). Allerdings verhält es sich nicht bei allen Objekten gleichmäßig, wenigstens ist es bei *Locusta viridissima* L. in den primären Spermiogonien noch nicht zu erkennen. Im übrigen läßt sich schon in der Äquatorialplatte auch der primären Spermiogonien die später zu



Fig. 15.

Phrynotettix magnus Thom., Metaphase der primären Spermiogonien. Heteropyknose des Monosoms X. (Nach Wenrich 1916.)

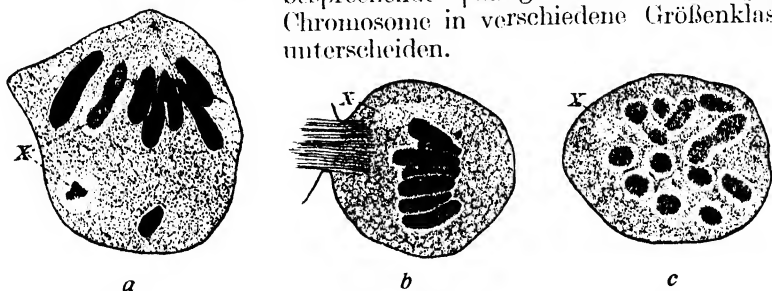


Fig. 16.

Phrynotettix magnus Thom., primäre Spermiogonien. *a* Anaphase, *b* und *c* Telophasen. Die Autosome sind in *b* und *c*, das Monosom X in *a, b* und *c* von besonderen Bläschen umgeben. Heteropyknose des Monosoms. (Nach Wenrich, 1916.)

Die primären Spermiogonien sind von vielen kleinen Bindegewebszellen umgeben, die bei den Acridiern nach Davis (1908) eine Art „Rhachis“ bilden (Fig. 8). Diese Bindegewebszellen liefern die Umhüllungen der Cysten, wie sie sich um die Spermiogonien bilden, indem sich schon um die primären Spermiogonien Bindegewebsstränge schieben und dadurch die Cysten abschnüren. Auch die Cystenwandzellen teilen sich mitotisch. Die Zahl der von einer Cyste umschlossenen Keimzellen ist zunächst sehr klein, wie es scheint aber nicht konstant. Sie vergrößert sich dann in der Vermehrungsperiode durch fortgesetzte Teilungen in geometrischer Progression. Wenn wir mit Schellen-

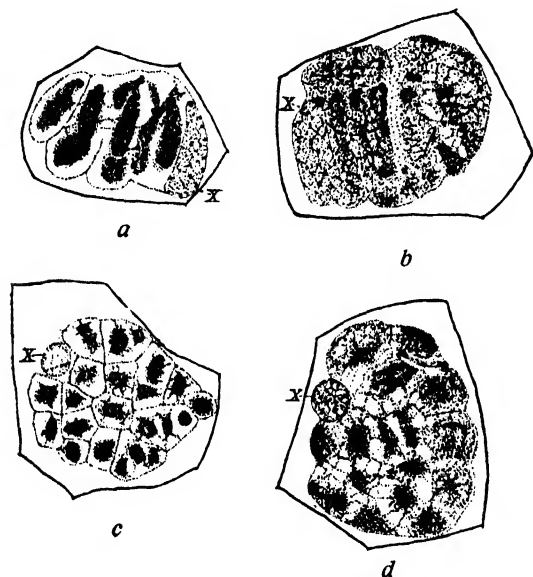


Fig. 17.

Phrynotettix magnus Thom., primäre Spermiogonien in späten Telophasen. *a* und *b*: die Bläschen um die Chromosome sind noch vorhanden, *c* und *d*: die Bläschen sind mit fortschreitender Auflockerung des Chromatins verschwunden. Das Monosom *X* liegt außerhalb des Kerns (*a, b, c*) und zeigt Heteropyknose. (Nach Wenrich 1916.)

den sein können. Janssens (1924) unterscheidet bei *Chorthippus parallelus* Zett. drei Typen: *a*) Cysten mit ca. 256 Spermien, die 64 Spermiocyten, also sechs gonialen Teilungen entsprechen; *b*) Cysten mit ca. 512 und *c*) solche mit ca. 1024 Spermien, die 128 bzw. 256 Spermiocyten und bzw. sieben oder acht gonialen Teilungen entsprechen.

Alle Spermiogonien einer Cyste befinden sich in dem gleichen Zustand der Ruhe oder Teilung, während später in den Cysten der Spermiocyten alle Zustände der Prophasen, Metaphasen und Telophasen der I. Reifungsteilung nebeneinander vorhanden sein können. Diese Erscheinung mahnt zur Vorsicht bei der Serierung der späteren Stadien.

berg (1913) und Carroll (1920) annehmen, daß alle Spermiogonien in einer Cyste von derselben Mutterzelle abstammen, erklärt sich auch die arithmetische Regel, daß die Zahlen der in älteren Cysten enthaltenen Keimzellen stets Potenzen von 2 sind. Schon Sutton (1902) fand bei *Brachystola magna* Gir. neun Generationen, ebenso Schellenberg (1913). In die neunte Generation fallen das Wachstumsstadium und die Vorbereitung der I. Reifungsteilung, eine Cyste enthält dann normal 256 Zellen (Schellenberg 1913, Robertson 1916). Allerdings zählte Carroll (1920) bei der Oedipodide *Camnula pelucida* Scudd. nur 64 Spermiocyten in jeder Cyste, so daß hier nur 256 Spermien, statt 1024 in der reifen Cyste vorhanden

3. Die sekundären Spermiogonien.

Die von der Cystenwand umschlossenen Keimzellen sind die sekundären Spermiogonien. Sie haben vieleckigen Umriss und teilen sich rasch nacheinander, so daß sowohl die Ruhekern nicht mehr völlig ausgebildet werden, als auch die Größe in dieser Vermehrungsperiode merklich abnimmt. Gerade hier sind die oben besprochenen Bläschen der Chromosome sehr deutlich, jedoch nicht bei allen Objekten.

So konnten die Bläschen und die von vielen Autoren beschriebene fingerförmige Lappung der Kerne von Vejdovsky (1912) und Schellenberg (1913) bei *Diestrammena marmorata* de Haan, von ersterem auch bei *Decticus verrucivorus* L. nicht gefunden werden.

Im Cytoplasma der Spermiogonien sind sehr häufig Mitochondrien beschrieben worden, soweit die angewandte Fixierung deren Feststellung erlaubte.

Besondere Aufmerksamkeit verdient der Vorgang der Mitose in den Spermiogonien, nicht zuletzt zum Vergleich mit den Reifungsteilungen. Zur Vorbereitung der Teilung sammelt sich das Chromatin in den chromosomalen Sonderabschnitten und formt einen stark knäulig gewundenen Chromatinfaden (Fig. 13, 14).

Vielfach tritt hier die auch in anderen Tiergruppen beschriebene Spiralstruktur der Chromosome deutlich hervor. In der Regel wird nicht ein fortlaufender Spirenfaden gebildet, sondern es sind einzelne Fadenstücke von verschiedener Länge erkennbar. Das Heterochromosom zeigt hierbei eine verspätete Verdichtung, namentlich wenn es noch in seinem besonderen Bläschen neben dem Kern liegt (Fig. 12). Indem sich die Fäden verkürzen und verdicken, entstehen die charakteristisch gebogenen Stäbchen und V-Formen der Metaphase. Schon in der Prophase tritt in der Regel die Längsspaltung der Chromosome auf. Nunmehr wird auch das Centrosoma sichtbar, es teilt sich und die Hälften wandern unter Ausbildung der Polstrahlung an die entgegengesetzten Pole des Kerns. Die Kernmembran löst sich auf, und die Spindel, aus Zentralfasern und Mantelfasern bestehend, tritt in Erscheinung.

Im Hinblick auf die Form der Chromosome und die Anheftung der Fasern unterscheidet McClung (1914) bei den Acridiern zwei Haupttypen. Der Hippiscustyp besitzt 23 Chromosome, die rein stäbchenförmig sind, sie liegen radiär um die Spindel angeordnet. Die Fasern heften sich an den Enden und zwar an den nach der Spindelachse gerichteten Enden der Stäbchen an. Zentralfasern und Mantelfasern können hier nicht unterschieden werden. Die Chromosome begeben sich als gestreckte Stäbchen zu den Polen. Der Stenobothrustyp hat 17 Chromosome, und die Faseranheftung ist verschieden: terminal, subterminal und median. Durch sie wird die Form der Chromosome bestimmt, terminale Anheftung bedingt Stäbchenform, subterminale die J-Form, mediane die V-Form. Die Faseranheftung ist ein bestimmter Teil der Chromosomenorganisation und ist nach McClung konstant, nicht nur hier, sondern auch in den Reifungsteilungen.

Nach den Feststellungen von Janssens (1924) sind die Zugfasern der Spindel mit den Chromosomen durch besondere Endkörnchen, die proximalen „Granula“, verbunden. Jedes Chromosom von *Stethophyma grossum* L. ist stabförmig und an demjenigen Ende, das sich in der Anaphase gegen den Spindelpol richtet, etwas zugespitzt und trägt hier ein stark färbbares Körnchen, an welches sich die Spindelfaser

anheftet. Diese auch schon von Vejdovsky (1912) erwähnten Endkörnchen sind dauernde und charakteristische Teile der Chromosome, sie sind bereits in den jungen, nahe der Apikalzelle gelegenen Spermiogonien sichtbar. Auch das Monosom ist mit einem Endkörnchen versehen. Bei *Chorthippus parallelus* Zett. sind die sechs größten Chromosome V-förmig, bei ihnen liegen die Endkörnchen an der Spitze des V, während sie bei den übrigen, stäbchenförmigen Chromosomen terminal liegen. Da die proximalen Granula nur während der kurzen Ruheperiode undeutlich werden, liegt die Annahme nahe, daß sie und die Zugfasern ihre Beziehungen zu den Chromosomen stets beibehalten. Janssens geht mit dieser Annahme also noch einen Schritt weiter

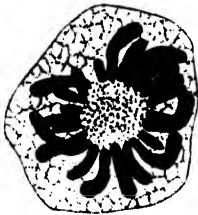


Fig. 18.

Dissosteira carolina L., sekundäres Spermiogonium. Äquatorialplatte der Metaphase in Polansicht. (Nach Davis 1908.)

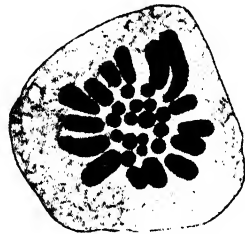


Fig. 19.

Decticus verrucivorus L., Spermiogonien-Äquatorialplatte in Polansicht. Die großen Chromosome peripher, die kleinen zentral gelegen. (Nach Buchner 1909.)

als McClung. Die Endkörnchen geben Janssens auch ein Mittel, den Vorgang der Parallelkonjugation eingehend zu analysieren (s. u. S. 868).

In die Metaphase treten die Chromosome nach Janssens in der Regel mit ungeteilten Endkörnchen ein. Erst vor Beginn der Anaphase erscheinen die proximalen Granula verdoppelt. Da die Zugfasern in der Anaphase sich nicht über die Endkörnchen hinaus nach dem Äquator zu verlängern, ist es gewiß, daß die Chromosome allein durch eine ziehende Kraft zu den Polen befördert werden (Janssens).

Besondere Beachtung hat stets die Äquatorialplatte der spermiogonialen Mitosen gefunden, da in ihr zuerst die abgestuften Größenverhältnisse und die paarweise Anordnung der Autosome festgestellt worden ist (Sutton 1902 bei *Brachystola magna* Gir.). Dieser Befund ist von allen späteren Untersuchern an den verschiedensten Orthopteren bestätigt worden, er tritt hier oft mit noch größerer Sicherheit auf, als bei den Hemipteren.

Nur Buchner (1909) wollte von der „Serierung“ der Autosome absehen, da deren Größenverhältnisse bei *Oedipoda* in den Spermiogonienteilungen nicht konstant bleiben. Dagegen hat Eisentraut (1926) bei *Oedipoda* die abgestufte paarweise Anordnung festgestellt.

Die Größenunterschiede und die Möglichkeit, je zwei gleichgroße, also „homologe“ Autosome zu einem Paare zu vereinigen, treten bei allen Orthopteren deutlich in Erscheinung, Fig. 18, 19, 20 geben dafür mehrere Beispiele. In Fig. 20 sind die gleichgroßen Partner eines jeden Paares durch die gleiche Ziffer gekennzeichnet. Die abgestufte Serie mit deutlichen Chromosomenpaaren ist unverkennbar. Ein Beispiel aus der Gruppe der Locustoiden zeigt Fig. 21. Hier sind die Chromo-

somen in folgender „Garnitur“ vorhanden: $1 + 2 + 8 + 4 + 14$ (Fig. 22). Beim Weibchen ist diese Garnitur $2 + 2 + 8 + 4 + 14$, da Chromosom 1 das Heterochromosom bezeichnet. Daß auch innerhalb der einzelnen Stufen noch Unterschiede bestehen, zeigt die dritte Gruppe mit 8 etwas ungleich großen Autosomen.

N. Nowlin (1908) stellte fest, daß bei *Melanoplus bivittatus* Say das größte Autosom ein achtmal größeres Volumen hat als das kleinste. Häufig liegen die kleinen Chromosome in der Mitte der Äquatorialplatte (vgl. Fig. 19 und 21).

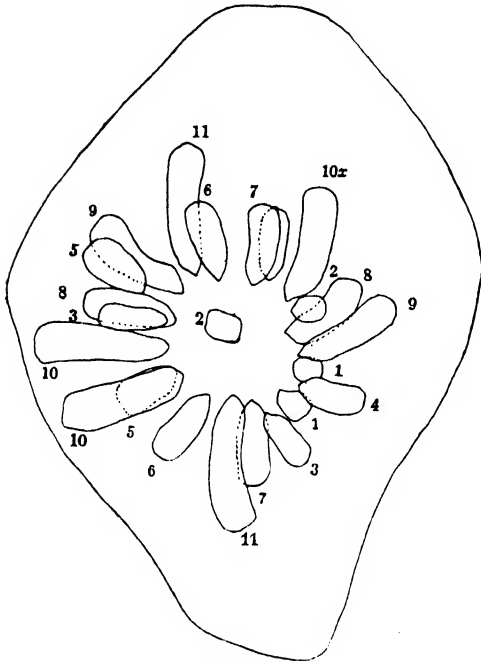


Fig. 20.

Syrbula acuticornis Brun., Spermiogonien-Äquatorialplatte in Polansicht. Die Autosomenpaare sind nach der Größe mit 1—11 bezeichnet. Das Monosom hat, entsprechend seiner Größe, die Nummer 10 x. (Nach Robertson 1916.)

nicht mit Sicherheit das Volumen der Chromosome genau zu errechnen gestatten.

Wenrich (1916) und Robertson (1916) haben die Konstanz der Größenverhältnisse durch alle Generationen der Spermiogonien bei



Fig. 21.

Locusta viridissima L., Spermiogonien-Äquatorialplatte in Polansicht. Die heller gezeichneten Teile liegen im Präparat tiefer; vgl. hierzu Fig. 22. (Nach Mohr 1914.)

Meek (1912) hat sogar versucht, die Chromosomenpaare, auf Grund von Messungen ihrer Länge, in arithmetische Progressionen einzuordnen. Jedoch können daraus keine einwandfreien Ergebnisse gewonnen werden, da diese Messungen

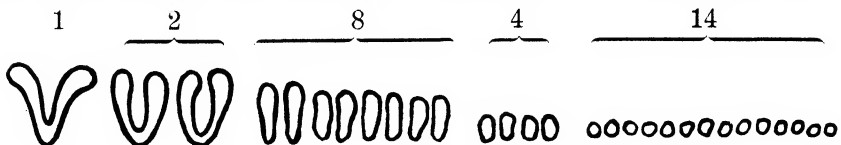


Fig. 22.

Locusta viridissima L., Chromosomenschema der Spermiogonien; vgl. Fig. 21. (Nach Mohr 1919.)

Phrynotettix magnus Thom., *Syrbula acuticornis* Brun. und verschiedenen Tettigiden mit aller Schärfe festgestellt (vgl. die Fig. 20, 34, 48, 49, 64, 65). Da die paarige Anordnung der Chromosome und ihre charakteristischen Größenklassen sich auch in somatischen Zellen aller daraufhin untersuchten Orthopteren auffinden ließen, handelt es sich be-

stimmt um eine charakteristische Organisation. Dasselbe zeigen auch die Messungen von M. Eisentraut (1926a) an den spermiogonialen Chromosomen von *Gomphocerus*, durch welche bewiesen wird, daß die homologen Partner einander, innerhalb einer geringen Variationsbreite, gleich sind und zwar in den verschiedenen Generationen der Spermiogonien.

Montgomery (1900, 1901) wies als erster darauf hin, daß es sich bei den zwei gleich großen homologen Partnern eines Autosomenpaares um je ein väterliches und ein mütterliches Chromosom handelt. Sutton (1902, 1903) schloß sich dieser von Montgomery für Hemipteren und andere Tiere entwickelten Anschauung im Hinblick auf die Orthopteren an. Die Wichtigkeit dieser Theorie wird uns noch mehrfach beschäftigen, namentlich bei der Besprechung der Chromosomenkonjugation.

Die paarige Größensortimentierung kann nur durch die Befruchtung entstehen. Denn in den haploiden Chromosomengarnituren, wie sie nach Abschluß der Reduktionsteilung vorliegen, ist eine Zusammenstellung der Autosome zu Paaren nicht mehr möglich; hier ist, soweit man es erkennen kann, jeder Partner nur einmal vorhanden. Nun zeigt aber die haploide männliche Garnitur dieselbe Größenabstufung wie die weibliche. Bei der Befruchtung treffen beide Garnituren zusammen, und so ergibt sich in der Zygote wieder die paarweise sortimentierte Abstufung. Es erhellt, daß deswegen in jedem Paare der eine Partner ein väterliches, der andere ein mütterliches Chromosom sein muß. Diese Auffassung ist in einigen Fällen auch durch Kreuzungsversuche bestätigt (vgl. Harman 1920). Sie ist eine der wichtigsten Stützen für die Hypothese von der Individualität und der genetischen Kontinuität der Chromosome. Auch Carothers (1917, 1921) konnte diese Kontinuität an der Form ausgewählter Chromosome in zwei Generationen von *Circotettix lobatus* Sauss. nachweisen (s. u., Seite 892 und Fig. 70).

Komplexe Chromosome treten als Vereinigung von einem oder mehreren Autosomen unter sich oder mit dem Monosom auf, indem sich einzelne nicht homologe Partner unter Wahrung ihrer „Identität“ mit den Enden verkleben. Aus den im freien Zustande stabförmigen Chromosomen entstehen dann V-förmige, und die sonst terminale Anheftung der Zugfasern geschieht nun an der Spitze des V. Diese mehrfachen Chromosome („multiples“) hat McClung (1905, 1914, 1917) schon in den Mitosen der Spermiogonien beschrieben, und zwar bei mehreren Arten der Gattung *Hesperotettix*, bei *Mermiria bivittata* Serv. und *M. maculipennis maculangi*. Diese Vereinigungen können von Individuum zu Individuum verschieden sein — bei *Hesperotettix viridis* Thom. gibt es sieben verschiedene Kombinationen — sie treten jedoch in demselben Individuum in allen Keimzellen gleichartig auf. Es vereinigen sich ungleich lange, also nicht homologe Partner, und die mehrfachen Chromosome überdauern die Reifungsteilungen. Durch die Zusammenlegung verringert sich entsprechend die Gesamtzahl der Chromosome. So zählte Woolsey (1915) bei den Locustiden *Jamaicana flava* Candell., *J. subguttula* Walk. und *J. unicolor* Br. normal 35 stabförmige Chromosome (diploid), in abweichenden Individualfällen aber 34 Chromosome, von denen 33 stabförmig und eins V-förmig waren, und 33 Chromosomen, von denen 31 stabförmig und zwei V-förmig waren. Die V-Formen sind die „Vielfachen“. Komplexe Chromosome wurden ferner noch beschrieben von Robertson

(1916) bei *Chorthippus* (= *Stenobothrus*) *curtipennis* Harv. und von Carothers bei *Circotettix verruculatus* Kirby und *C. lobatus* Sauss. (1917, 1921).

Robertson (1916) hat den Versuch gemacht, alle sechs V-förmigen Autosome von *Chorthippus* (= *Stenobothrus*) *curtipennis* Harv. als komplex zu erklären. Mc Clung (1917) lehnt diese Auffassung ab, und da Janssens (1924) an den ebenfalls sechs großen V-förmigen Autosomen von *Chorthippus parallelus* Zett. nur je ein Endkörnchen an der Spitze der Vs findet, dürften diese V-Formen von *Chorthippus* sicherlich nur einfache Chromosomen sein.

Überzählige Chromosome. Eine Abänderung der Chromosomenzahl, die sich vielleicht dem Charakter einer Mutation nähert, entsteht durch das Auftreten von einem oder mehreren überzähligen Chromosomen, wie sie zuerst von E. B. Wilson bei dem Halbflügler *Metapodius* entdeckt wurden (1907, 1909, 1910). Unter den Geradflüglern wurden sie dann zunächst von Stevens (1912 a) bei *Ceutophilus* festgestellt. Mc Clung (1914) fand sie bei *Hesperotettix viridis* Thom., Carothers (1917) bei *Circotettix lobatus* Sauss. und *Trimerotropis fallax*

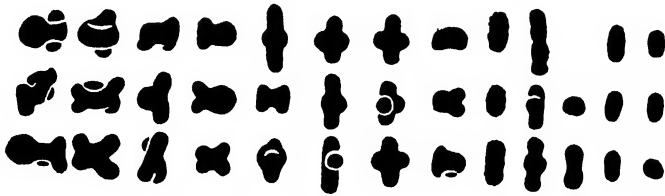


Fig. 23.

Camnula pellucida Scudd. Die Chromosomensätze von drei verschiedenen Spermiocyten. Die homologen Tetraden stehen untereinander. Die drittletzte Vertikalreihe enthält in der zweiten Horizontalreihe eine überzählige Dyade, in der dritten eine überzählige Tetrade. (Nach Carrol 1920.)

Sauss., Wenrich (1917) bei *Trimerotropis suffusa* Scudd. und Carrol (1920) bei *Camnula pellucida* Scudd. Die überzähligen Chromosome sind nur bei einzelnen Individuen derselben Art vorhanden, jedoch in demselben Individuum in allen Zellen konstant. Nur bei *Camnula pellucida* Scudd. treten sie in den verschiedenen Cysten desselben Hodens in verschiedener Zahl (von 0 bis 2) auf, dann aber doch in jeder Cyste gleichartig in allen Zellen (Fig. 23). Wo nur ein überzähliges Chromosom vorhanden ist, geht es in der ersten Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Pol, während es sich in der zweiten teilt; es kommt aber auch das umgekehrte Verhalten vor. Wo zwei Überzählige auftreten, bilden sie zusammen in den Reifungsteilungen eine normale Tetrade und teilen sich beide Male wie eine solche.

Von den Heterochromosomen unterscheiden sie sich durch die Inkonzanz ihres Vorkommens, durch ihre sehr wechselnde Größe, durch das Fehlen der Heteropyknose und durch die wie bei Autosomen glatte, nicht raue Oberfläche. Ihre Entstehung ist unbekannt, vielleicht treten sie durch Zerteilung oder Verdoppelung von Autosomen auf. In der Vererbungsmechanik könnten sie nach Carrol (1920) zur Erklärung der sogenannten „Mosaiks“ herangezogen werden.

Ein überzähliges Monosom hat Robertson (1907) bei *Tettigidea parvipennis* Hanc. in einem einzelnen Individuum beschrieben. Es verhält sich wie das normale Monosom. In der ersten Reifungsteilung bleibt es ungeteilt und begibt sich bald zu demselben, bald zu dem entgegengesetzten Pol, wie das regelrechte Monosom.

Die Normalzahl der Chromosome. Schon im allgemeinen Teil wurde darauf hingewiesen, daß die normale Chromosomenzahl keine klassifikatorische Bedeutung haben kann. Jedoch darf man nicht an der Tatsache vorübergehen, daß in der Familie der überaus häufig untersuchten *Acrydiidae* (I. Familie der Unt. Ordn. b *Acrydiodea*, nach Handlirsch; S. 464 bis 468 im Bd. III dieses Hdbchs.) eine auffallende Gleichförmigkeit der Chromosomenzahlen vorliegt. Hier haben wir bei rund 60 Arten die Zahl 23 als die diploide männliche Normalzahl (s. die Tabelle S. 910 ff.). Allerdings fehlen auch die Ausnahmen nicht. Zunächst sind die von Mc Clung (1905, 1914, 1917) mehrfach untersuchten Arten der Gattung *Hesperotettix*, sowie *Mermiria bivittata* Serv. zu nennen, in denen infolge der Verklebung von Autosomen untereinander und mit dem Monosom statt 23 nur 19 bis 22 Chromosomen gezählt werden. Da die komplexen Chromosome nur individuelle Variationen sind, dürfte auch hier die Normalzahl 23 sein. Die Gattung *Chorthippus* (= *Stenobothrus*) mit ihren 17 Chromosomen (diploid ♂) versuchte Robertson (1916) auch den übrigen Acrydiiden anzugleichen, indem er jedes der drei V-förmigen Chromosome als aus zwei Stäbchen bestehend doppelt zählte. Jedoch ist diese Auffassung umstritten (s. Mc Clung 1917, Carothers 1917). Es bleiben aber, selbst wenn wir Robertson folgen wollten, doch noch mehrere Gattungen und Arten mit abweichenden Zahlen übrig. So zählt Mc Clung (1917) für *Chloëaltis* bestimmt 17, statt früher 19 + 2 Vielfache. Bei *Pamphagus marmoratus* Burm. schließt Granata (1910) ausdrücklich das Vorkommen von komplexen Chromosomen aus, und unter den 19 diploiden Chromosomen ist kein einziges V-förmiges zu finden, das als mehrfach gedeutet werden könnte. Bei der Gattung *Circotettix* mit ihren Arten *lobatus* Sauss., *rabula* Hahn u. Hlb. und *verruculatus* Kirby fand Carothers (1917) diploid 21 Chromosome. Endlich ist noch die Gattung *Pseudotrimerotropis* zu erwähnen, hier haben die Arten *Ps. thalassica* Brun. und *Ps. caerulipennis* Brun. 23, *Ps. cyaneipennis* Brun. aber nur 21 Chromosome (King 1923). Ob bei der letzteren ein Vielfaches vorliegt, sagt King nicht mit Bestimmtheit. Wie man sich auch zu solchen abweichenden Fällen und ihrer etwaigen Erklärung durch das Vorkommen von komplexen Chromosomen stellen will, es bleibt doch die gesicherte Tatsache bestehen, daß in artenreichen Familien der Acrydiidae durch eine große Zahl von Beobachtern das sehr starke Überwiegen der diploiden männlichen Chromosomenzahl 23 festgestellt ist. — Die III. Familie der Unterordnung *Acrydiodea*, die *Tettiginae*, zeigt in allen Gattungen und Arten durchweg eine übereinstimmende diploide männliche Chromosomenzahl, nämlich 13.

Da sich aber derartige Gleichförmigkeiten innerhalb der klassifikatorischen Gruppen weder bei den Insekten noch in anderen Tierklassen sonst noch wiederfinden, sind die Bemühungen, einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen Cytologie und Taxonomie zu konstruieren (Mc Clung 1908), wohl als gescheitert anzusehen, wie auch Payne (1917) andeutet.

Das Heterochromosom in den Spermiogonien.

a) Das Monosom. Abgesehen von den Gryllotalpidae mit ihren etwas verwickelteren Verhältnissen, zeigen die Saltatoria sämtlich ein einfaches unpaares Heterochromosom, das Monosom (Montgomery 1906). Es läßt sich nach übereinstimmenden Berichten aller Forscher als unpaares Chromosom, dem ein anderes gleichgroßes nicht homolog

ist, bereits in den Äquatorialplatten der Spermiogonien feststellen, indem deren Chromosome stets in ungerader Zahl vorhanden sind. Dieselbe Zahl weisen auch die somatischen Zellen der Männchen auf. Es ist aber, wenn noch nicht in den primären, so doch in den sekundären Spermiogonien fast immer an der Heteropyknose und an seiner rauheren Oberfläche (Fig. 15 und 16a) zu erkennen. In den Prophasen und Telophasen ist es infolge verminderter Auflockerung oft stärker färbbar, und man sieht es sehr oft ein von den übrigen Chromosomen getrenntes Kernbläschen bilden (Fig. 11, 12, 14, 16, 17, 24, 25) oder es liegt in einer besonderen Einbuchtung des Kernes (Fig. 25). In den Teilungen der sekundären Spermiogonien bleibt das Monosom in vielen Fällen etwas hinter den übrigen Chromosomen zurück, wie seit McClung (1902) oft beobachtet wurde, d. h. es teilt sich etwas später als die Autosome und gelangt erst nach diesen zu den Polen der Spindel (Fig. 26). Ebenso „schleppt“ das Monosom auch in der zweiten Reifungsteilung nach.

In den Ruhekernen der Spermiogonien ist das Monosom in der Regel an seiner stärkeren Verdichtung zu erkennen. Es ist in diesem Fall früher als „Chromatinnucleolus“ beschrieben worden; jedoch unterscheidet es sich von dem ebenfalls oft anwesenden Nucleolus dadurch, daß es in die Mitose mit einbezogen wird und sich hier regelrecht teilt, während die Nucleolen sich in der Prophase auflösen. Meist liegt es, stärker verdichtet, an der Kernmembran.

Wie schon oben erwähnt, kann das Monosom durch Anheftung an ein Autosom zur Bildung von komplexen Chromosomen Anlaß geben. Der erste Fall dieser Art ist von de Sinéty (1901) bei *Leptynia attenuata* Pant. allerdings erst in der ersten Reifungsteilung, beobachtet worden. Später hat aber McClung (1914) bei *Hesperotettix speciosus* Seudd. ein komplexes Chromosom, bestehend aus einem Autosom und dem Monosom, in den Spermiogonien beschrieben. Janssens (1924) beobachtete bei *Stethophyma grossum* L. und *Chorthippus parallelus* Zett. die regelmäßige Anlagerung von einem Autosomenpaar an das Monosom während der Wachstumsperiode und Tetradenbildung jedoch ohne Verschmelzung.

b) Die Heterochromosome von *Gryllotalpa*. Bei der Gattung *Gryllus* ist nach den Befunden von Baumgartner (1904), Gutherz (1907, 1909), Brunelli (1909), Meek (1913) allgemein nur das Monosom vorhanden, wie bei Locustiden und Acridiern. Bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. fand Senna (1911) auch nur das Monosom, wogegen Payne (1917) neben dem Monosom ein ungleiches Paar Idiochromosome feststellte, wie es Baumgartner (1911, 1912) wohl schon als sich ungleich teilende Tetrade in der ersten Reifungsteilung gesehen hatte. Abweichend davon hat Voynov (1914) außer dem Monosom zwei Microchromosome beschrieben, die sich in den Prophasen der Spermiogonien zu einem bivalenten Microsom vereinigen und nach den Mitosen wieder trennen. Außerdem soll ein großes Idiochromosom X mit einem kleinen Idiochromosom Y verbunden sein, die in den Spermiogonien dauernd vereinigt bleiben und sich erst in der ersten Reifungsteilung trennen. Payne (1917)

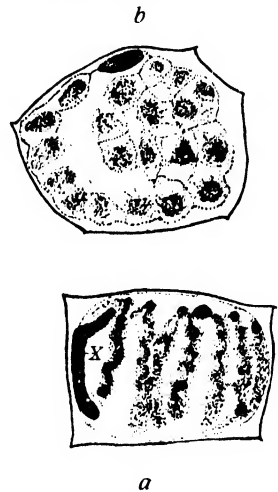


Fig. 24.

Phrynotettix magnus Thom., sekundäre Spermiogonien. Letzte Telophase. a Seitenansicht, b optischer Querschnitt. Heteropyknose des Monosoms. (Nach Wenrich 1916.)

kann weder das bivalente Mikrochromosom noch das in den Spermiogonien unsichtbare Y finden; er stellt das Vorhandensein eines regelrechten Idiochromosomenpaares neben dem Monosom bei *Gr. vulgaris* Latr. ebenso fest, wie bei *Gryllotalpa borealis* Burm. (Payne 1913, 1917). — Auf die eigentümlichen Unterschiede zwischen den Chromosomenzahlen von *Gr. vulgaris* Latr. aus Neapel und aus Freiburg (Payne 1917) war schon im allgemeinen Teil hingewiesen worden. Indem Payne das von Voinov als Y bezeichnete Idiochromosom mitzählt und weil die beiden Mikro-

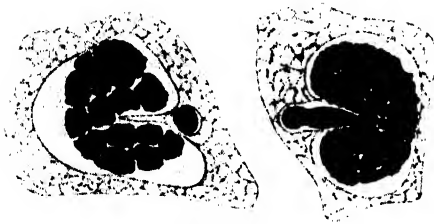


Fig. 25.

Dissosteira carolina L., zwei späte Telophasen der letzten Spermiogonienteilung. Das Monosom liegt in einem besonderen Bläschen, das infolge unvollkommener Fixierung des Präparates besonders deutlich hervortritt. (Nach Davis 1908.)



Fig. 26.

Pamphagus marmoratus Burm. Spermiogonienteilung, späte Anaphase mit dem in der Teilung „nachschleppenden“ Monosom. (Nach Granata 1910.)

chromosome nach Voinov in der Mitose verschmelzen, reduziert Payne die spermiogoniale Chromosomenzahl der von Voinov bei Bukarest gesammelten *Gr. vulgaris* Latr. auf 15, wie er sie bei seinen Neapeler Stücken fand.

4. Die Spermiocyten und die Prophase der ersten Reifungsteilung (Synizese und Tetradenbildung).

Nachdem sich die Spermiogonien in der Vermehrungsperiode schnell nacheinander geteilt und entsprechend verkleinert haben, tritt nun in der neunten oder auch schon in der achten Generation jene Ruhepause ein, in welcher sich der Umfang der Zellen wieder um ein gutes Stück vergrößert. Dieser Abschnitt heißt deswegen die Wachstumsperiode. Das vorher spärliche Cytoplasma nimmt an Masse zu, auch die Kerne vergrößern sich. Indessen treten die Kerne dabei nicht in den völligen Ruhezustand ein, sondern die Chromosome bleiben merklich voneinander getrennt und machen eine Reihe von eigenartigen Veränderungen durch.

Es muß auffallen, daß hier das Zellwachstum vor sich geht, ohne daß ein Ruhekern mit typischem Chromatinnetz gebildet wird, während sonst bauliche Änderungen der Zelle bei „ruhendem“ Kern stattfinden, wie in der Wachstumsperiode der Hemipteren- und Dipteren-Spermiogenese.

Das Wachstum der männlichen Keimzellen ist allerdings in dieser Periode nur mäßig, wenn man es mit dem der Oocyten vergleicht. — Vor allem spielen sich während der Wachstumsperiode jene eigentümlichen Vorgänge ab, die eine stark in die Länge gezogene Prophase der ersten Reifungsteilung darstellen. Es handelt sich um die Vorgänge, die durch die Bezeichnungen: Knäuelstadium, Bukettstadium, Chromosomenkonjugation, Spaltungsstadium und Diakinese mit Tetradenbildung gekennzeichnet sind.

a) Das Knäuelstadium.

Nach Abschluß der Telophase der letzten Spermiogonienteilung verteilt sich das Chromatin zunächst in feine Körnchen. Diese sind

in eine Lininmatrix eingebettet, stellen aber doch nie jenes für Ruhekerne bezeichnende gleichmäßige Netzwerk dar. Meistens bleibt noch die Andeutung einzelner Chromosomenbezirke zu erkennen, an deren Oberfläche sich das Chromatin zu Klümpchen oder Körnchen anordnet (Fig. 27, 28).

Sehr bald ordnen sich aber diese Körnchen, und der Kernraum füllt sich mit einem oder vielen knäuelartig gewundenen Chromatin-

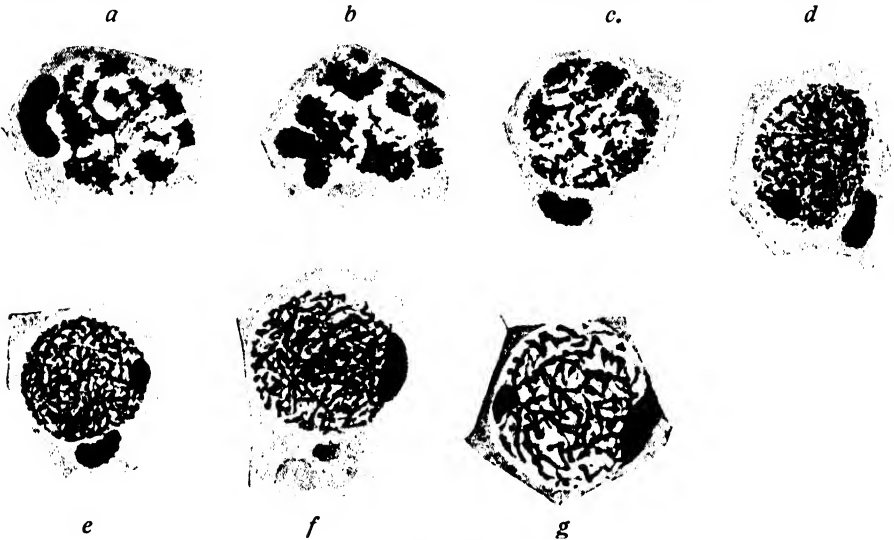


Fig. 27.

Locusta viridissima L., Spermiocyten. Fortlaufende Stadien der Bildung der „dünnen Bügel“; vgl. Fig. 35, Seite 869. (Nach Mohr 1914.)

fäden. Da die Fäden meist dicht durcheinander gewirrt liegen, ist die Frage, ob ein einziger fortlaufender Faden oder einzelne getrennte Stücke vorliegen, oft sehr schwer zu entscheiden. Montgomery (1905), Otte (1907), Davis (1908),

Buchner (1909), Schellenberg (1913) hatten schon das Vorhandensein von einzelnen Fadenabschnitten festgestellt und zählten, soweit es möglich war, ebensoviel Stücke, wie diploide Chromosome in der betreffenden Art vorkommen.

Wenrich (1916) beobachtete bei *Phrynotettix magnus* Thom. die Entwicklung der Knäulfäden innerhalb der getrennten Chromosomenbezirke (Fig. 29, A, B), ebenso Janssens (1924) bei *Stethophyma* und *Chorthippus*, und Mohr (1914) fand, daß sich bei *Locusta viridissima* L. die Fäden

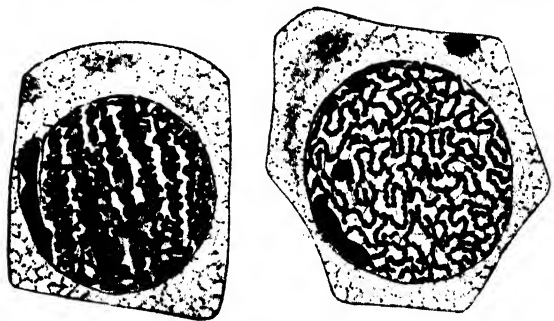


Fig. 28.

Dissosteira carolina L. Zwei Spermiocyten in verschiedenen Zuständen der Spirembildung. Das Monosom ist in den Kern aufgenommen. (Nach Davis 1908.)

ebenfalls allmählich in den undeutlich persistierenden Einzelchromosomen ausbilden (Fig. 27a und Fig. 29b).

Demgegenüber sei erwähnt, daß sich nach Gérard (1909) bei *Stenobothrus biguttatus* L. zunächst ein fortlaufender Spiremfaden ausbildet, aber er ist längsgespalten und zerfällt später in acht ungleich lange Teilstücke. Da *Stenobothrus biguttatus* L. diploid 16 Autosomen besitzt, entsteht bei ihm also nach Gérards Angabe die haploide Zahl der Chromosomen schon im Knäuelstadium.

Man darf jedenfalls auf Grund der oben mitgeteilten sorgfältigen Beobachtungen vieler Autoren das Vorhandensein von sofort getrennten Einzelfäden als ein häufiges Vorkommen ansehen. Auch dadurch liefern die Orthopteren Belege für die dauernde Individualität der Chromosomen.

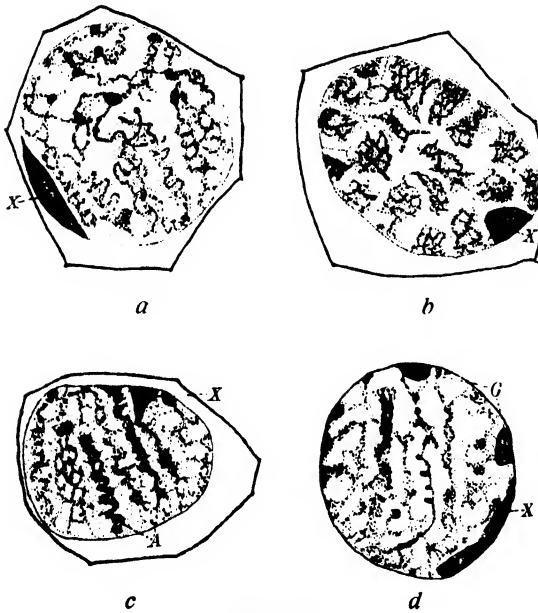


Fig. 29.

Phrynotettix magnus Thom. a, b frühes, c, d spätes Leptotänstadium. b im optischen Querschnitt, a, c, d in Seitenansicht, G Polgranula, X Monosom.
(Nach Wenrich 1916.)

Und da bei den Fäden des Bukettstadiums ebenso wie auch bei den Tetraden der I. Reifungsteilung sich nach neueren Beobachtungen dieselben Größenabstufungen der Chromosomen vorfinden wie in den Mitosen der Spermiogonien, ist es, wie Robertson (1916) betont, schwerer zu begreifen, daß ein fortlaufender Knäulfaden in ungleich lange, aber den Größenabstufungen entsprechende Teilstücke zerfällt, als daß die Fadenstücke von vornherein aus den einzelnen Chromosomenbezirken hervorgehen und demzufolge deren Größenunterschiede beibehalten, wie es auch Janssens (1924) beschreibt.

b) Das Bukettstadium.

Mit diesem Namen bezeichnet man seit Eisen (1900) jenen Zustand des Kernes der Spermiocyten, in welchem sich die Chromosomenfäden bügelförmig mit ihren beiden Enden an einem gemeinsamen Punkte der Kernmembran anheften und mit den Scheiteln der Bügel in den freien Kernraum hineinragen (Fig. 30, 31, 33, 35). Es tritt also eine ganz auffällige gemeinsame Orientierung der vorher unregelmäßig verstreuten Spiremfäden ein. An dem Kernpol, an welchem sich die Fadenschleifen mit ihren Endpunkten anheften, ist in einzelnen Fällen das Centrosom mit einem oder zwei Centriolen gesehen worden, so von Mohr (1914) bei *Locusta viridissima* L. und von Janssens (1924) bei *Stethophyma grossum* L. Buchner (1910) bringt diese Lagerung des Centriols in Beziehung zu der sonst schwer zu erklärenden polaren Orientierung der Leptotänischleifen und vermutet in dem Centriol hier

eine ähnliche Verkörperung eines Kraftzentrums wie in der Mitose. Auch die später zu besprechende Konfiguration des Monosoms im Bukettstadium weist auf eine vom Centriol ausgehende Anziehungskraft hin. Doch sind wir hier leider über diese hypothetische Kraft noch ebensowenig unterrichtet wie in der Mitose. Janssens (1924) findet außer dem einen, am Centrosom gelegenen Bukettpol auch noch einen oder zwei andere Pole, so daß zweifache und dreifache Buketts auftreten, die sich mit der anziehenden Kraft des Centriols allein nicht erklären lassen.

Bei *Stethophyma grossum* L. und *Chorthippus parallelus* Zett. ist das Bukett minder deutlich, vor allem aber heften sich die Chromosomenfäden nicht mit beiden Enden an, sondern nur mit dem einen, das durch das Endkörnchen gekennzeichnet ist das andere Ende ragt frei in den Kernraum hinein.

In der Regel fällt das Bukettstadium zusammen mit den folgenden, seit Winiwarter (1900) und Grégoire (1907) unterschiedenen Stadien,

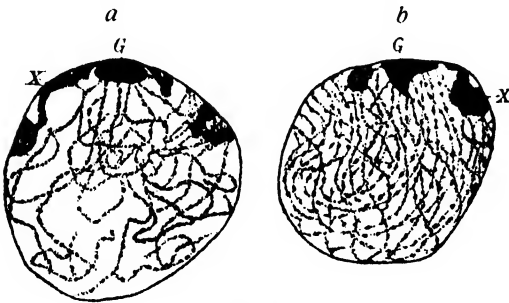


Fig. 30.

Phrynotettix magnus Thom., Spermiocyten, *a* im früheren, *b* im späteren Leptotänstadium. In *b* Beginn der polaren Orientierung der Spirenfäden. *X* Monosom, *G* Polkörnchen. (Nach Wenrich 1916.)

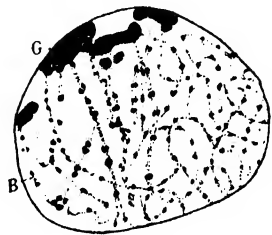


Fig. 31.

Phrynotettix magnus Thom., Spermiocyte im frühen Zygotänstadium. Beginn der Parallelkonjugation. *B* das ausgewählte Chromosom „B“ (siehe Text), *G* Polkörnchen. Vgl. auch Fig. 58, Seite 880. (Nach Wenrich 1916.)

von denen wenigstens die mittleren deutlich den Bukettzustand zeigen. Es sind dies 1. das Praeleptotänstadium (Wenrich, 1916, Janssens 1924, noch keine Orientierung der Schleifen); 2. das Leptotänstadium (dünne Fäden, Beginn der Orientierung); 3. das Zygotän-, Amphitän-, oder Diplotänstadium (doppelte Fäden) und 4. das Pachytänstadium (verdichtete Fäden), dem 4a) noch das Strepsitänstadium folgen kann. Wie schon aus der Benennung Diplotänstadium hervorgeht, fällt in die Mitte des Bukettstadiums jene Verdoppelung der Chromatinfäden, die im Hinblick auf das Reduktionsproblem und wegen ihrer vererbungstheoretischen Bedeutung einer besonderen Besprechung bedarf. Wir müssen hier, wie Mohr (1914) treffend sagt, „die Hand in das Wespennest stecken, das die Frage von der Konjugation der Chromosomen heißt“.

e) Die Chromosomenkonjugation.

Die Zahl der pachytänen Bukettschleifen ist bereits gleich der haploiden Chromosomenzahl, wie sie in den Mitosen der Reifungsteilung auftritt (Fig. 34). Es muß sich also während des Leptotänstadiums ein Vorgang abspielen, durch den die Reduktion der diploiden auf die

haploide Zahl verursacht wird. Dieser Vorgang heißt die Pseudoreduktion. Er kann nicht durch einen Verlust an chromatischer Substanz erklärt werden, denn hierfür fehlt jede Beobachtung. Vielmehr wird für das ganze Organismenreich angenommen, daß die Halbierung der Chromosomenzahl in der Pseudoreduktion dadurch geschieht, daß sich je zwei Spiremfäden zu einem gemeinsamen Faden zusammenlegen oder „konjugieren“ und daß dieser Doppelfaden dann unter Verkürzung und Verdickung und nach abermaliger Spaltung eine Tetrade der Reifungsteilung liefert. Soweit herrscht auch für die Orthopteren Übereinstimmung. Strittig ist jedoch die Art und Weise der Chromosomenkonjugation. Sie kann entweder vor sich gehen, indem sich die Chromosomenfäden mit ihren Enden aneinander fügen, dann spricht man von Endkonjugation („end-to-end-conjugation“, Montgomery 1900), Metasyndese (Haecker) oder Telosynapsis (Wilson); oder die Chromosomenfäden können sich seitlich aneinanderlegen, so daß der in den Leptotän-, Diplotän- und Pachytänfäden sichtbare Längsspalt nicht als eine Teilungsebene, sondern als Grenze zwischen zwei einzelnen Chromosomen aufgefaßt werden muß. Man spricht hier alsdann von Parallelkonjugation, von Parasyndese oder Parasynapsis. Der Streit um die Richtigkeit der beiden Auffassungen ist jahrelang mit großer Heftigkeit geführt worden, und auch heute noch kann er noch nicht als beigelegt gelten (s. hierzu Stieve 1923). Bei den Orthopteren mit ihren verhältnismäßig großen Chromosomen und sehr deutlichen Bukettschleifen hat man wiederholt die Entscheidung in dieser Streitfrage gesucht. Solange es sich nur um die rein morphologische Erörterung handelte, war keine Klärung zu erreichen. Erst als die cytologische Erforschung der Chromosomenkonjugation eine erneute Anregung von der Vererbungsforchung erhielt, fiel die Entscheidung zugunsten der Parallelkonjugation aus. Die folgende Tabelle (S. 865) läßt mit hinreichender Deutlichkeit zwei Perioden in der Auffassung der Chromosomenkonjugation der Orthopteren erkennen¹⁾. In der ersten Zeitspanne, etwa bis 1910, sprechen sich die meisten Autoren für die Endkonjugation aus, in der zweiten, etwa von 1912 ab, überwiegen die für Parallelkonjugation eintretenden Arbeiten²⁾. In der ersten Periode ist die Parallelkonjugation noch ebenso wie die Endkonjugation eine Annahme, die von den Autoren nicht so sicher belegt wird, daß sie ihre Gegner überzeugen könnte. Zumal die Abbildungen von Farmer und Moore, Otte, Gérard, Artom und Morse sind nicht beweiskräftig im Sinne der Parasyndese. Buchner, der (1909) die Endkonjugation bei verschiedenen Saltatoria gut belegen zu können glaubte (Fig. 32), stellte in einem Referat über Artoms Arbeit (1909) fest, daß die end-to-end-Konjugation als das für alle Orthopteren geltende Schema anzusehen sei. Allerdings gewinnt der Beschauer bei ruhiger Erwägung der von Davis (1908) und von Buchner (1909) mitgeteilten Zeichnungen (Figg. 32 und 33) den Eindruck, daß diese auch umgekehrt nicht vollständig eine vorausgegangene Parallelkonjugation ausschließen, obwohl beide Verfasser mit großer Aufmerksamkeit das Problem der Chromosomenkonjugation untersucht

¹⁾ In der Tabelle sind auch die Blattiden angeführt, da bei ihnen die Spermiogenese ebenso verläuft wie bei den eigentlichen Orthopteren. — Arbeiten ohne bestimmte Stellungnahme zu dem in Rede stehenden Problem sind hier nicht erwähnt.

²⁾ Carothers (1913) widmet der von ihr bei *Brachystola magna* Gir. und *Arphia simplex* vorausgesetzten Endkonjugation keine besondere Erörterung.

Endkonjugation			Parallelkonjugation		
Autor	Jahr	Arten	Autor	Jahr	Arten
Sutton	02	<i>Brachystola magna</i> Gir.			
Baumgartner	04	<i>Gryllus assimilis</i> F.			
Montgomery	05	<i>Syrbula acuticornis</i> Brun.	Farmer u. Moore	05	<i>Periplaneta americana</i> F.
Stevens	05	<i>Blatta germanica</i> L.			
Stevens	05	<i>Stenopelmatus</i>			
Wassiliew	07	<i>Blatta germanica</i> L.	Otte	07	<i>Locusta viridissima</i> L.
Zweiger	07	<i>Forficula auricularia</i> L.			
Davis	08	<i>Steiroxys trilineata</i> Herm. <i>Arphia tenebrosa</i> Scudd. <i>Chortophaga viridifasciata</i> De Geer <i>Dissosteira carolina</i> L. <i>Hippiscus tuberculatus</i> Sauss. <i>Melanoplus femoratus</i> Scudd. <i>Stenobothrus curtippennis</i> Harr.	A. u. K. E. Schreiner	08	<i>Locusta viridissima</i> L.
Jordan	08	<i>Aplopus mayeri</i>			
Robertson	08	<i>Syrbula acuticornis</i> Brun.			
Buchner	09	<i>Gryllus campestris</i> L. <i>Oedipoda</i>	Gérard	09	<i>Stenobothrus biguttulus</i> L.
Brunelli	09	<i>Gryllus desertus</i> Pall.	Artom	09	<i>Stauronotus maroccanus</i> Thun.
Granata	10	<i>Tryxalis nasuta</i> L. <i>Pamphagus marmoratus</i> Burm.	Morse	09	<i>Periplaneta americana</i> L.
Stevens	10	<i>Forficula auricularia</i> L.	Wilson	12	<i>Achurum</i> , <i>Phrynotettix</i> , <i>Mermiria</i>
			Vejdovsky	11/12	<i>Decticus verrucivorus</i> L.
			Stevens	12a	<i>Ceuthophilus</i>
Carothers	13	<i>Arphia simplex</i> Scudd. <i>Brachystola magna</i> Gir.	Robertson	15	<i>Acridium granulatus</i> Kirby <i>Tettigidea parvipennis</i> Hanc.
			Robertson	16	<i>Chortippus</i> (= <i>Stenobothrus</i>) <i>curtipennis</i> Harr. <i>Syrbula acuticornis</i> Brun.
			Wenrich	16	<i>Phrynotettix magnus</i> Thom.
			Mohr	14, 15 16	<i>Locusta viridissima</i> L.
Harman	20	<i>Paratettix BB, CC, BC</i>	Wenrich	17	<i>Chortippus</i> (<i>Stenobothrus</i>) <i>curtipennis</i> Harr. und <i>Tri-</i> <i>merotropis suffusa</i> Scudd.
			Janssens	24	<i>Stethophyma grossum</i> L. <i>Stenobothrus parallelus</i> Zett.
			Mc Clung	24	<i>Mecostethus</i>

haben. Noch 1915 hielt Buchner es für unmöglich, die Frage sicher zu entscheiden, während Wilson (1912) schon vorher an den Präparaten von Mc Clung den Eindruck gewonnen hatte, daß auch bei Orthopteren (z. B. *Phrynotettix* und *Mermiria*) Parallelkonjugation vorkäme. Mc Clung selbst, früher ein Führer in der Lehre von der Endkonjugation,

gibt 1914 die Möglichkeit der Parallelkonjugation in der Orthopteren-spermiogenese zu und beschreibt sie ausführlich 1924 bei *Mecostethus*. Die besten Belege und überzeugende Abbildungen für die Längskonjugation der Chromosome geben dann die von Mc Clung angeregten Arbeiten von Wenrich (1916) über *Phrynotettix* und von Robertson (1916) über Tettigiden, ebenso wirken die gleichzeitig entstandene, aber wegen des Krieges erst 1919 veröffentlichte Arbeit von Mohr (1914) über *Locusta viridissima* L., Mc Clungs (1924) Mitteilungen über *Mecostethus* und endlich die Arbeit von Janssens (1924) über *Stethophyma* und *Chorthippus* (= *Stenobothrus*). Offensichtlich ist nach 1911 ein Umschwung zugunsten der Lehre von der Parallelkonjugation zu vermerken. Die Methoden der Untersuchung waren verfeinert worden, man widmete gerade den schwach färbbaren Leptotänfäden eingehende Aufmerksamkeit, da Montgomery (1911), der Begründer der end-to-end-Lehre, für den Halbflügler *Euschistus* die Parallelkonjugation festgestellt hatte, aber betonte, daß für diese Feststellung die Untersuchung

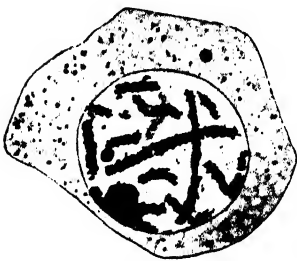


Fig. 32.

Oedipoda, Spermiocyte in der Diakinese. Der Querspalt als Chromosomengrenze.
(Nach Buchner 1909).

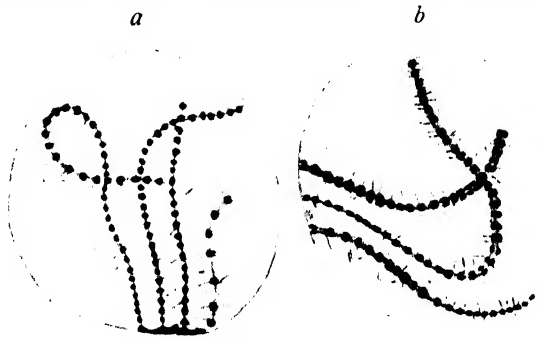
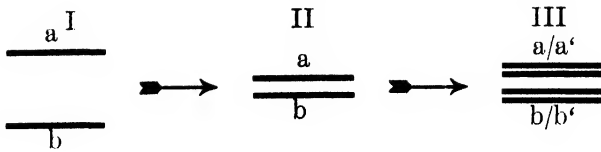


Fig. 33.

Hippiscus tuberculatus Sauss. Bukettfäden beginnen sich zu spalten. In *a* wird die Spaltung von einigen Chromomeren sichtbar, in *b* sind nur einzelne Chromomere noch ungespalten. (Nach Davis 1908.)

gerade der Leptotänfäden und zwar mit stärksten Vergrößerungen nötig wäre, außerdem hatte Janssens (1909) die Chiasmatypie, jedoch nicht an Insekten, sondern an Amphibien gefunden. — Jedoch dürfte auch die Erbkunde starken Einfluß ausgeübt haben. Seit 1911 begründete Morgan die Lehre vom Faktorenaustausch („crossing-over“) und erklärte die ihr zugrunde liegenden und der Koppelung widersprechenden Erscheinungen mit Hilfe der Hypothese von einem Stoffaustausch zwischen den homologen Chromosomen während der Chromosomenkonjugation durch Chiasmatypie, im Anschluß an Janssens (1909). Es ist verständlich, daß unter dem Eindruck dieser Lehre, zu deren Gunsten die Vererbungserscheinungen sprachen, die Annahme der Endkonjugation an Gewicht verloren hat. Es würde aber ein bedenklicher Analogieschluß sein, wenn man nun bei sämtlichen früher untersuchten Formen die Endkonjugation für falsch ansehen wollte; dazu wäre man nur berechtigt, wenn sich für alle bei einer unvoreingenommenen Nachuntersuchung die Parallelkonjugation erweisen ließe. Selbst unter der Herrschaft der Morganschen Lehre ist bei einem Geradflügler Endkonjugation festgestellt worden, nämlich von Harman (1920) bei *Paratettix* BB, CC, BC. Hier belegen die Abbildungen



Das Ergebnis sind dann vier nebeneinander liegende Fäden, während

bei der Endkonjugation nur zwei Fäden als Ergebnis der Spaltung nebeneinander liegen können. Solche Fäden bildet Robertson (1916) bei *Syrbula acuticornis* Brun. und bei *Chorthippus curtipennis* Harr. sehr charakteristisch ab (Fig. 34 a, b). Es ist ersichtlich, daß es sich nur um zwei längskonjugierte und dann je noch einmal gesplattene Chromosomenfäden handeln kann. Der Vorgang der Konjugation selbst beginnt, indem sich die Bügelfäden mit ihren am Kernpol festgehefteten Enden nebeneinander legen, so daß die Vereinigung von außen nach innen fortschreitet. Mohr, Wenrich und Janssens geben für diesen Vorgang sorgfältig beobachtete Belege (Fig. 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41). Nach Janssens (1924) legen sich die charakteristischen Endgranula der Chromatinfäden paarweise nebeneinander, und die von ihnen ausgehenden Fäden ordnen sich parallel zueinander (Fig. 40, 41). Nach Mohr (1914) und Wenrich (1917) ist ein guter Beweis für die parallele Konjugation bei *Locusta viridissima* L. bzw. *Chorthippus curtipennis* Harr. und *Trimerotropis suffusa* Scudd. in dem Auftreten von Y-förmigen Fadenbildungen (Fig. 35, 36, 38) zu sehen, indem die Vereinigung der Chromosome im Kerninnern (Fig. 35) noch nicht vollendet ist. Wenrich (1916) führt als Beweis für die Parasynthese auch die Ungleichheit der charakteristischen und stets gesetz-

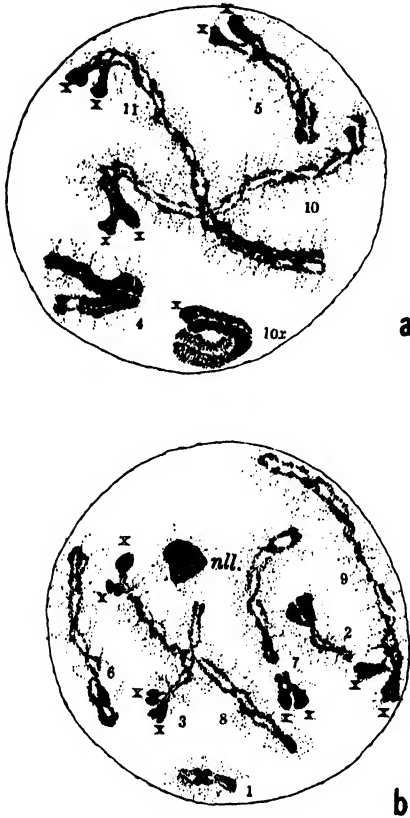


Fig. 34.

Syrbula acuticornis Brun. Sämtliche Chromosome einer Spermiocyte während der Diakinese, a und b sind nach zwei aufeinander folgenden Schnitten durch denselben Kern gezeichnet. Numerierung der Chromosome wie in Fig. 20 (Seite 855). — Jedes Chromosom besteht aus vier nebeneinander liegenden Fäden. Mit xx sind die späteren Anheftungspunkte der Spindelfasern bezeichnet. nll. zerfallender Nucleolus. (Nach Robertson 1916.)

mäßig gelagerten Körnchen in den konjugierenden Chromosomenfäden an (Fig. 38, links die mit 1—5 bezeichneten Körnchen).

Wie Fig. 42 und 43 zeigen, handelt es sich um eine regelmäßige Erscheinung, die sich bei allen, von Wenrich wegen ihrer übereinstimmenden Architektur als Chromosomenpaar „B“ bezeichneten Fäden

aus verschiedenen Spermiocyten desselben und verschiedener Individuen wiederfindet. Wenn die nebeneinander liegenden Körnchen 1—5 durch Teilung der Chromomeren entstanden wären, würden sie sicher

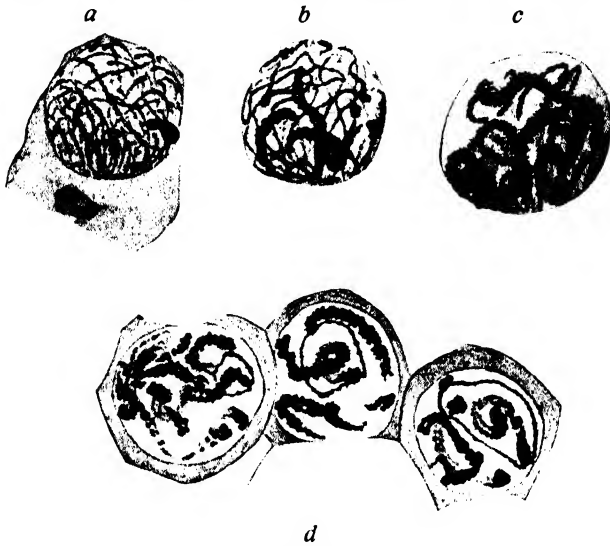


Fig. 35.

Locusta viridissima L., Spermiocyten mit fortschreitender paralleler Konjugation der Chromosome (Fortsetzung der in Fig. 27, S. 861 dargestellten Stadien). In d ist die Konjugation der kleinen Bügel vollendet. (Nach Mohr 1914.)



Fig. 36.

Locusta viridissima L., einzelne Chromosomfäden während der Konjugation. In c eine für die Parasynthese charakteristische Y-Figur. (Nach Mohr 1914.)



Fig. 37.

Mecostethus. Erste Annäherung der homologen Chromosome in der Spermiocyte. Andeutungen des (sekundären) Längsspaltess in jedem Partner. (Nach McClung 1924.)

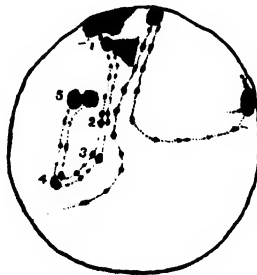


Fig. 38.

Phrynotettix magnus Thom., Spermiocyte. Konjugation des Chromosomenpaares „B“ mit ungleichen (von 1 bis 5 nummerierten) Körnchen. (Nach Wenrich 1916.)

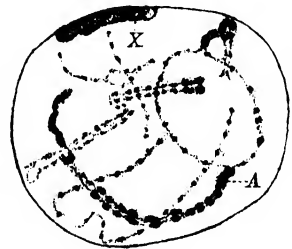


Fig. 39.

Phrynotettix magnus Thom., Zygötänstadium. Chromosomenpaar „A“ im Zustand der Konjugation. (Nach Wenrich 1916.)

gleichgroß sein (vgl. die Abbildung Fig. 33 nach Davis 1908). Durch diese Betrachtung wird auch der früher oft gegen die Parasyndese gemachte Einwand hinfällig, daß es sich bei den zu ihrer Unterstützung herangezogenen Fällen nur um eine zufällige Nebeneinanderlegung der Leptotänfäden handle, da ohnehin im Bukettstadium alle Fäden nach dem einen Kernpol orientiert seien.

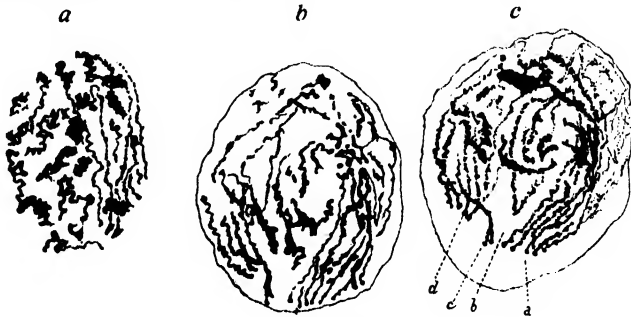


Fig. 40.

Mecostethus grossus L. Spermiocyten *a*, *b* und *c* mit drei aufeinanderfolgenden Zuständen der Parallelkonjugation in Seitenansicht. Man beachte die Stellung der Endkörnchen. In *c* sind die vier Fadenpaare *a* bis *d* konjugiert. (Nach Janssens 1924.)

Ohne Aufklärung bleibt hierbei noch die Erscheinung, daß sich stets die gleich großen, aber homologen Chromosome richtig zusammenfinden. Wenn nur der Zufall walten würde, müßten sich ebenso oft auch ungleich große, nicht homologe Partner miteinander vereinigen, denn vor der Konjugation liegen die Leptotänfäden durchaus regellos verteilt.

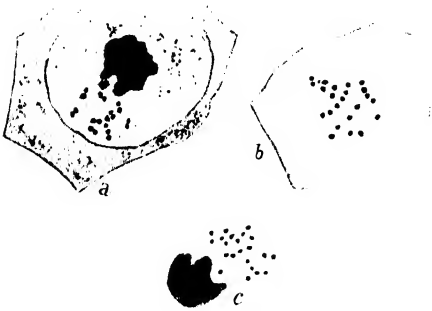


Fig. 41.

Mecostethus grossus L. Die Endkörnchen der Chromosomfäden in Polansicht (vgl. Fig. 40). Paarige Anordnung der Endkörnchen. Der schattierte Körper in *a* und *c* ist das Monosom. (Nach Janssens 1924.)

Wie dem auch sei, es darf auf Grund der hier mitgeteilten Befunde die Parallelkonjugation bei vielen Orthopteren als gesichert angesehen werden. Der oben erwähnte Fall von *Paratettix* (Harman 1920) zeigt aber, daß auch Endkonjugation gut beglaubigt ist. Obwohl die Parasyndese bei mehreren Formen beschrieben ist, an denen frühere Autoren Metasyndese angenommen haben (*Syrbula acuticornis* Brun., *Chorthippus* (= *Stenobothrus*) *curtipennis* Harr. und *Phrynotettix magnus* Thom.),

kann also doch von einer vollständigen Induktion für die Längskonjugation nicht die Rede sein. Es ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß beide Typen der Syndese in den verschiedenen Spezies vorkommen; es ist aber auch der Gedanke nicht unwahrscheinlich, daß selbst in derselben Spezies, ja in dem Hoden desselben Individuums Meta- und Parasyndese vermischt auftreten. So hat Janssens (1924) bei *Stethophyma grossum* L. einzelne Chromosomfäden beschrieben, die zwar nicht allzu häufig, aber doch

ganz deutlich nur mit den „proximalen Endkörnchen“ oder auch nur mit den „distalen“ Enden verschmelzen, ohne daß eine Längsvereinigung folgt. Die meisten Leptotänfäden dieser Art aber zeigen Parallelkonjugation. So wäre es denkbar, daß auch bei anderen Arten die

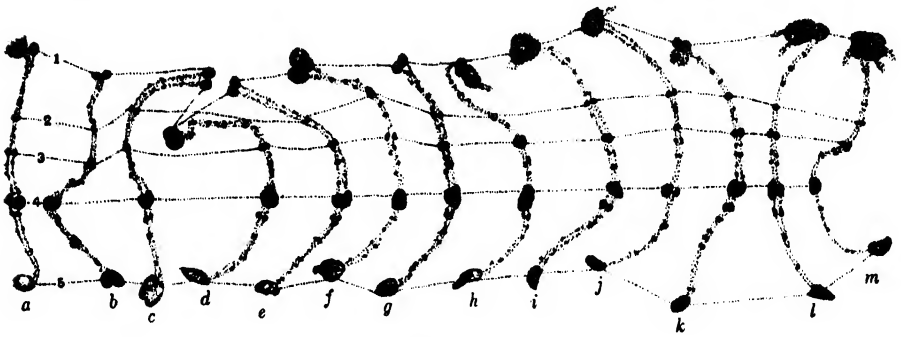


Fig. 42.

Phrynotettix magnus Thom. Chromosomenpaar „B“ aus den Spermiocyten von 13 verschiedenen Individuen. (Nach Wenrich 1916.)

seitliche und die endweise Verbindung nebeneinander vorkommen, und damit würden sich die widersprechenden Angaben der vielen Beobachter recht einfach erklären.

Auf jeden Fall sind auch auf diesem Gebiete weitere sorgfältige Untersuchungen dringend erwünscht, selbst wenn aus cytologischen



Fig. 43.

Phrynotettix magnus Thom. Chromosomenpaar „B“ aus 16 verschiedenen Spermiocyten desselben Tieres. Man beachte hier, wie in Fig. 42, die gleiche Anordnung der Chromatinkörnchen 1—5 in den beiden konjugierten Fäden, aber die gelegentliche Verschiedenheit homologer Körnchen, besonders in Fig. 43 b, h, l, n. (Nach Wenrich 1916.)

und aus erbkundlichen Gründen die Parasyndese als die wahrscheinlichere gelten darf.

d) Die Ausbildung der Tetraden.

Auf das Bukettstadium folgt das Stadium der Spaltung und der Diakinese. Die polare Anordnung der Chromosomfäden löst sich auf, die Chromosome liegen ungeordnet im Kernraum, bis die Kernmembran verschwindet und die sich ausbildende Teilungsspindel die Tetraden in der Äquatorialebene ordnet. Während der Diakinese

erfolgt vielfach eine mäßige, erneute Trennung der Chromosome im Längsspalt, und ferner wird hier meist erst der sekundäre Längsspalt deutlich sichtbar. Es entstehen die charakteristischen Vierergruppen oder Tetraden. Endlich aber verkürzen und verdicken sich die Chromosome stark, und am Schluß der Prophase sind sie meist nur als

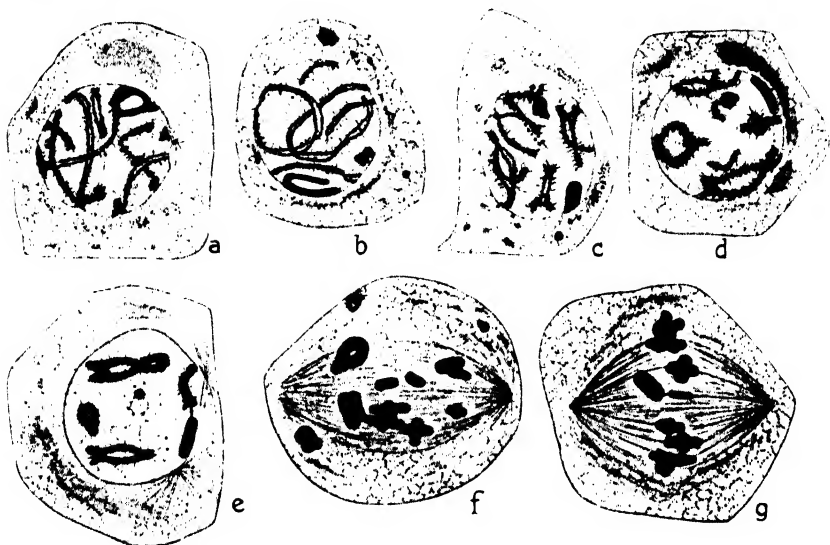


Fig. 44.

Dissosteira carolina L. Ausbildung der Tetraden und deren Einordnung in die Teilungsspindel. Das Monosom fällt durch seine vorausseilende Verdichtung auf. (Nach Davis 1908.)

einheitliche Körper, ohne Andeutung ihrer Zusammensetzung aus vier Teilen, zu erkennen. Ein Übersichtsbild für diese Umwandlungen gibt Fig. 44. Man sieht, wie sich die pachytänen Fäden (Fig. 44 a) verkürzen und unter Verdickung (Fig. 44 c, d) die verschiedenen charakteristischen Tetradenformen annehmen (Fig. 44, d—f).

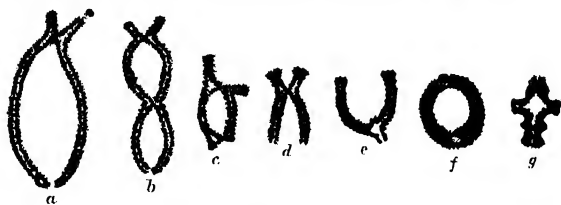


Fig. 45.

Phrynotettix magnus Thom. Verschiedene Tetradenformen aus derselben Cyste. (Nach Wenrich 1916.)

Die Einzelformen der Tetraden sind bei den Locustiden und Acrididen recht mannigfaltig. Daß alle Tetraden nur einfache Stäbe darstellen, ist selten. In der Regel sind nur die kleineren Chromosome stabförmig, die größeren bilden vor allem Kreuze, Ringe und V-Formen. Daneben kommen aber auch Doppel-V-, U-, K-, X-, J-, 8-Formen und noch andere Gestalten vor. Einige der häufigsten zeigt Fig. 45. Sehr bemerkenswert ist es, daß die schon von Sutton (1902) gemachte

Beobachtung immer wieder bestätigt worden ist: die Größenabstufungen der Tetraden sind dieselben wie die der Chromosomenpaare in den Spermiogonien. Auch diese Tatsache ist eine vorzügliche Stütze für die Anschauung von der dauernden Individualität der Chromosome.

Wo alle Tetraden, wie bei *Mecostethus*, einfach stabförmig sind, sind sie durch bloße Verkürzung der pachytänen Fäden entstanden.



Fig. 46.

Phrynotettix magnus Thom. Umwandlung des Chromosomenpaares „A“ vom pachytänen Faden bis zur Metaphasen-Tetrade. (Nach Wenrich 1916.)

Sie haben dann nur in der Mitte eine Verbreiterung, wo die Zugfasern ansetzen (Mc Clung 1924). Nach Janssens (1924) durchlaufen sie alle diese schwach kreuzförmige Bildung. Wo sich die Ansatzstellen der Zugfasern weiter nach den Spindelpolen verlängern, entstehen die echten Kreuze, deren Arme entweder gleich oder ungleich lang sind. Nach Mc Clung (1924) entstehen die Ringe, indem die beiden Hälften eines Stabes zu einem Kreise herumschwingen (diese Form ist typisch für *Stenobothrus*). Bei den Kreuzen und Stäben verrät eine Einschnürung an jedem Ende und ein rautenförmiges Feld in der Mitte oft die Zusammensetzung aus vier Teilen (Mc Clung).

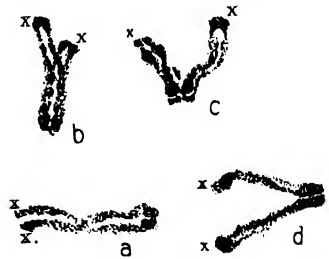


Fig. 47.

Syrbula acuticornis Brun. Vier Stadien der Exkonjugation einer Tetrade. *a* die Teile in Parasynthese; *b* die Trennung beginnt, der sekundäre Spalt, senkrecht zum primären, wird sichtbar; *c* die Trennung ist vollendet; *d* seitliche Ansicht von *c*; *xx* Anheftungspunkte der Spindelfasern. (Nach Robertson 1916.)

Ganz allgemein verzeichnet Mc Clung (1914) folgende Bewegungen der vier Chromosomenhälften, die er „Chromatiden“ nennt, durch welche sich die pachytänen Fäden in Tetraden umwandeln: 1. Biegungen in der Ebene des primären Längsspalt, 2. Bewegungen der Chromatiden in einer Ebene senkrecht zu der des primären Längsspalt, 3. Auseinanderweichen der vier Chromatiden in der Mitte, während die Enden im Zusammenhang bleiben. Mehrere dieser Formänderungen können miteinander verbunden sein. Die unter 1 genannten Biegungen liefern die V- und U-Formen sowie halboffene Ringe, wenn die Enden der Chromatiden getrennt bleiben; wenn sie aber verkleben, geschlossene Ringe, die auch durch 3 entstehen. Die unter 2 bezeichneten Bewegungen, normal zu der Ebene des Längsspalt, ergeben die Kreuztetraden, die in J-Formen übergehen können. Biegungen der Arme führen zur Bildung der X-, K- und 8-Formen. Eine einfache Verkürzung der

Chromatiden liefert die stäbchenförmigen Tetraden. Doch wird auch gerade bei den stabförmigen Tetraden eine verwickeltere Bildungsweise beschrieben, und zwar nach erfolgter Parallelkonjugation, wobei sich der Zusammenhang der Partner in eine Endverbindung umwandelt.

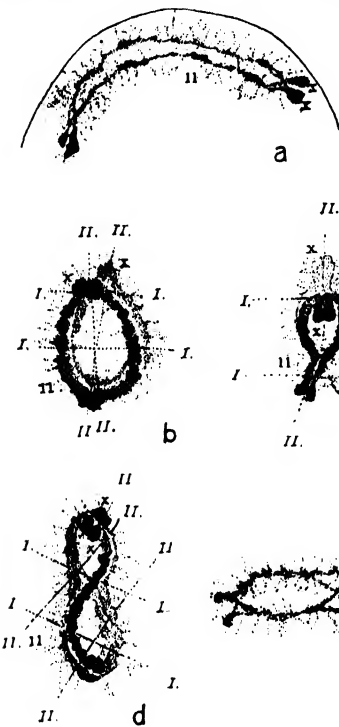


Fig. 48.

Syrbula acuticornis Brun. Tetradenbildung des Chromosomenpaares 11 (vgl. wegen der Numerierung Fig. 20 und 34). (Nach Robertson 1916.)

a, a' Beginn, b Vollendung der Ringbildung; c Trennung der Ringhälften; d 8-Figur; I bezeichnet den primären, II den sekundären Spalt.

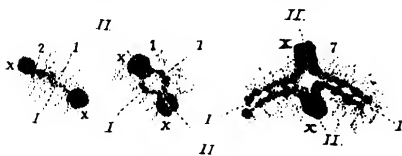


Fig. 49.

Syrbula acuticornis Brun. Drei verschiedene Tetraden (1, 2 und 7) zur Verdeutlichung der Kreuzbildung. (Nach Robertson 1916.)

fasern, die Ziffern I und II den primären und sekundären Längsspalt.

Chiasmotypie bei den Orthopteren. Janssens hat vor kurzem (1924) die Chromosomenkonjugation und Tetradenbildung der Acridiiden *Stethophyma grossum* L. und *Chorthippus parallelus* Zett. im

Hierbei trennen sich die beiden konjugierten Chromosome wieder in ihrer ganzen Länge und bleiben nur an dem einen Ende verklebt: Exkonjugation. Indem jedes Chromatidenpaar sich mit dem freien Ende um 90° herumklappt, entsteht wieder eine Stäbchentetrad. Derartige Vorgänge werden beschrieben von Vejdovsky (1912) bei *Decticus verrucivorus* L., von Wenrich (1916) bei *Phrynotettix magnus* Thom. (Fig. 46), von Robertson (1915, 1916) bei *Acridium granulatus* Kirby, *Tettigidea parvipennis* Hanc. und *Syrbula acuticornis* Brun. (Fig. 47), von Mohr (1914) bei *Locusta viridissima* L. und von Janssens (1924) bei *Stethophyma grossum* L. Wenn die Auseinanderbiegung im sekundären Längsspalt vor sich geht (Wenrich), verwandelt sich der längskonjugierte Doppel-faden, der nach dem Schema a/a'/b/b' zusammengesetzt war, in eine Tetrade,

die nach dem Schema $\frac{a' \parallel b}{a \parallel b'}$ gebaut

ist, und die erste Reifungsteilung, indem sie a'/b zum einen, a/b' zum andern Pol bewegt, ist alsdann äquational. Nach Janssens tritt dieser Fall so auf, daß die Chromosome mit den distalen, d. h. den Endkörnern abgewendeten Enden vereinigt bleiben, während die proximalen Enden auseinanderweichen. Aber die Entfernung der Chromosome erfolgt im primären Längsspalt, und daher ist die I. Reifungsteilung für dieses Chromosomenpaar reduktional.

Die Bildung von Ringtetraden und 8-Formen ist in Fig. 48, die Art einer Kreuzbildung in Fig. 49 zu verfolgen. Hier kennzeichnen x, x die Anheftungspunkte der Spindel-

Hinblick auf die von ihm 1909 bei *Batrachoseps* gefundene Chiasmastypie untersucht und findet zahlreiche Belege für seine Theorie auch bei den genannten Insekten. Wegen der Wichtigkeit dieser Theorie (s. oben, S. 866 f.) sollen hier die wichtigsten Punkte seiner Untersuchung angeführt werden (vgl. Fig. 50, 51, 52).

Bei *Stethophyma grossum* L. führt die parallele Konjugation der leptotänen Fäden nie zu einer völligen Verschmelzung der homologen Partner, wohl aber bei *Chorthippus parallelus* Zett. Noch vor dem Auftreten des sekundären Längsspalts finden Überkreuzungen der konjugierten Fäden statt, bei *Chorthippus* aber erst nach dem Wiederauftreten des primären Längsspalts. Nicht jede Überkreuzung führt zu einer Verklebung der Fäden, es können auch vorübergehende Verlötungen an den Überkreuzungsstellen eintreten. Nur die dauernden Verlötungen führen zur Chiasmastypie. Bei *Stethophyma* ist in der Regel nur ein



Fig. 50.

Mecostethus grossus L. (= *Stethophyma grossum* L.). Verschiedene Tetraden in „Chiasmastypie“ mit einer oder zwei Überkreuzungen bei den mit *x* bezeichneten Stellen. (Nach Janssens 1924.)

Chiasma vorhanden, bei *Chorthippus* können bis zu fünf Verschmelzungsstellen (Knoten) zwischen den beiden Konjuganten gefunden werden. Wenn man die Spalthälften der Konjuganten mit *a'* und *a''*, bzw. *b'* und *b''* bezeichnet, dann laufen im Falle des Chiasmas vom „proximalen Endkörnchen“ (s. o. S. 853) bis zum Knoten zunächst *a'* und *a''*, sowie *b'* und *b''* parallel nebeneinander (Fig. 50 g, *k'''*). Im Knoten aber überkreuzen sich *a'* und *b'*, und hinter der Verschmelzungsstelle liegen dann *a'* und *b'*, sowie *a''* und *b''* parallel nebeneinander. Vor der Verlötungsstelle trennt der primäre Spalt *a'*, *a''* von *b'*, *b''*, hinter ihr aber *a'*, *b'* von *a''*, *b''*. Indem sich nun etwa *a''* mit *b'* verlötet hat, bildet hinter dem Knoten *b'* die Fortsetzung von *a''* auf der andren Kreuzhälfte *a''* die Fortsetzung von *b'* (vgl. die Abbildungen in den Fig. 50 und 51). Das Ergebnis sind Kreuztetraden mit gleichlangen oder mit ungleich langen Armen. In diesen Kreuzdyaden hat jedes gespaltene Chromosom die Form eines rechten Winkels. Die Verschmelzungsstelle, im Scheitelpunkt gelegen, verlötet die sich hier unmittelbar berührenden Spalthälften. Die Tetraden von *Chorthippus* zeigen in ihren mehrfachen Verlötungen (vgl. Fig. 51) entsprechende Verhältnisse. Die beiden Fäden eines Chromosomsegmentes verteilen sich dort auf die

beiden die folgende Chromosomschleife zusammensetzenden Fäden. Die Folgen der Verlotungen und die Verteilung der Chromosomenbruchstücke zeigt das Schema von Janssens, das wir in Fig. 52 wiedergeben.

Die Tetradenbildung bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. wurde seit vom Rath (1892, 1895) Arbeiten wiederholt nachuntersucht, so durch Voinov (1912, 1914, 1916) und Payne (1917), und es zeigte sich, daß die Darstellung vom Rath stark schematisiert war. Die auch von Voinov beschriebenen ringförmigen Spiremfäden verwandeln sich zunächst in Kreuztetraden (Fig. 53 a). Durch weitere Zusammenziehung der Chromatiden (Fig. 53 b, c) entsteht dann die Tetrade im eigentlichen Sinne (Fig. 53 d), sie verwandelt sich dann (e—f) in eine aus zwei nierenförmigen Stäbchen bestehende Übergangsform (Fig. 53 g) und diese dann in die endgültige Form, an der die Vierteilung infolge starker Verdichtung verschwunden ist. Payne

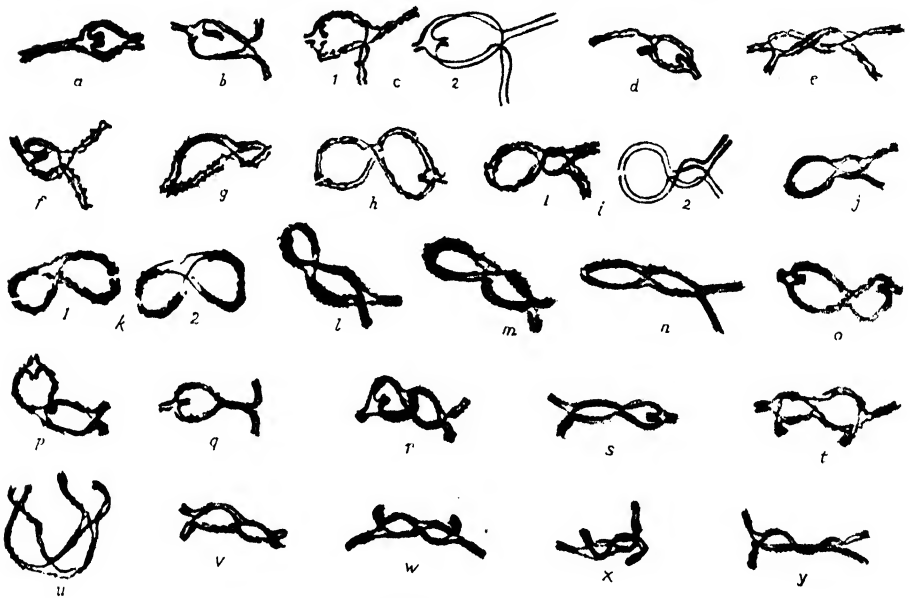


Fig. 51.

Stenobothrus (= *Chorthippus*) *parallelus* Zett., Tetraden mit mehreren Überkreuzungen (Chiasmotypie). (Nach Janssens 1924.)

(1917) findet ähnliche Figuren (Fig. 54 F, G), aber als letzte Form hat er in der Spermiocytenmetaphase doch Tetraden aus vier kugelförmigen Chromatiden beschrieben (Fig. 54 H).

Komplexe Tetraden. Auf die Bildung mehrfacher Chromosome in den Spermiogonien wurde schon oben hingewiesen (S. 856 f.). Bei *Hesperotettix viridis* Thom. hat Mc Clung (1917) bei einzelnen Individuen auch entsprechende Doppel-tetraden oder Oktaden beobachtet, die durch endweise Verbindung von zwei Tetraden entstanden sind. Unter 38 Individuen fand er 11 mit einer Oktade und 15 mit zwei Oktaden (siehe die Zusammenstellung auf S. 882). Es handelt sich also nur um individuelle Variationen, wie sie auch von Carothers (1921) bei *Circotettix verruculatus* Kirby beobachtet wurden. — Nach Woolsey (1915) tritt bei *Jamaicana unicolor* Br. gelegentlich eine aus zwei Doppel-tetraden verschmolzene Ringtetrade auf.

Ungleiche Tetraden, die aus zwei ungleich großen Hälften bestehen, indem sich zwei verschieden lange Spermiogonien-Chromosome endweise miteinander verbinden, hat Mc Clung (1914) bei einigen Acridiern beschrieben. Ähnliche Befunde teilen Carothers (1913) für *Brachystola magna* Gir., *Arphia simplex* Scudd. und *Dissosteira carolina* L., Wenrich (1914, 1916) für *Phrynotettix magnus* Thom., Robert-

son (1915, 1917) für *Tettigidea lateralis* und *Acridium granulatus* Kirby, Carothers (1917) für *Trimerotropis* (= *Pseudotrimerotropis*) *fallax* Sauss. sowie King (1923) für *Pseudotrimerotropis thalassica* Brun. mit. Da es sich dabei auch nur um individuelle Abweichungen handelt,

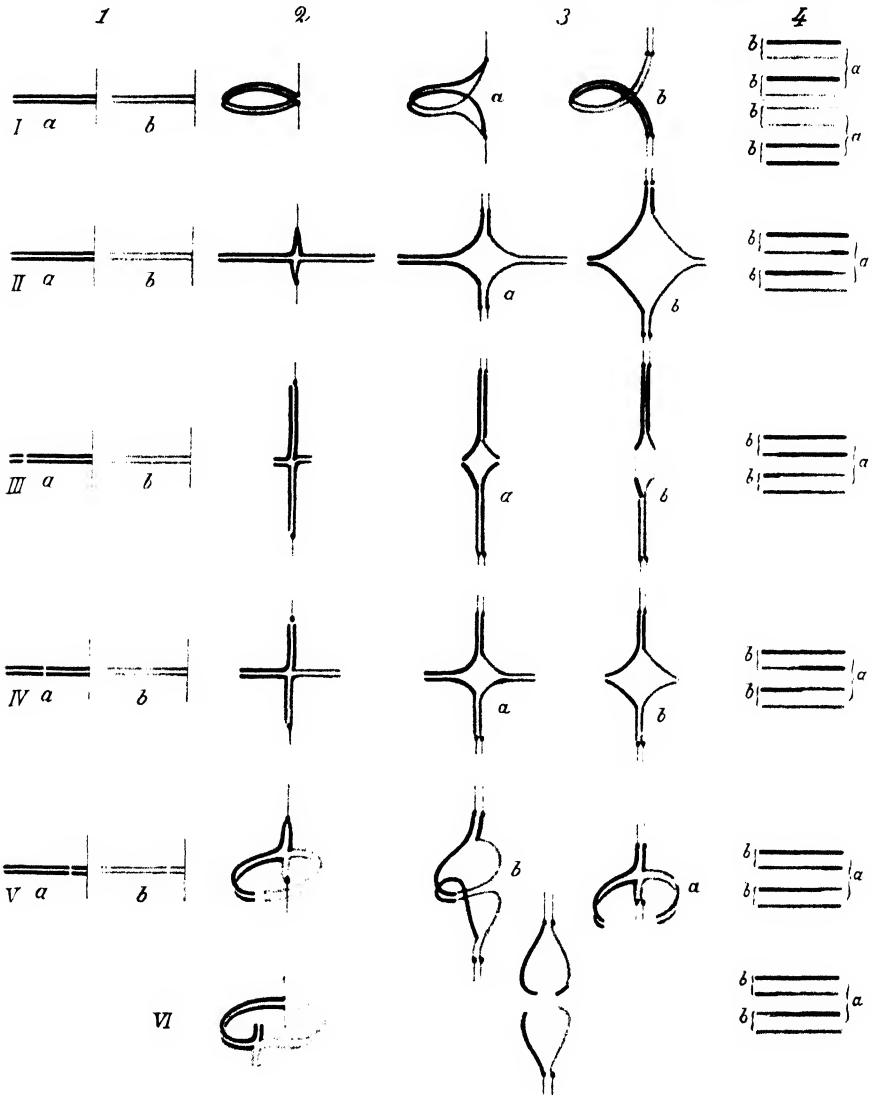


Fig. 52.

Schemata der Chiasmotypie in der I. Reifungsteilung. (Nach Janssens 1924.)

kann nicht angenommen werden, daß diese ungleichen Tetraden gleichbedeutend sind mit den Geschlechtsgruppen, die ebenfalls in Form von ungleichen Tetraden auftreten, aber von Baumgartner (1912) und Payne (1912, 1916) bei *Gryllotalpa borealis* Burm. und von Oguma (1921) bei den Mantiden *Tenodera superstitiosa* und *Paratenodera ardifolia* als Idiochromosome gedeutet wurden. Wir kommen im folgenden Abschnitt darauf zurück.

5. Das Monosom in der Wachstumsperiode und Prophase der Spermiocyten.

Gerade während der ganzen Umwandlung der letzten Spermiogoniengeneration in die Spermiocyten, von der Telophase der letzten Spermiogonien bis zur Anaphase der I. Reifungsteilung, ist das Heterochromosom bei den Orthopteren mit größter Deutlichkeit zu erkennen. In diesem ganzen Entwicklungsabschnitt zeichnet es sich durch seine ausgeprägte Heteropyknose aus, die sich auch in der Färbbarkeit geltend macht. Seine Entwicklung in diesem Abschnitt ist deswegen vielfach und recht eingehend studiert worden. Nachdem es anfänglich als sogenannter Chromatinnucleolus beschrieben war (zuletzt von Moore und Robinson 1905 bei *Periplaneta americana* L.), faßte man es nach dem Vorgange von McClung (1902) als das geschlechtsbestimmende Element auf, ohne daß damit seine Natur zytologisch einer einheitlichen Deutung zugänglich geworden wäre. Buchner (1909) lehnte die geschlechtsbestimmende Funktion ab und vertrat auf Grund seiner Untersuchungen an *Gryllus* und anderen Orthopteren die zuerst von Goldschmidt (1904) ausgesprochene Ansicht, daß das Heterochromosom den Stoffwechselvorgängen im Kern vorstehe, also kein echtes Chromosom darstelle. Dagegen vertraten Vesely (1913) und Mohr (1914, 1915) die Ansicht, daß das Heterochromosom sowohl bei dem Acridier *Chrysochraon* (Vesely) wie bei *Leptophyes punctatissima* Bosc. und *Locusta viridissima* L., nicht zuletzt wegen seines Verhaltens in der Wachstumsperiode der Spermiocyten, ein echtes Chromosom sei.

Bei den Geradflüglern hat McClung (1899, 1900) als erster das Heterochromosom beobachtet, und zwar bei *Xiphidium* (Locustidae) und bei *Hippiscus* (Acridiidae). Seitdem ist es bei mehr als 15 Locustiden und etwa 70 Arten von Acridiern beschrieben worden, bei vielen erst in der Wachstumsperiode, denn in dieser wird es wegen seiner stärkeren Verdichtung stets deutlich sichtbar.

Schon in der Telophase der letzten Spermiogonienteilung fällt das Monosom sehr oft dadurch auf, daß es neben dem Kern in einem besonderen Kernbläschen liegt. So sahen es u. a. Davis (1908) bei *Disosteira carolina* L., *Arphia tenebrosa* Scudd., *Hippiscus tuberculatus* Sauss. und *Chorthophaga viridifasciata* De Geer, *Stenobothrus curtipennis* Harr., *Steiroxys trilineata* Herm., Robertson (1908) bei *Syrbula admirabilis*

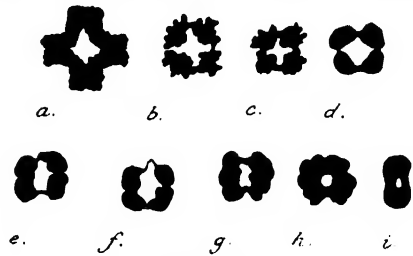


Fig. 53.

Gryllotalpa vulgaris Latr., Tetradenbildung.
(Nach Voïnov 1914.)

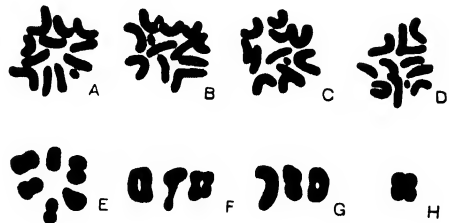


Fig. 54.

Gryllotalpa vulgaris Latr., Chromosomenkomplex und Tetradenbildung. A. D Äquatorialplatten der Spermiogonien; E Spermiocytenäquatorialplatte; F, G. Tetraden in Seitenansicht. H eine Tetrade mit noch deutlicher Vierteilung. (Nach Payne 1917.)

Uhl., Wenrich (1916) bei *Phrynotettix magnus* Thom., Mohr (1914) bei *Locusta viridissima* L. (Fig. 11b, 12, 14, 16, 17). Diese Erscheinung steht vermutlich im Zusammenhang mit der oben erwähnten Heterokinese, indem das Monosom bei den Spermiogonienteilungen verspätet zu den Polen gelangt. Nunmehr bleibt es aber bis zur Ausbildung der I. Reifungsspindel stärker verdichtet und

ist dementsprechend früher als die Autosome bereit, die Karyokinese der I. Reifungsteilung durchzumachen, in der es „vorausleitet“. Mit dem Beginn des Knäuelstadiums tritt das Monosom in den Kern ein (Fig. 55), und erfährt dann eine Reihe von Umwandlungen, mit denen es trotz seiner Heterophyknose an den gleichzeitigen Umwandlungen der Autosome, wenigstens in einem ge-

wissen Grade, teilnimmt. Es hat seinen Platz regelmäßig an der Kernmembran und zwar immer an jenem Pol, an welchem die dünnen Bügel des Bukettstadiums befestigt sind. Nach Gérard (1909) ist es bei *Stenobothrus biguttatus* L. mit dem Spiremfaden verbunden.

Im Leptotänstadium stellt es zunächst einen plumpen, schwach gebogenen Körper dar, der allmählich eine einseitige Zuspitzung erfährt

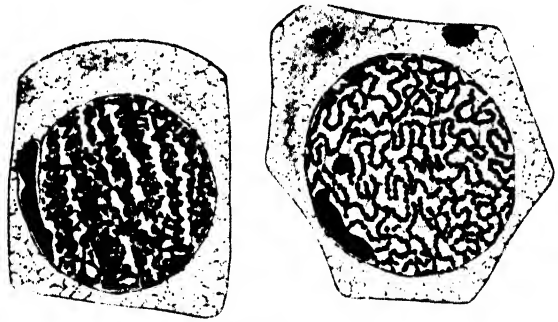


Fig. 55.

Dissosteira carolina L., zwei Spermiocyten in verschiedenen Zuständen der Spirembildung. Das Monosom ist endgültig in den Kern eingetreten. (Nach Davis 1908.)

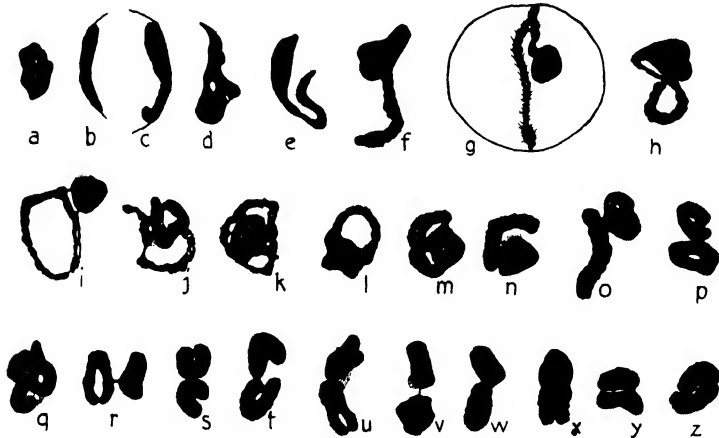


Fig. 56.

Stenobothrus curtippennis Herm., Umwandlungen des Monosoms in der Spermiocyte. (Nach Davis 1908.)

(Fig. 56a, d; Fig. 57). Diese Spitze strebt stets dem Bukettpol zu (Fig. 57, 58) und zeigt sich meist stärker aufgelockert (Fig. 39, 58) und vakuolisiert (Davis 1908, Wenrich 1916, Mohr 1914). Im Bukettstadium erreicht das Monosom von *Diestrammena marmorata* de Haan dadurch dieselbe Dicke wie die Autosome (Schellenberg 1913). Diese

Streckung und Verschmälerung des Monosoms ist vermutlich ein Vorgang, der der Spirembildung der Autosome entspricht. Indem die anfängliche Zuspitzung und Verlängerung sich nach dem Bukettpol streckt, gehorcht sie wahrscheinlich derselben unbekannten Kraft, die auch die Autosomfäden alle dort vereinigt (Schellenberg 1913, Mohr 1914).

Im nächsten Stadium zeigt sich dann besonders bei den Locustiden eine „Konflexion“ des Heterochromosoms (Mohr). Es ist durch eine



Fig. 57.

Hippiscus tuberculatus Sauss., Bukettstadium. Das stark verdichtete Monosom entsendet einen Ausläufer zum Bukettpol. (Nach Davis 1908.)

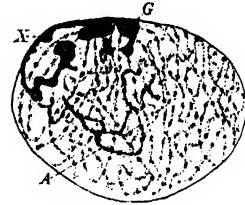


Fig. 58.

Phrynotettix magnus Thom., Bukettstadium. Spiremfaden des Monosoms X. Man beachte außerdem die Konjugation des Autosomenpaares „A“. (Nach Wenrich 1916.)

Krümmung etwa hufeisenförmig geworden, beide Schenkel sind gegen den Bukettpol gerichtet (Fig. 59 n—t), und es folgt schließlich eine Aneinanderlagerung der beiden Schenkel. Bei Locustiden wird dieser Vorgang von Mc Clung (1902) an *Xiphidium*, von Otte (1907) und Mohr (1919) an *Locusta viridissima* L., von Schellenberg an *Diestrammena marmorata* de Haan, von Davis (1908) an *Steiroxys trilineata* Herm. beschrieben, ähnlich auch an Acridiern von Gérard (1909),

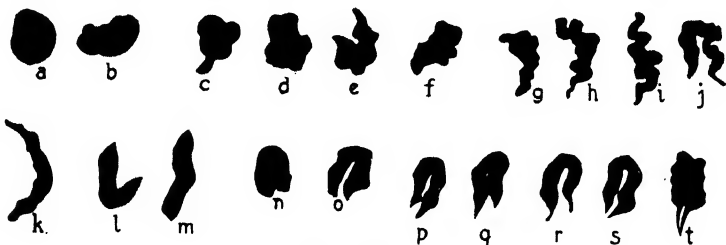


Fig. 59.

Locusta viridissima L., Gestaltänderungen des Monosoms in der Spermiocyte. In n bis t die „Konflexion“ des Monosoms. (Nach Mohr 1914.)

Artom (1909) und Buchner (1909). Es scheint, als wenn dieselbe Kraft, die die parallele Konjugation der Autosome bewirkt, auch die Konflexion des Monosoms herbeiführt, könnte man sagen, wenn man bestimmt überall eine Parallelkonjugation annehmen und eine hypothetische Kraft unterlegen will, die sie verursacht. Nirgends sind Beobachtungen mitgeteilt, aus denen sich eine Konjugation des Monosoms ergeben würde. Als unpaares Element fehlt ihm der Partner für die Konjugation. — Buchner (1909), der damals die trophochromatische Natur des Heterochromosoms vertrat, glaubte ein Abströmen von chromatischer Substanz vom Monosom her aus dem Kern beobachten zu können.

Es sei noch erwähnt, daß mehrfach dem Monosom eine Zweiteiligkeit zugeschrieben wurde. Die Abbildung von Davis (1908) bei *Stenobothrus* (Fig. 56 *i, u—w, y, z*) scheint diese Auffassung zu unterstützen. Buchner (1909) unterscheidet das accessorische Chromosom bei *Oedipoda* von dem ihm aufsitzenden und später achromatisch werdenden Chromatinnucleolus. Allerdings sind seine Deutungen von späteren Untersuchern abgelehnt worden, nur Schellenberg (1913) erwähnt die Ausstoßung kleiner „Nucleolen“ aus dem Monosom im Bukettstadium. — Die Zweiteiligkeit des Monosoms der Orthopteren ist jedenfalls nur eine vorübergehende Erscheinung, verursacht durch die infolge seiner stärkeren Verdichtung auftretenden Abänderungen in der Spirembildung und sie scheint hier und da auch nur durch Schwierigkeiten der Beobachtung vorgetäuscht zu sein. Sie verschwindet am Ende des Wachstumszustandes. Deshalb sind auch die Betrachtungen hinfällig, die Gross (1912) auf die von ihm angenommene bivalente Natur des Monosoms stützt.

Am Schluß der Spermiocytenprophase ist das Monosom ein stark verkürzter, dicker Stab (Fig. 44 *d, e*, 59, 60). Es zeigt meist eine deutliche Längsspaltung, die de Sinéty (1901), Otte (1907) und Schellenberg (1913) als die Trennungsebene zwischen den beiden Hufeisenhälften ansehen, während Mc Clung (1902), Buchner (1909), Granata (1910), Vejdovsky (1912) und Mohr (1914) angeben, daß der Spalt unabhängig von der Schenkelvereinigung neu entstehe. Jedenfalls ist das Monosom, wie es in die I. Reifungsteilung eintritt, längsgespalten und wird infolgedessen als eine Dyade bezeichnet. Diese



Fig. 60.

Steiropys trilineata Herm. Zusammenlegung der Monosomenschenkel.
(Nach Davis 1908.)

Dyade ist, wie sich in vielen Fällen gut verfolgen ließ, aus dem überzähligen Chromosom der Spermiogonien hervorgegangen, dem ein homologer Partner fehlt. Infolgedessen ist auch keine Konjugation des Monosoms in der Wachstumsperiode beobachtet worden; es bleibt nicht nur unpaarig, sondern auch ungepaart¹⁾. Dem entspricht dann auch sein Verhalten in der Reduktionsteilung.

Das Monosom in komplexen Chromosomen.

De Sinéty beschrieb 1901 zuerst die Anlagerung des Monosoms an eine Autosomentetrade. Auf diese Weise entsteht bei der Phasimide *Leptynia attenuata* Pant. ein komplexes Chromosom in den Spermiocyten, das de Sinéty als L-förmige Vierergruppe bezeichnet. Der Querbalken des L wird durch das Monosom dargestellt. In der I. Reifungsteilung wandert es mit der einen Hälfte der Tetrade zu dem einen Pol der Spindel. Ähnlich verhält sich das Monosom einer anderen von de Sinéty untersuchten Phasimide, *Menexenus obtusispinosus*, jedoch nur in einzelnen Fällen, während es in anderen frei bleibt. Eine größere Zahl von ähnlichen komplexen Chromosomen hat dann Mc Clung (1905, 1908, 1914, 1917) untersucht. Er fand diese Chromosome unter Beteiligung des Monosoms bei *Hesperotettix speciosus* Scudd., *H. pratensis* Scudd., *H. viridis* Thom., bei *Mermiria bivittata* Serv. und bei *Anabrus* (Locust.). Bei *Hesperotettix speciosus* Scudd. und *H. pratensis* Scudd. entstehen durch die endweise Verlötung einer Autosomentetrade mit dem Mo-

¹⁾ Eine Konjugation findet aber statt, wenn ausnahmsweise ein überzähliges Monosom auftritt (s. o. S. 857).

nosom — das wegen seines Längsspaltess schon als Dyade aufzufassen ist — eine „Hexade“ (Fig. 61 bei x). Es ist infolge seiner Heteropyknose von den Autosomen zuerst deutlich zu unterscheiden, denn während diese noch körnige Fäden mit rauher Oberfläche darstellen, ist das Monosom bereits zu einem dichten, glatten Stab verdichtet, an welchem auch der Längsspalt oft schon verschwunden ist (Fig. 62). Die Vereinigungen sind nur an Chromosomen mit terminaler Fasernheftung beobachtet worden, und zwar setzen sich die Spindelfasern am Vereinigungspunkte an.



Fig. 61.

Hesperotettix speciosus Scudd., Chromosomenkomplex der I. Reifungsteilung. Das Monosom x ist mit einer Tetrade verklebt und bildet mit ihm die „Hexade“. (Nach Mc Clung 1917.)

Infolgedessen wird in der I. Reifungsteilung das Monosom zusammen mit der ihm angelöteten Tetradenhälfte zu dem einen Spindelpol gezogen (Fig. 63). Die Vereinigung des Monosoms mit einem Autosom ist dauernd und endet nicht in einer Reifungsteilung. So gelangt ein komplexes Chromosom auch in die Spermiden und mit den Sper-

mien vermutlich in die Zygoten. Mc Clung (1917) teilt eine Beobachtung mit, die diese Annahme unterstützt: in den Eifollikelzellen von *Mercuria bivittata* Serv. befinden sich zwei komplexe V-förmige Chromosome, deren kurze Arme von den accessorischen Chromosomen gebildet werden.

Daß die Bildung der komplexen Chromosome nur individuelle Variationen darstellen, läßt sich aus folgender Zusammenstellung (nach Mc Clung 1917) erkennen. Unter 38 Männchen von *Hesperotettix viridis* Thom. besaßen in der I. Reifungsteilung:

5 Individuen	11 Tetraden	+ 1 Monosomdyade	= 12 Chromosome
7 „	10 „	+ 1 Hexade	= 11 „
5 „	8 „	+ 1 Octade + 1 Hexade	= 10 „
7 „	6 „	+ 2 Octaden = 1 Hexade	= 9 „
7 „	7 „	+ 2 „ + 1 Dyade	= 10 „
1 „	7 „	+ 2 „ + 1 „	= 11 „
		+ 1 überzähl. Chrom.	= 11 „
6 „	9 „	+ 1 Octade + 1 Dyade	= 11 „

Auch bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. ist ein komplexes L-förmiges Chromosom gefunden worden (Voïnov 1914; Payne 1917). Voïnov glaubt, daß es aus einer Tetrade und der Monosomdyade zusammengesetzt ist, dann wäre es eine Hexade. Payne dagegen fand, daß es sich gleichmäßig teilt, also nicht der Deutung von Voïnov entspricht. Übrigens hat Payne das L-Chromosom nur in den Maulwurfsgrillen von Neapel, die 15 Chromosomen besitzen, gefunden, nicht aber unter den zwölf Chromosomen der bei Freiburg i. B. gesammelten Tiere.

6. Die Reifungsteilungen.

a) Die erste Reifungsteilung

Wir verließen die Spermiocytenkerne nach der Ausbildung der Tetraden und sahen, daß sich die Vierergruppen im Zustand der Diakinese ungeordnet im Kern verteilt hatten, wobei sie meist peripher an der Kernmembran liegen. Die Prophase der ersten Reifungsteilung

beginnt im eigentlichen Sinne mit dem Auftreten der Centriole und der von ihnen ausgehenden Polstrahlen. Im weiteren Sinne ist freilich schon die ganze Wachstumsperiode von der Leptotänstufe an eine Prophase der Reifungsteilung. Die Centriole scheinen erst spät aufzutreten, sie sind allerdings vor dem Erscheinen der Polstrahlen von anderen stark färbbaren cytoplasmatischen Körnchen schwer zu unterscheiden und daher auch nur von wenigen Forschern genau verfolgt worden. Farmer und Moore (1905) sahen sie schon im Bukettstadium von *Periplaneta americana* L. am Bukettpol. Mohr (1914) konnte bei *Locusta viridissima* L. im Pachytänstadium zwei Zentralkörnchen, von einem hellen Hof umgeben, in günstig gefärbten Zellen auffinden. Auch dort liegen sie an demjenigen Pol des Kernes, an welchem sich die Bukettschleifen ansetzen. Nach Davis (1908) erscheinen die Centriole bei *Dissosteira carolina* L. in der Diakinese, wenn die Tetraden an der Kernmembran verteilt sind (Fig. 44 c, rechts vom Monosom). Sie legen sich der Kernmembran an, bilden die Polstrahlung aus (Fig. 44 c) und wandern dann auseinander, bis sie die entgegengesetzten Pole der Zelle erreicht haben. Nuncmehr werden die Spindelfasern sichtbar und die Kernmembran löst sich auf, zuerst dort, wo sie von den Fasern berührt wird. Damit beginnt die Herstellung der ersten Reifungsspindel, und die Vierergruppen ordnen sich, vermutlich unter dem Einfluß der Strahlung, in dem Äquator des Kernes zu der Äquatorialplatte an. Jetzt ist die Zelle in den Zustand der Metaphase eingetreten. Die verschiedenen Tetradenformen werden von den Spindelfasern (Mantelfasern) erfaßt und ihre Hälften nach beiden Polen zu auseinandergezogen. Aber noch bis in die Metaphase dauert die starke Kontraktion der Tetraden an, so formen sich Kreuztetraden zu würfelförmigen Körpern und die Stäbchen werden oval bis kugelförmig. Wichtig ist die Einstellung der Tetraden in der Äquatorialplatte. Die Stäbchen stellen sich mit ihrer Längsachse parallel zur Achse der Spindel (Davis, Buchner, Mohr), die Kreuztetraden ebenso (Fig. 64—67), indem ihre Querbalken in der Äquatorialebene liegen. Die Ringe liegen verschieden. Nach Mohr (1914) steht die große ringförmige Tetrade bei *Locusta viridissima* L. derart, daß die Ebene des Ringes senkrecht zur Äquatorebene liegt (Fig. 66 A), nach Robertson (1916) liegen die Ringe, die bei *Syrbula acuticornis* Burm. aus den Chromosomen 9 und 11 hervorgegangen sind, mit ihrer Ebene in der Äquatorialebene, also senkrecht zur Spindelachse (Fig. 64 und Fig. 65).

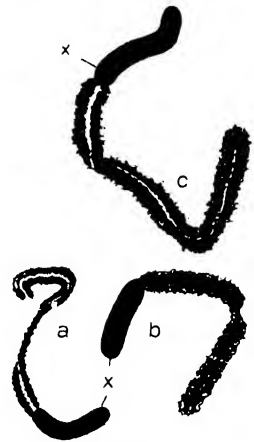


Fig. 62.

Hesperotettix speciosus Scudd. (a, b) und *Mermiria bivitata* Serv. (c). Verklebung des stärker verdichteten Monosoms x mit Autosomitetraden in der Prophase der I. Reifungsteilung.

(Nach Mc Clung 1917.)

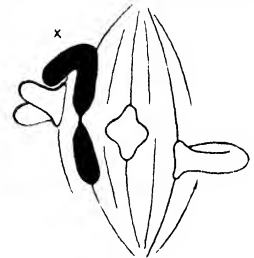


Fig. 63.

Hesperotettix pratensis Scudd., Metaphase der I. Reifungsteilung in Seitenansicht. Die Hexade ist schwarz gezeichnet. Das Monosom x begibt sich zusammen mit der einen Tetradenhälfte zu dem oberen Spindelpol. (Nach Mc Clung 1917.)

Die Trennung der Dyaden, also der Hälften der Vierergruppen, erfolgt bei den stäbchenförmigen Tetraden dadurch, daß sich die Stäbchen in der Mitte einschnüren und Hantelform annehmen (Fig. 66),

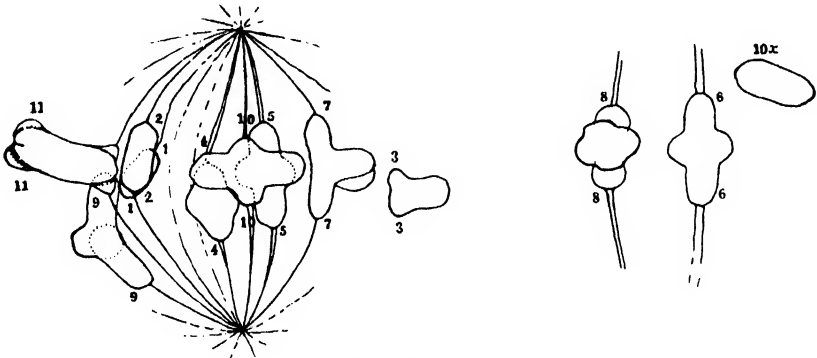


Fig. 64.

Syrbula acuticornis Brun., Metaphase der I. Reifungsteilung (vgl. die Figuren 20 und 65). Seitenansicht nach zwei Schnitten. (Nach Robertson 1916.)

bis die immer dünner werdende Verbindungsbrücke zerreißt. Die Kreuztetraden erfahren eine ähnliche Zerteilung, indem zunächst ihre Querarme sich verkürzen. Die Ringformen werden, wenn ihre Ebene parallel zur Spindelachse liegt, in der Mitte quer durchgeteilt (Mohr, *Locusta*), Fig. 66; wenn ihre Ebene senkrecht zur Spindelachse liegt, durch eine Spaltung parallel der Äquatorialebene zerteilt (Robertson, *Syrbula*), Fig. 64, 65. Die Teilungen der Ringschleifen erfolgen in ähnlicher Weise. Im übrigen muß u. a. auf die Arbeiten von Davis (1908), Carothers (1913, 1917, 1921), Mc Clung (1914, 1917), Robertson (1915, 1916), Wenrich (1916, 1917) und King (1923) verwiesen werden.

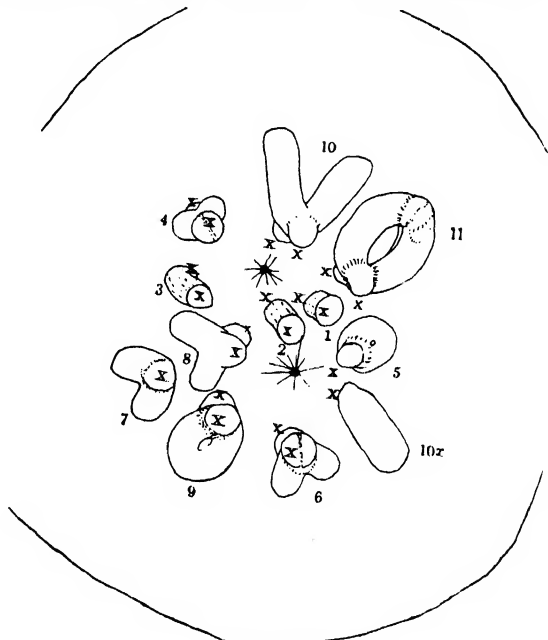


Fig. 65.

Syrbula acuticornis Brun., Metaphase der I. Reifungsteilung (vgl. Fig. 20 und 64). Polansicht. (Nach Robertson 1916.)

Aus den hier mitgeteilten Angaben geht bisher nur hervor, daß die Tetraden in der Reifungsteilung sich in zwei Hälften (Dyaden) teilen, die in der Anaphase auseinanderweichen und zu den beiden Polen des Kerns wandern. Ob die dadurch entstehenden Dyaden nunmehr aus den Hälften eines und desselben der beiden in der Kon-

jugation vereinigten homologen Chromosome oder aus der einen Hälfte des einen und der andern Hälfte des andern homologen Partners be-

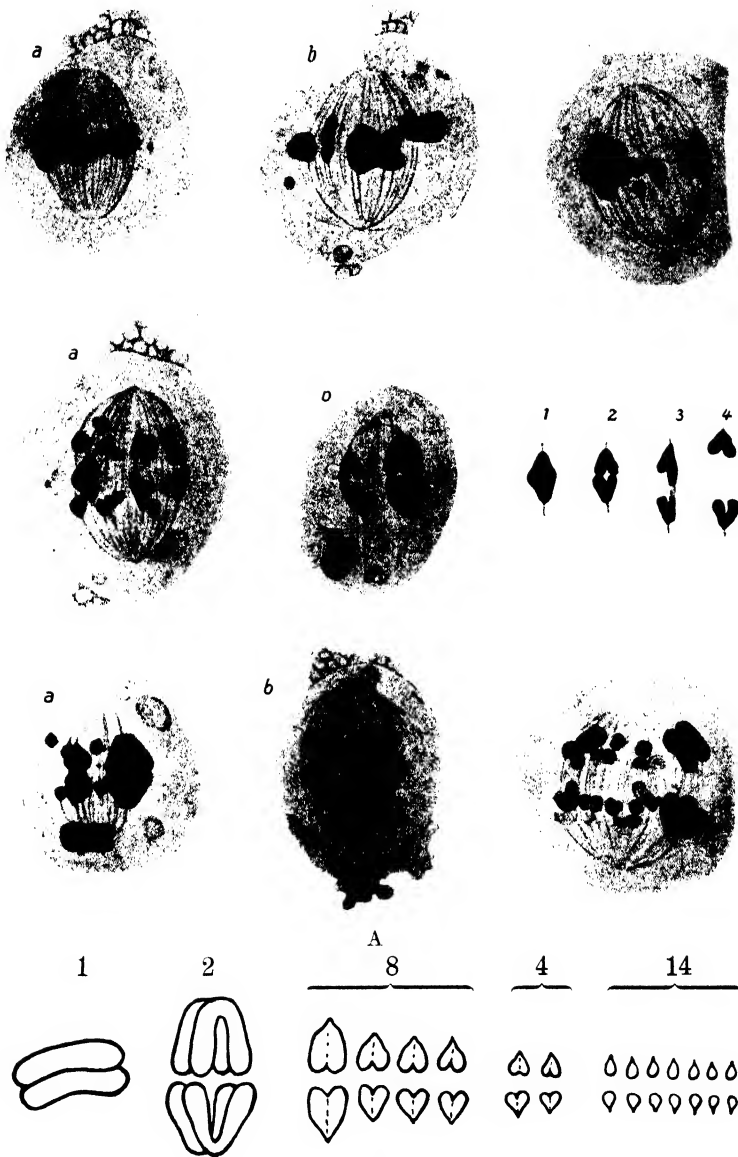


Fig. 66.

Locusta viridissima L. A Metaphase und Anaphasen der I. Reifungsteilung, mit *a* und *b* sind die zueinander gehörenden Schnitte durch dieselbe Zelle bezeichnet. B Schema der Chromosomentrennung in der I. Reifungsteilung; vgl. das Schema der Spermiogonienchromosome Seite 855. (Nach Mohr 1914.)

stehen, ist meist sehr schwierig zu entscheiden. Eine Entscheidung dieser Frage ist aber von größter Wichtigkeit, wenn es sich darum handelt, festzustellen, ob die erste oder die zweite Reifungs-

teilung der Orthopterenspermiogenese als Reduktionsteilung zu gelten hat. Hier ist im Verhältnis zu anderen Organismen die Untersuchung sehr erschwert durch die starke Kondensation oder Verdichtung der Tetraden in der Teilungsspindel der ersten Reifungsteilung. Man kann an ihnen in der Meta- und Anaphase in der Regel keine Grenzen zwischen den Chromatiden erkennen¹⁾, erst am Schluß der Anaphase zeigen sich die Dyaden wieder längsgespalten (Mohr 1914, bei *Locusta viridissima* L.). Es ist deswegen oft auf die Bildungsphasen der Tetraden zurückgegriffen worden, um Entscheidungen zu finden. Aber abgesehen von den Stäbchentetraden sind die dadurch gewonnenen Deutungen recht widerspruchsvoll. Denn die Einstellung der Vierergruppen zu den Spindelfasern läßt sich nicht immer deutlich verfolgen, und selbst bei genauer Beachtung der terminalen, subterminalen und

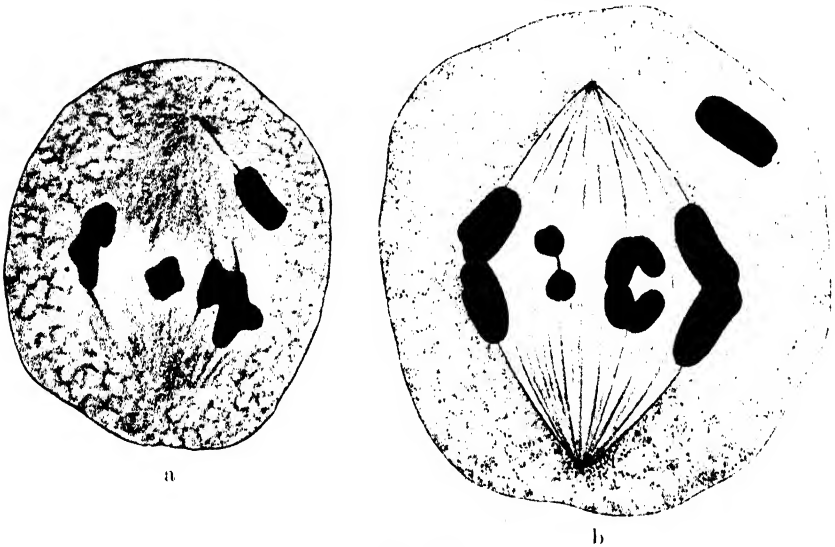


Fig. 67.

a *Oedipoda*, Metaphase der I. Reifungsteilung. (Nach Buchner 1909). *b* *Pamphagus marmoratus* Burm., frühe Anaphase der I. Reifungsteilung. (Nach Granata 1910.)

medianen Faseranheftung sind keine durchweg übereinstimmenden Ergebnisse gezeitigt worden. Es kann daher nicht wundernehmen, daß die erste Reifungsteilung bald als Reduktionsteilung, bald als Äquationsteilung erklärt worden ist. Die Deutung wird auch abhängig sein von der Entscheidung für oder gegen Parallelkonjugation der Chromosome. Alle Anhänger der Parallelkonjugation, mit wenigen Ausnahmen, fassen die I. Reifungsteilung als Reduktionsteilung auf: Praereduktion nach Parasyndese. Es sind dies: Farmer und Moore (1905, *Periplaneta americana* L.), Gérard (1909, *Stenobothrus biguttulus* L.), Artom (1909, *Stauronotus maroccanus* Thunbg.), Morse (1909, *Periplaneta americana* L.), Stevens (1912, *Ceuthophilus*), Robertson (1915, 1916 *Chorthippus* (= *Stenobothrus*) *curtipennis* Harr., *Syrbula acuticornis* Brun., *Tettigidea parvipennis* Hanc. und *Acridium granulatus* Kirby), Mohr

¹⁾ Nur Payne (1917) bildet bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. (Freiburger Material) vier getrennte Chromatiden in der Tetrade ab (Fig. 54), jedoch ohne über ihre Trennung in der Reifungsteilung zu sprechen.

(1914, 1915, *Locusta viridissima* L.), King (1923, *Pseudotrimerotropis thalassica* Brun.) und Janssens (1924, *Chorthippus parallelus* Zett. und *Stethophyma grossum* L.).

Dagegen sind die Auffassungen bei den Anhängern der Endkonjugation verschieden. Den Modus der Praereduktion nach Metasyndese fanden Montgomery (1905, bei *Syrbula acuticornis* Brun.), Mc Clung (1905, bei *Hesperotettix speciosus* Scudd. und *Mermiria bivittata* Serv.), Stevens (1905, bei *Blatta germanica* L.), Wassilieff (1907, bei *Blatta germanica* L.), Davis (1908 bei *Arphia tenebrosa* Scudd., *Chortophaga viridifasciata* De Geer, *Dissosteira carolina* L., *Hippiscus tuberculatus* Sauss., *Melanoplus femoratus* Sauss., *Stenobothrus curtipennis* Harr. und *Steiroxys trilineata* Herm.), Jordan (1908, bei *Aplopus mayeri*), Buchner (1909, bei *Acridium aegypticum*, *Gryllus campestris* L., *Oedipoda*, *Psophus stridulus* L., bei *Decticus „verrucosus“* und *Locusta viridissima* L.), Brunelli (1909, bei *Gryllus desertus* Pall. und *Tryxalis nasuta* L.) und Harman (1920) bei *Paratettix* BB, CC, BC.

Andrerseits wurde die erste Reifungsteilung als Äquationsteilung nach erfolgter Endkonjugation von folgenden Autoren aufgefaßt, die damit den Typus der Postreduktion nach Metasyndese vertreten fanden: Sutton (1902, 1903 bei *Brachystola magna* Gir.), Baumgartner (1904, bei *Gryllus assimilis* Fabr.), Mc Clung (1905, 1908, 1914 bei einer großen Zahl von Orthopteren), Stevens (1905, bei *Stenopelmatus*), Nowlin (1908, bei *Melanoplus bivittatus* Say.), Pinney (1908, bei *Phrynotettix magnus* Thom.), Robertson (1908, bei *Syrbula acuticornis* Brun.) und Carothers (1913, bei *Arphia simplex* Scudd. und *Brachystola magna* Gir.).

Ohne zum Konjugationsproblem Stellung zu nehmen, entschieden sich für Praereduktion: Stevens (1905, 1910) und Zweiger (1907) bei *Forficula*, Schellenberg (1913) bei *Diestrammena marmorata* de Haan und Voïnov (1914) bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr.

Ganz abweichende Meinungen vertraten endlich: de Sinéty (1901), der bei *Orphanina denticauda* Charp., *Leptypia attenuata* Pant. und *Forficula auricularia* L. zwar Zahlenreduktion, aber keine Reduktion im Sinne Weismanns fand, oder Granata (1910) und Vejdovsky (1912), die bei *Pamphagus marmoratus* Burm. bzw. *Decticus verrucivorus* L. beide Teilungen als äquational auffaßten, und endlich Otte (1907): die Angabe des letzteren, daß bei *Locusta viridissima* L. überhaupt keine der beiden Reifungsteilungen eine Reduktionsteilung sei, ist schon u. a. von Buchner (1909) und besonders von Mohr (1914, 1915) entschieden widerlegt worden.

Das Ergebnis dieser Zusammenstellung ist durchaus nicht eindeutig. Auf der einen Seite läßt sich erkennen, daß die in neuerer Zeit immer sorgfältiger angestellten Untersuchungen für das Vorwiegen der Praereduktion sprechen. Auf der anderen Seite ist aber auch die Postreduktion in vielen Fällen wahrscheinlich gemacht. Dann wäre die Folgerung zu ziehen, daß der Typus der Reduktion von Art zu Art verschieden ist, obwohl im übrigen der Verlauf der Spermiocyto-genese bei den Geradflüglern sehr weitgehende Übereinstimmung zeigt.

Man kann aber auch noch zu einer dritten Auffassung kommen, nämlich, daß sich einzelne Tetraden einer und derselben Mitose in der ersten, andere aber in der zweiten Reifungsteilung reduktional teilen. In dieser Hinsicht sind sowohl die Befunde von Wenrich (1916, 1917) wie auch die von Janssens (1924) sehr lehrreich. Wenrich konnte bei *Phrynotettix magnus* Thom. drei ausgewählte Chromosomenpaare durch die ganze Wachstumsperiode hindurch und in der Reifungsteilung verfolgen, da sie eine dauernd erkennbare „Organisation“ aufweisen. Diese Chro-

mosomenpaare *A*, *B* und *C* sind schon als Leptotänfäden stärker färbbar als die übrigen und zeigen eine charakteristische Anordnung und Größe der Chromiolen, zumal an ihren Enden. Während nun die aus den Paaren *A* und *B* hervorgehenden Tetraden sich in der I. Reifungsteilung äquational teilen (Fig. 68, erste und zweite Reihe), zeigt dagegen die Tetrade *C* in 50,8% von 928 gezählten Fällen Reduktion, in 49,2% Äquation. Beide Teilungsarten kommen nebeneinander in denselben Cysten vor, und Wenrich nimmt an, daß die Gestalt der Tetrade (Fig. 68) je nach ihrer zufälligen Lage in der I. Reifungsspindel dem einen oder dem andern Teilungsmodus unterliegt. Bei *Chorthippus* (= *Stenobothrus*) *curtipennis* Harr. und *Trimerotropis suffusa* Scudd. sah Wenrich (1917)

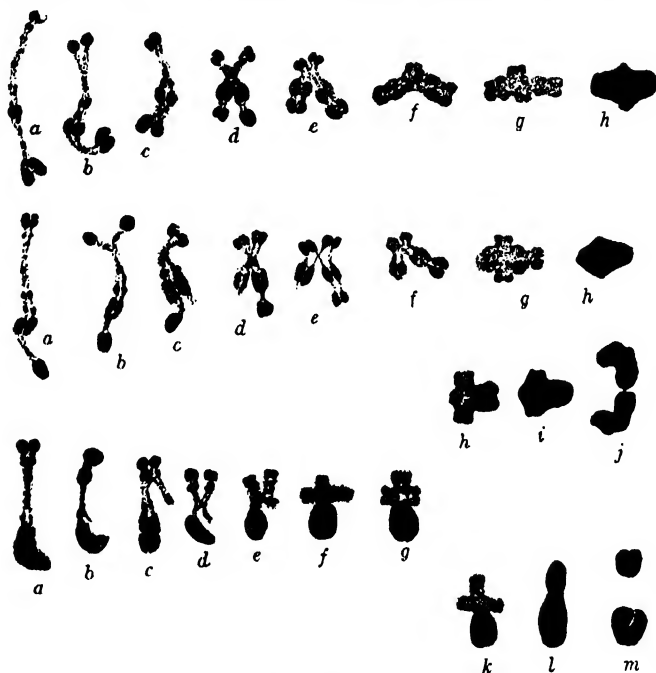


Fig. 68.†

Phrynotettix magnus Thom., obere Reihe *a* bis *h*: Tetrade „A“; mittlere Reihe *a* bis *h*: Tetrade „B“, untere Reihe *a* bis *m*: Tetrade „C“. Die Tetraden „A“ und „B“ werden äquational geteilt, Tetrade „C“ teils äquational (in *h* bis *j*), teils reduktional (in *k* bis *m*). (Nach Wenrich 1916.)

die „telomitischen“ (d. h. die mit terminaler Faseranheftung versehenen) Chromosome in der I. Reifungsteilung sich äquational, die „atclomitischen“ dagegen sich reduktional teilen. Im Hinblick auf diese Angaben von Wenrich sagt darum McClung (1924): . . . „das Verhalten der Chromosome „B“ und „C“ zeigt klar, daß die formalen Theorien der Praereduktion und Postreduktion, die soviel unnütze Diskussion hervorgerufen haben, bedeutungslos sind. Die beiden Reifungsteilungen stellen einen einheitlichen Vorgang dar, der dazu dient, die vier Elemente einer jeden Tetrade im Verhältnis zu allen anderen Gliedern des Chromosomenkomplexes zufällig zu verteilen, und die Trennung der Homologen kann sowohl in

der ersten wie in der zweiten Reifungsteilung geschehen.“ Ganz entsprechend sind dann endlich die Ergebnisse von Janssens (1924) bei *Stethophyma grossum* L., wo nicht allein die von der Theorie der Chiasmotypie geforderten Deutungen, sondern auch gerade die Erscheinungen an Tetraden ohne Chiasma zu dem Schluß zwingen, daß ein und dieselbe Mitose für verschiedene Chromosome gleichzeitig sowohl äquational wie reduktional sein kann.

Auch uns scheint daher eine weitere Erörterung über die Entscheidung für oder wider die Praereduktion und Postreduktion unfruchtbar zu sein. Es steht jedenfalls fest, daß die Verminderung der diploiden Chromosomenzahl auf die haploide schon durch die Pseudoreduktion stattfindet, ferner daß nach den beiden Reifungsteilungen jede Tetrade in vier Teile zerlegt ist statt in acht. Daß diese Zerlegung durch die Trennung der homologen Partner und die Längsspaltung der letzteren bedingt ist, steht ebenfalls fest. Es erhält also jede Spermiide nur die haploide Zahl der längsgespaltenen Spermiocytenchromosome, ob dabei der Reduktionsvorgang nur in einer Reifungsteilung allein oder in beiden stattfindet, ist nebensächlich. Vielleicht ist demnach bei den Orthopteren und auch bei anderen Organismen die scharfe Unterscheidung der beiden Reifungsteilungen in Reduktions- und Äquationsteilung nur ein nach unvollständiger Induktion einer Theorie zuliebe abstrahiertes Schema. Vermutlich können einzelne Tetraden derselben Zelle in der I. Reifungsteilung reduktional, in der II. Reifungsteilung äquational geteilt werden, während andere Tetraden das umgekehrte Verhalten zeigen. Reduktion oder Äquation treten je nach der Einstellung der Tetrade zu den Spindelfasern verschieden auf.

Die oben angedeutete Auffassung einer Variabilität der Reduktion ließe sich nicht aufrecht erhalten, wenn man mit McClung (1914) daran festhält, daß der Ort der Faseranheftung für jedes Chromosom ein bestimmtes Merkmal seiner Organisation ist, das durch alle Zellgenerationen der Spermiogenese unverändert bleibt. Aber selbst wenn man davon absieht, daß eine solche gleichbleibende Faseranheftung nur bei dauernder Individualität der Chromosome denkbar ist, muß man beachten, daß nach McClung der Faseranheftungspunkt zusammenfällt mit dem Punkt der Verlötung der Chromosome bei der Endkonjugation. Im Falle der Parallelkonjugation mit folgender Exkonjugation und Ausrichtung der Partner zu einem gestreckten Stäbchen, ist die Anheftung der Spindelfasern gerade an den freien Enden der Chromosomen gelegen, wie Vejdovsky, Robertson, Wenrich, Mohr u. a. gezeigt haben. Die Auffassung von McClung verträgt sich also nur mit der Annahme der primären Endkonjugation. Bestimmt die Faseranheftungsstelle auch die Orientierung der Tetrade in der I. Reifungsspindel, so ist ein Fall, wie der der Tetrade „C“ bei *Phrynotettix magnus* Thom., nicht denkbar. Vor allem aber gibt die Anschauung von wechselnder Tetradeneinstellung und variierender Reduktion die Erklärung dafür, daß so viele verschiedene Deutungen desselben Vorgangs an nahe verwandten Organismen vorliegen.

b) Die zweite Reifungsteilung.

Auf die Telophase der ersten Reifungsteilung folgt ein kurzes Ruhestadium des Kerns, die „Interkinese“, in welchem aber nach übereinstimmenden Berichten die Chromosome nie vollständig zu einem diffusen Kernnetz aufgelöst werden. Sondern stets sind wenigstens die einzelnen Chromosomenbezirke deutlich getrennt. Die Chromosome entsenden netzartig verbundene Ausläufer und sind von einer Kernmembran umhüllt. Als bald verdichten sie sich stärker und treten, unter erneuter Ausbildung der Centriole, in die Prophase der II. Reifungsteilung ein. Die Centriole sind nach Mohr (1914) schon in der Meta-

phase der I. Reifungsteilung zweigeteilt, sind aber in der Interkinese nicht sicher erkennbar. Die Chromosome in der II. Reifungsteilung sind meist stäbchen- oder V-förmig. Sie sind bald deutlich längsgespalten, ebenso wie die Dyaden der I. Reifungsteilung. Da dieser Spalt auch in der Interkinese oft sichtbar ist, dürfte er übereinstimmen mit dem sekundären, während der Tetradenbildung aufgetretenen Spalt. In der Metaphase liegen die Chromosome derart in der Äquatorialplatte, daß dieser Spalt senkrecht zur Spindelachse verläuft. In der Anaphase werden daher die Dyaden in ihre beiden Hälften zerlegt (Fig. 69).

Die zweite Reifungsteilung wird entsprechend der oben mitgeteilten Zusammenstellung (S. 886/887) als Äquationsteilung aufgefaßt, wo die erste als Reduktionsteilung gilt, oder umgekehrt. In jedem Falle werden

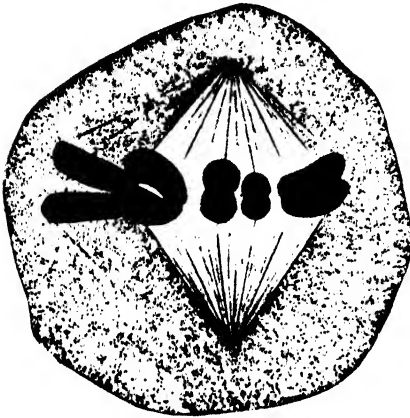


Fig. 69.

Pamphagus marmoratus Burm., Beginn der Anaphase der II. Reifungsteilung. (Nach Granata 1910.)

die Tetraden der Spermiocyten in der ersten Reifungsteilung in Dyaden und diese in der zweiten Reifungsteilung in einzelne haploide Chromosome geteilt. Die Normalzahl der Chromosome finden wir demnach in der Reifungsperiode folgendermaßen geändert. Ist $2n$ die diploide Zahl der Autosome, wie sie noch in den Spermiogonien auftritt, so vermindert sie sich durch die Chromosomenkonjugation der Wachstumsperiode auf n , indem je zwei Chromosome sich miteinander vereinigen. Diese sind in den Vierergruppen zweimal gespalten, enthalten also $4n$ Chromatiden. Die Praespermiden erhalten durch die Trennung der Dyaden in der I. Reifungsspindel je zwei Chromatiden,

also n Chromosome und die zweite Spaltung in der zweiten Reifungsteilung bewirkt, daß jede Spermiide n Chromatiden, also n Dyadenhälften erhält. Somit haben Spermiocyten, Praespermiden und Spermiden die haploide Zahl n .

Komplexe und überzählige Tetraden. Auf das Verhalten der komplexen Chromosome wurde schon oben (S. 856f., S. 881f.) hingewiesen. Vielfache Tetraden von Autosomen bewahren ihre Verbindung auch in den Reifungsteilungen, aus den Oktaden entstehen also im Verlaufe der ersten und zweiten Reifungsteilung wieder Doppelchromosome (Mc Clung 1914, 1917, Carothers 1921).

Überzählige Tetraden verhalten sich wie normale Tetraden, wenn sie durch Konjugation eines überzähligen Chromosomenpaares entstanden sind. Ein einzelnes unpaares, überzähliges Chromosom liefert nur eine Dyade, die sich in der Regel wie das Monosom verhält, also in der I. Reifungsteilung ungeteilt bleibt und sich erst in der II. Reifungsspindel teilt. Ausnahmsweise kommt auch das umgekehrte Verhalten vor, jedenfalls unterliegt die Extradjade nur einer Teilung in beiden Reifungsspindeln und gelangt nur in die Hälfte der Praespermiden (Carrol 1920). Etwaige Beziehungen der Überzähligen zur Vererbungsmechanik und weitere Einzelheiten erörtern: Stevens

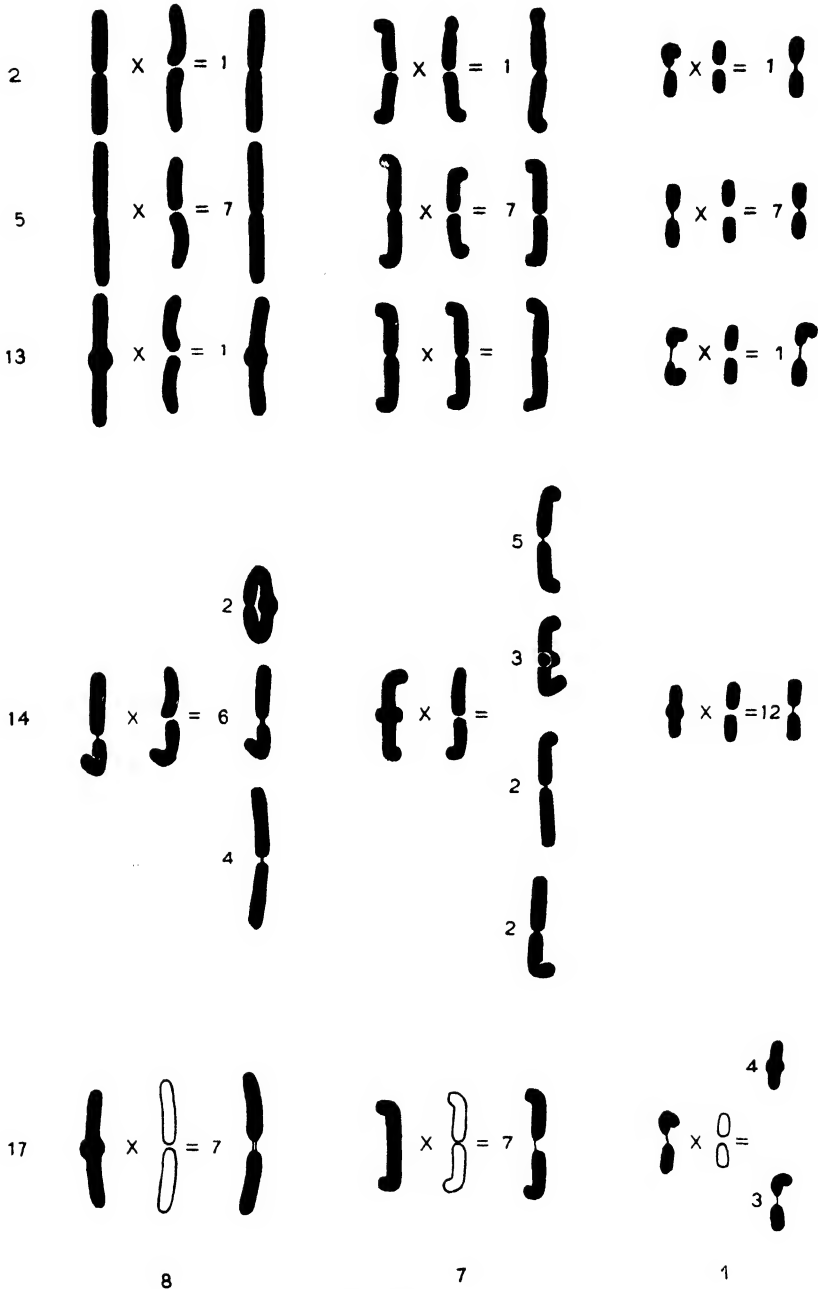


Fig. 70.

Circotettix lobatus Sauss., drei Chromosomenpaare in zwei Generationen.
(Nach Carothers 1921.)

Die seitlichen Ziffern 2, 5, 13, 14, 17 bezeichnen die untersuchten Kreuzungsfälle; die unteren Ziffern 8, 7, 1 bezeichnen die drei verglichenen Chromosomenpaare. In jeder senkrechten Reihe stehen links die väterlichen, rechts von dem X die mütterlichen Chromosome und rechts vom Gleichheitszeichen diejenigen der Nachkommen. Die Ziffern neben den Chromosomenpaaren der Nachkommenschaft geben die Zahl der Individuen an, in der die betreffende Chromosomenform beobachtet wurde.

(1912), Carothers (1913, 1917), Lewis und Robertson (1916), Payne (1916), McClung (1917), Robertson (1917), Plough (1917) und Wenrich (1917).

Zufällige Verteilung der homologen Partner. Die beiden, durch die Chromosomenkonjugation vereinigten homologen Partner der Tetraden könnten entweder „zufällig“, also dem Wahrscheinlichkeitsgesetz folgend, auf die Tochterzellen verteilt werden, oder es könnten die väterlichen Chromosome vorwiegend in die eine, die mütterlichen vorwiegend in die andere Praespermide (bzw. Spermide) gelangen. Carothers (1913, 1917, 1921) hat die Trennung der homologen Partner auf ihre zufällige Verteilung untersucht, indem sie in heteromorphen Tetraden die Fälle zählte, in welchem sich der Partner mit nichtterminaler Faseranheftung oder auch der etwas kleinere Partner zu dem gleichen Pol begab wie das Monosom. Carothers konnte mittels einer großen Reihe von Zählungen zeigen, daß die Trennung der heteromorphen homologen Partner in den verschiedenen Tetraden unabhängig voneinander geschieht und der Wahrscheinlichkeitsregel folgt. Wenrich (1916) und Robertson (1915) machten die gleichen Beobachtungen, und King (1923) konnte die Statistik von Carothers erneut bestätigen.

Die Konstanz der Faseranheftung und die „zufällige“ Trennung bzw. Wiedervereinigung der homologen Partner hat Carothers (1921) dann auch durch mehrere Generationen (F_1 und F_2) von *Circotettix lobatus* Sauss. verfolgt. Fig. 70 gibt dafür eine Veranschaulichung. So bestand in dem Paar Nummer 14 die heteromorphe Tetrade 7 des Männchens aus einem V-förmigen und einem J-förmigen Chromosom, während die des Weibchens aus einem Stab und einem J bestand. In der nächsten Generation konnten also die Elemente in der gleichen Tetrade in vier Kombinationen auftreten: a) Stab und V, b) Stab und J, c) J und V, d) J und J. In der Tat zeigt die nächste senkrechte Reihe von 7, daß alle diese vier Kombinationen gefunden wurden, wenn auch die Zahl der untersuchten Individuen (12 ♂♂) zu klein war, um das erwartete Verhältnis 3:3:3:3 wirklich zu ergeben (McClung 1924).

Eine Nichttrennung der homologen Partner („Non-disjunction“) ist bei Orthopteren bisher noch nicht beobachtet worden, vielleicht tritt sie aber bei Phasmiden auf (vgl. hierzu Nachtsheim 1923, und Pehani 1924, 1925).

7. Das Monosom in den Reifungsteilungen.

Während der Reduktionsvorgang in den Reifungsteilungen der Orthopteren noch nicht völlig geklärt ist, herrscht über das Verhalten des Monosoms in diesen Teilungen vollkommene Übereinstimmung. In rund 100 Einzelfällen ist für das Monosom aller Locustiden, Acrididen und auch der Blattiden ohne auch nur eine Ausnahme das stets gleiche Verhalten nachgewiesen worden: es geht in der ersten Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Zellpol und teilt sich erst in der zweiten Reifungsteilung. Hier kann man also von einer annähernd vollständigen Induktion sprechen. Auch die etwas verwickelteren Verhältnisse bei den Grylliden, den Dermapteren, Mantiden und Phasmiden folgen der Regel: das Monosom bleibt in der ersten Reifungsteilung ungeteilt, teilt sich aber in der zweiten, so daß nur die Hälfte der Spermien das Monosom mit sich führt und auf die Zygote überträgt.

Da die weiblichen somatischen Zellen und Oogonien zwei dem männlichen Monosom völlig gleiche Chromosome enthalten (Guthertz 1907, 1908, 1909, bei *Gryllus domesticus* L., Mohr 1915, bei *Locusta viridissima* L. und *Leptophyes punctatissima* Bosc., Mc Clung 1917, bei *Mermiria bivittata* Serv. u. a.), sind hier die cytologischen Voraussetzungen für die Hypothese der geschlechtsbestimmenden Bedeutung des Monosoms erfüllt. Denn wenn n die haploide Chromosomenzahl und M das Monosom bedeutet, ergibt sich folgende Formulierung:

		Samenzellen	Eizellen	Zygoten
Chromosomenbestand	I	$(n + M) +$	$(n + M) -$	$(2n + 2M) = ♀$
	II	$(n) +$	$(n + M) -$	$(2n + M) = ♂$

Erste Reifungsteilung. Als Zellbestandteil zeigt das Monosom der Orthopteren ein unkompliziertes Verhalten. Von der Auflösung des Bukettstadiums an liegt es, meist noch unregelmäßig begrenzt, an der Kernmembran. Es verdichtet sich dann zu einem glatten, stark färbbaren Stäbchen und läßt in der Regel einen Längsspalt erkennen, der neu, also nicht durch Aneinanderlegung der U-Schenkel entsteht (s. S. 881) und dem sekundären Spalt der Autosome entsprechen dürfte. Da das Monosom in der männlichen Zelle ohne Partner ist, kann es nicht konjugieren. Es ist daher stets nur zweiteilig und liegt neben den normalen Tetraden der Autosome als Dyade.

Diese Dyade wird, wie die übrigen Chromosome, mit in den Teilungsapparat der Mitose einbezogen, d. h. von einer Mantelfaser der Spindel erfaßt und wandert zu dem einen Pol der Spindel (Fig. 71). Die Angabe von de Sinéty, daß es ohne Mitwirkung der Spindelfasern polwärts wandert, ist nicht weiter bestätigt worden. Die Faseranheftung ist meist terminal, bei *Locusta viridissima* L. ist sie median (Mohr 1914). Zu der im Wachstumsstadium hervortretenden Heteropyknose gesellt sich nun die Heterokinese des Monosoms. Es eilt in den meisten Fällen den übrigen Dyaden deutlich voraus und gelangt früher als sie zu dem Zellpol (Fig. 44 g, 66, 67, 71), vielleicht weil es durch seine stärkere Verdichtung eher als die Autosomtetraden in die Mitose eintreten kann, vermutlich auch, weil es sich nicht aus der Verklebung mit einem Partner zu lösen braucht, wie die Autosome. Während aller Zustände der I. Reifungsteilung bleibt das Monosom ungeteilt. Seine Dyadenform ist also nicht der Ausdruck einer Bivalenz. Da es ungeteilt bleibt, erhält von je zwei Praespermiden immer nur die eine das Monosom.

Zweite Reifungsteilung. In den Telophasen der ersten Teilung behält das Monosom seine stärkere Verdichtung, aber auch seinen

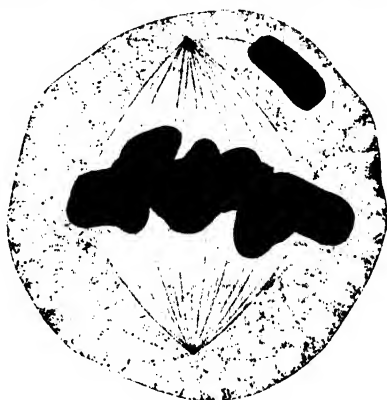


Fig. 71.

Pamphagus marmoratus Burm., Metaphase der I. Reifungsteilung mit voraus-eilendem Monosom. (Nach Granata 1910.)

Längsspalt bei. Im weiteren Verlaufe ist es auch in der Interkinese deutlich erkennbar, in welcher es bei *Locustiden* gelegentlich außerhalb des Kerns im Cytoplasma liegt. Während der zweiten Reifungsteilung verhält es sich wie jedes andere Chromosom. Es wird in seine beiden Spalthälften geteilt, so daß die von einer mit Monosom versehenen Protoplasten abstammenden Spermiden beide mit dem Monosom ausgestattet werden. Die einzige Abweichung vom normalen Typus ist eine gewisse Verzögerung in der Teilung. Überall wo es sich durch seine Größe auszeichnet, spaltet es sich später als die Autosomdyaden und schleppt infolgedessen nach; es gelangt später zu den Spindelpolen als die Autosome (Fig. 72b). Nur bei *Paratettix* gelangt es vor den Autosomen zu den Polen (Harman 1915).

Die Verklebungen des Monosoms mit Autosomen zu Komplexen werden auch während der Reifungsteilungen nicht gelöst (Mc Clung 1917). Während die Tetrade sich teilt, bleibt das Monosom mit der einen Dyade vereinigt (Fig. 63, Seite 883).

Der Chromosomcharakter des Monosoms. Mohr (1914, 1915) betont, daß sich das Monosom in den somatischen Zellen und

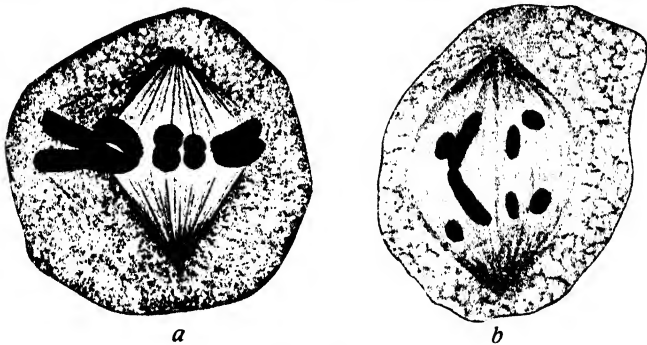


Fig. 72.

a Pamphagus marmoratus Burm., II. Reifungsteilung in früher Anaphase. Spaltung des Monosoms (links); *b Oedipoda*, spätere Anaphase der II. Reifungsteilung mit „nachschleppendem“ Monosom. (*a* nach Granata 1910, *b* nach Buchner 1909.)

in den Spermiogonien nicht von den Autosomen unterscheidet. In den Spermiocyten verhält es sich zwar eigenartig, aber der Unterschied ist nur relativ. „Das Monosom unterliegt denselben Gesetzen wie die Autosomen, und die Verschiedenheiten zwischen den beiden lassen sich auf das Verhalten zurückführen, daß das Heterochromosom keinen Partner hat, mit welchem es wie die Autosomen die Verbindung eingehen kann, die zur Reduktion der Autosomenzahl führt.“ Dem Stadium der dünnen Bügel entspricht die Hufeisenform des Monosoms (vgl. Fig. 73), der parallelen Konjugation die Konflexion der Hufeisenschlenkel, dem Diplotänstadium die Verschmelzung der Schenkel. Im Spaltungsstadium der Autosome werden die Schenkel des Monosoms wieder frei. Wenn der sekundäre Längsspalt der Autosome erscheint, wird auch der Längsspalt des Monosoms sichtbar. Das Monosom wandert in der Anaphase der I. Reifungsteilung allein zu einem Pol, weil ihm der konjugierte Partner fehlt. In der Ana- und Telophase erscheint es wie die Autosome wieder längsgespalten, die Spalthälften bleiben nur an der Ansatzstelle der Zugfaser verbunden,

ebenso in der Interkinese. In der II. Reifungsteilung wird sowohl bei den Autosomen wie bei dem Monosom diese letzte Verbindung gebrochen. Aus dem allen „scheint es uns unwidersprechlich bewiesen, daß das Monosom ein wahres Chromosom ist, mit den essentiellen

	Autosome Monosom			Autosome Monosom	
I			VII		
Metaphasenchromosome der sek. Spermatogonien			Metaphase der I. Reifungsteilung		
II			VIII		
Stadium der dünnen Bügel			Anaphase der I. Reifungsteilung		
III			IX		
Parallele Konjugation			Interkinese		
IV			X		
Doppelbügelstadium			Prophase der II. Reifungsteilung		
V			XI		
Spaltungsstadium			Metaphase der II. Reifungsteilung		
VI			XII		
Frühe Prophase der I. Reifungsteilung			Anaphase der II. Reifungsteilung		

Fig. 73.

Schema der Chromatinreifung bei *Locusta viridissima* L. Dargestellt ist die Entwicklung von einem V-förmigen und einem stäbchenförmigen Autosomenpaar und die des Monosoms. I Spermiogonien; II bis VIII Spermiocyten; IX bis XII Präsperriden. (Nach Mohr 1914.)

Charakterzügen eines Chromosoms.“ Ist dies aber bewiesen, so ist das Verhalten des Monosoms „für die alte-Frage, ob die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung ist oder nicht, von entscheidender Bedeutung“. Da es wegen seiner Unpaarigkeit nicht reduziert werden kann, ist es „ein Indikator, um über das Wesen der Mitosen, die es

passiert, unterrichtet zu werden“. „In allen Fällen, wo ein Monosom in der ersten Reifungsteilung ungeteilt in eine der Tochterzellen übergeht, ist diese Teilung jedenfalls für dies Chromosom unwidersprechlich eine Reduktionsteilung (Mohr).“

Die Heterochromosome in der Gattung *Gryllotalpa*. Bei den Maulwurfsgrillen sind die Verhältnisse durchaus noch nicht geklärt und weichen jedenfalls von denen der übrigen Orthopteren ab, während bei den ihnen nahestehenden Grillen einheitlich das typische Monosom beschrieben worden ist. Es liegen Untersuchungen vor an den Arten: *Gryllotalpa borealis* Burm. (Baumgartner 1911, Payne 1912, 1913, 1917) und *Gr. vulgaris* Latr. (Senna 1911, Voinov 1912, 1914; Payne 1917). Bei *Gr. borealis* Burm. hat Payne in seinen wiederholten Untersuchungen ebenso wie Baumgartner das Vorkommen eines sich typisch verhaltenden Monosoms und daneben eines ungleichen Paares von Idiochromosomen beschrieben. Das Monosom ist nur wenig größer als die übrigen Chromosome. Es begibt sich in der I. Reifungsteilung ungeteilt und vorauseilend zu dem einen Spindelpol. Außerdem ist eine ungleiche Tetrade vorhanden, deren größerer Teil stets zu demselben Pol wandert wie das Monosom (Fig. 74 A—D, E), die also als Idiochromosomenpaar anzusprechen

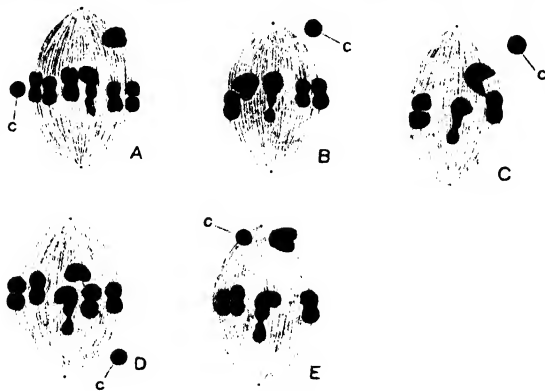


Fig. 74.

Gryllotalpa borealis Burm. Seitenansichten der I. Reifungsspindel. Das Monosom ist in A, C, D und E (obere Hälfte) mehr oder minder vorausgeeilt. Alle fünf Mitosen zeigen das ungleiche Idiosomenpaar, dessen größerer Partner zu demselben Spindelpol geht wie das Monosom. c: chromatoider Körper. (Nach Payne 1917.)

ist. In der II. Reifungsteilung teilen sich alle diese Heterochromosome, das kleine Idiochromosom vor den anderen. Möglicherweise liegt hier eine „Triadengruppe“ vor wie bei der Wanze *Thyanta*. — Bei *Gryllotalpa vulgaris* Latr. sind die Befunde der Autoren nicht in Übereinstimmung zu bringen. Senna (1911) hatte nur ein typisches Monosom gesehen. Voinov (1912, 1914) beschrieb ein accessorisches Chromosom (Monosom), das in der I. Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Spindelpol wandert, aber sich in der Prophase mit einer geraden Tetrade zu einem L-Chromosom (Hexade) verbindet, die ebenfalls ungeteilt, jedoch zum anderen Pol geht. Daneben stellt er noch ein ungleiches Idiochromosomenpaar, bestehend aus einem großen X und einem kleinen y fest, die auch zu den entgegengesetzten Polen gehen, je nach der Lagerung in der Spindel, indem entweder das X oder das y mit dem accessorischen Chromosom wandert, und endlich ein Paar Mikrochromosome, die sich regelrecht teilen und sich von den Autosomen nur dadurch unterscheiden, daß sie in den Ruhekernen zwei aus Chromatin und Platin bestehende Nukleolen darstellen. Das Schema, Fig. 75, faßt diese Deutungen zusammen.

Es muß auffallen, daß hier zwei sich regulär teilende Chromosome als Mikrochromosome bezeichnet werden, daß die mit dem Monosom verbundene Tetrade sich in der I. Reifungsteilung nicht teilen soll, was ganz ungewöhnlich wäre, und daß ein y-Element, in den Spermiogonien unsichtbar, erst in den Reifungsteilungen auftritt. Payne (1917) lehnt deswegen Voinovs Deutungen ab. Er findet zwar ein L-Chromosom in seinem bei Neapel gesammelten Material von *Gr. vulgaris* Latr., aber es teilt sich in gleiche Stücke. Die Mikrochromosome sind gewöhnliche wenn auch kleine Autosome. Er hält daran fest, daß *Gr. vulgaris* Latr. ebenso wie *Gr. borealis* Burm.

neben dem Monosom nur ein ungleiches Idiochromosomenpaar hat. Material aus Freiburg i. Br. (Fig. 54, Seite 878) zeigt nur zwölf Chromosome diploid, kein Monosom und eine ungleiche Tetrade, die vermutlich das Idiochromosomenpaar darstellt. — Da zwischen der Neapeler und den Freiburger Maulwurfsgrillen¹⁾ der auffallende Unterschied in der diploiden Chromosomenzahl besteht (15 bzw. 12), könnten auch Voïnovs Beobachtungen in Bukarest von einer dritten Rasse mit noch anderweitigen Chromosomenverhältnissen herrühren. Deshalb ist hier über diesen interessanten Fall so ausführlich berichtet worden. Nach Voïnov (1925) schwankt in der Tat die Chromosomenzahl bei der rumänischen Rasse zwischen 14 und 16.

Ein Idiochromosomenkomplex ist auch für Mantiden beschrieben worden. Oguma (1921) hat bei *Tenodera superstitiosa* und *Paratenodera aridifolia* einen Idiochromosomenkomplex aus zwei großen Partnern Ia und Ib und einem kleinen

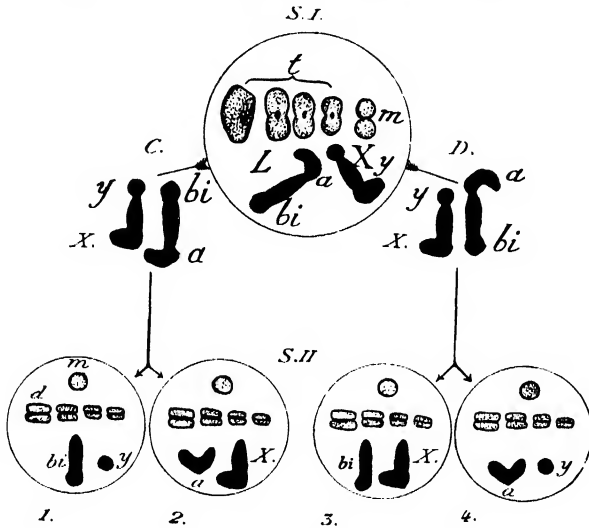


Fig. 75.

Gryllotalpa vulgaris Latr. Schema der Chromosomenverteilung in den beiden Reifungsteilungen. (Nach Voïnov 1914.)

SI Spermiozyten; *SII* PräspERMiden; *C* concordante, *D* differente Einstellung der L-förmigen Hexade (die aus dem Monosom *a* und der ungleichen Tetrade *bi* besteht) in Bezug auf das ungleiche Idiochromosomenpaar *Xy*. Je nach der Einstellung in der I. Reifungsspindel gelangen entweder *X + a* zu dem einen, *y + bi* zu dem anderen (in *S. II*, 2 u. 1), oder *X + bi* zu dem einen und *y + a* zu dem anderen Pol (in *S. II*, 3 u. 4). *t* eine große unsymmetrische und drei symmetrische Autosomentetraden. *m* Mikrochromosome.

Partner *i* gefunden. Die beiden großen Idiochromosome bleiben in den Reifungsteilungen stets zusammen, während *i* sich von ihnen trennt. Es entstehen also zwei Klassen von SpERMiden, die eine mit *Ia + Ib*, die andere mit *i*. Die weiblichen somatischen Zellen enthalten kein *i*, sondern *Ia* und *Ib* doppelt, die männlichen Zellen enthalten *Ia + Ib + i*. Demnach muß *i* das männchenbestimmende Element sein.

8. Das Cytoplasma während der Reifungsvorgänge.

Indem wir uns nun der Darstellung der Histogenese der SpERMien nähern, wird es nötig, auch den Verhältnissen des Cytoplasmas und seiner Bestandteile in der Zeit der Reifungsteilungen eine kurze Zusammenfassung zu widmen. Viele Untersuchungen haben die Schilderung des Cytoplasmas ganz beiseite gelassen, da sie sich, beherrscht von der

¹⁾ Payne hat Belegexemplare aus beiden Orten im Bureau of Entomology in Washington untersuchen lassen. Es konnten morphologisch keinerlei Artunterschiede erkannt werden.

Hypothese des Vererbungsmonopols des Kernes, nur mit den Chromosomen befassen. Es wäre zu wünschen, daß den eigenartigen cytologischen Fragen, die bei der Erklärung der Histogenese auftauchen, mehr Aufmerksamkeit gewidmet, somit auch die Umwandlungen der cytoplasmatischen Bestandteile auch in der Cytogenese noch gründlicher verfolgt würden.

Die Spermioocyten und PräspERMiden sind nur mit wenig Cytoplasma ausgestattet. Man hat oft Mühe, es zwischen den Kernen der Spermioocyten zu erkennen (*Stenobothrus apricarius* L.). Bei einzelnen Locustiden, so *Decticus verrucivorus* L. und *Locusta viridissima* L. (Vejdovsky 1912, Mohr 1914) ist ein Abfließen von cytoplasmatischen Kügelchen an den Zellpolen der Spermioocyten vor und während der Reifungsteilungen zu erkennen (vgl. Fig. 66 A). Ob diese sich in die auch von Buchner (1909) beobachteten, stark färbbaren Kügelchen am offenen Ende der Hodenschläuche umwandeln, ist nicht sicher, aber möglich. Vermutlich beginnt hier schon die auch bei der Umwandlung der SpERMiden zu beobachtende Abstoßung des im SpERMium überflüssigen Cytoplasmas. Im Zellenleib ist an besonderen Differenzierungen die Anwesenheit von stark färbbaren, aber nicht weiter erklärbaren, chromatoiden Nebenkörpern bemerkt worden. Wichtiger dagegen sind die Reste des Spindelapparates, die Centriolen und die Mitochondrien.

a) Der Spindelrestkörper tritt besonders nach den beiden Reifungsteilungen sehr deutlich in Erscheinung, indem er sich zwischen den beiden Telophasenkernen als gebogener, an der neuen Zellgrenze etwas eingeschnürter Strang von deutlich faseriger Struktur dahinzieht. Seine meist auffallend starke Färbbarkeit dürfte vermutlich durch Einlagerung von Mitochondrien (s. u.) verursacht sein.

b) Der Centriole wurde schon bei den Teilungen gedacht. Sie sind in der I. Reifungsteilung immer vorhanden. Mohr fand sie bei *Locusta viridissima* L. in der Ana- und Telophase deutlich zweigeteilt. In der Interkinese sind sie nicht sichtbar. Man kann also fragen, ob sie vor der zweiten Reifungsteilung nicht doch neu gebildet werden. Buchner (1909) gibt an, daß die beiden Centriole der zweiten Reifungsspindel bei *Oedipoda* sich durch Teilung aus nur einem Mutterkorn bilden. In der II. Reifungsspindel verhalten sie sich wie gewöhnlich.

c) Die Mitochondrien haben am meisten Beachtung gefunden, seitdem durch die Arbeiten von Platner, Benda, Meves, Bonnevie, Duesberg und anderen ihre Beteiligung am Aufbau der SpERMien nachgewiesen war und da man sie gelegentlich auch als Träger der Vererbungssubstanz in Anspruch genommen hat.

Es dürfte jedem Cytologen bekannt sein, daß man die Mitochondrien nur nach der von Benda, Meves und Duesberg angegebenen Fixierung (in starker Flemmingscher Lösung mit sehr kleinem oder ohne Essigsäuregehalt) darstellen kann und daß ihre deutliche Unterscheidung von anderweitig färbbaren Körnchen usw. des Cytoplasmas nur durch die Kristallviolett-färbung möglich ist. Das ist leider nicht jedesmal beachtet worden, und deshalb sind immer wieder verschiedene „Nebenkörper“ beschrieben worden, die nach ihrem Verhalten zu urteilen nichts anderes sind als Mitochondrien.

Bei den Orthopteren haben besonders folgende Autoren die Mitochondrien gründlicher beachtet: Otte (1907), Davis (1908), dieser jedoch nicht unter Anwendung der spezifischen Technik, Giglio-Tos und Granata (1908), Buchner (1909), Gérard (1909), Lewis und Robertson (1916), Payne (1917), Bowen (1922 a bis 1924): Vorzügliche

Abbildungen geben Giglio-Tos und Granata, Gérard, Payne und Bowen. Die Ergebnisse aller dieser Autoren sind bis auf einen Punkt gleich. In den Spermiogonien liegen die Chondriosome in Form von

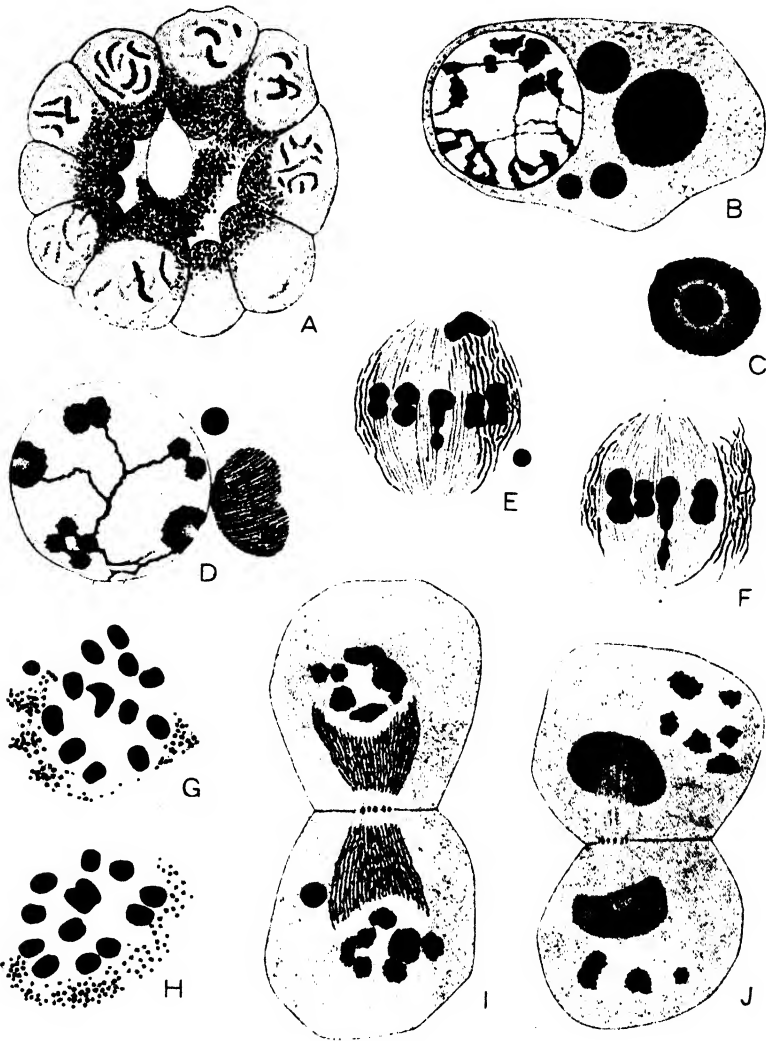


Fig 76.

Die Mitochondrien in der Spermiogenese von *Gryllotalpa borealis* Burm.
(Nach Payne 1917.)

A Spermiogonien cyste, die Mitochondrien liegen an der Innenseite der Zellen. **B** Spermiocyte, frühe Wachstumsperiode; die Mitochondrien bilden einen großen körnigen Kugelhaufen, daneben gefärbte Cytoplasmaabildungen unbekannter Bedeutung. **C** Mitochondrienhaufen aus einer Spermiocyte, zeigt zentrale Differenzierung. **D** Diakinese, Mitochondrienkörper besteht aus feinen Fäden; daneben ein chromatoider Nebenkörper. **E, F** Seitenansicht der Reifungsspindel, Körnerfäden außerhalb der Spindel. **G, H** desgleichen in Polansicht, die Körnerfäden sind quer geschnitten. **I, J** Späte Anaphasen der I. Reifungsteilung, Durchschnürung der Mitochondrien. Zellplatte.

feinen Körnchen um den ruhenden Kern verteilt, bei *Gryllotalpa* sammeln sie sich vorwiegend an dem inneren, der Cystenmitte zugewendeten Zellpol (Fig. 76 A). Auch in lebenden Zellen sind diese Granula erkannt worden

(Giglio-Tos und Granata, Lewis und Robertson). Während der Ana- und Telophasen der Mitosen umgeben sie die Spindelfasern in Form von fadenartigen „Chondriomiten“. Während der Wachstumsperiode sammeln sie sich zu einem stark färbbaren Körnerhaufen, der am Bukettipol der Zelle dem Kern nahe anliegt. Nachher zerstreuen sie sich, bei *Pamphagus marmoratus* Burm. in viele kleine Körnchen verteilt, in dem Cytoplasma, umgeben während der Diakinese den Kern fast gleichmäßig (bei *Grylotalpa* bilden sie gleich ihre Fadenstruktur aus Fig. 76 D) und liegen entweder als Chondriosome oder als Chondriomiten rings um die I. Reifungsspindel (Fig. 76 E, F, G, H) verteilt.

In der Ana- und Telophase erscheinen sie wieder als glatte oder gekörnelte Fäden, die sich den Spindelfasern immer enger anlegen, und bei der Durchschnürung des Spindelrestkörpers werden sie annähernd gleichmäßig auf die beiden PräspERMiden verteilt (Fig. 76 I, J). Nach Giglio-Tos und Granata und nach Payne erfolgt die Teilung der Körnerfäden nicht passiv, sondern aktiv, „sie teilen sich, ehe die Einschnürung der Zelle hinreichend weit fortgeschritten ist; die Einschnürung erklärt auch nicht ihre Bewegung längs der Spindel; also teilen sie sich spontan, nicht passiv,“ sagt Payne, und Giglio-Tos und Granata meinen, „sie sind der Sitz eines aktiven Phänomens, welches ihre Teilung in zwei gleiche Teile bewirkt“, ähnlich wie beim Kern. Vermutlich bildet sich aus ihnen auch die „Zellplatte“ an der Einschnürungsstelle der Spindelfasern (Fig. 76 I, J). Ganz analog ist das Verhalten der Chondriosome in der II. Reifungsteilung, durch welche also auch jede Zelle die gleiche Menge von ihnen erhält. Giglio-Tos und Granata glaubten, daß in der II. Reifungsteilung eine Mitochondriendyade deutlich wird, die sich, allerdings erst nach erneutem körnigen Zerfall, in zwei gleiche Hälften teilt, und sie schreiben deswegen auch den am Schluß der I. Reifungsteilung auftretenden Mitochondrienkörpern den Wert einer morphologisch allerdings nicht sichtbaren Tetrade zu. Jedoch wirken diese Darlegungen nicht sehr überzeugend, und wenn man die von ihnen selbst, von Gérard, von Payne und anderen mitgeteilten Abbildungen prüft, erkennt man, daß eine exakte, gleichmäßige Verteilung der Chondriosomen nicht in Erscheinung tritt (Fig. 76, Fig. 77 A, B).

Nach Abschluß der zweiten Reifungsteilung sammeln sich die Chondriosome zu einem kugeligen, fädigen oder körnigen Mitochondrienkörper, der uns in der Spermioghistogenese noch weiter beschäftigen wird.

c. Die Spermioghistogenese.

Nach Abschluß der zweiten Reifungsteilung beginnt die Umwandlung der Samenzelle in das mehr oder weniger langgestreckte Spermium. Die Benennung Spermide kann angewendet werden bis zur Vollendung des Längenwachstums. Die Benennung Spermium (= Spermatozoon) ist erst dem befruchtungsfähigen Samenfaden beizulegen. Bei den Orthopteren können in der Umbildung der Spermide zum Spermium zwei Abschnitte unterschieden werden. Der erste umfaßt die Umlagerung und der zweite die Streckung; allerdings lassen sich beide nicht scharf voneinander sondern, da die Streckung der Zelle im Bereich des Cytoplasmas schon vor Vollendung der Umlagerung beginnt, indem

sich das Cytoplasma nebst den Mitochondrien mit dem in die Länge wachsenden Achsenfaden schwanzwärts ausstreckt.

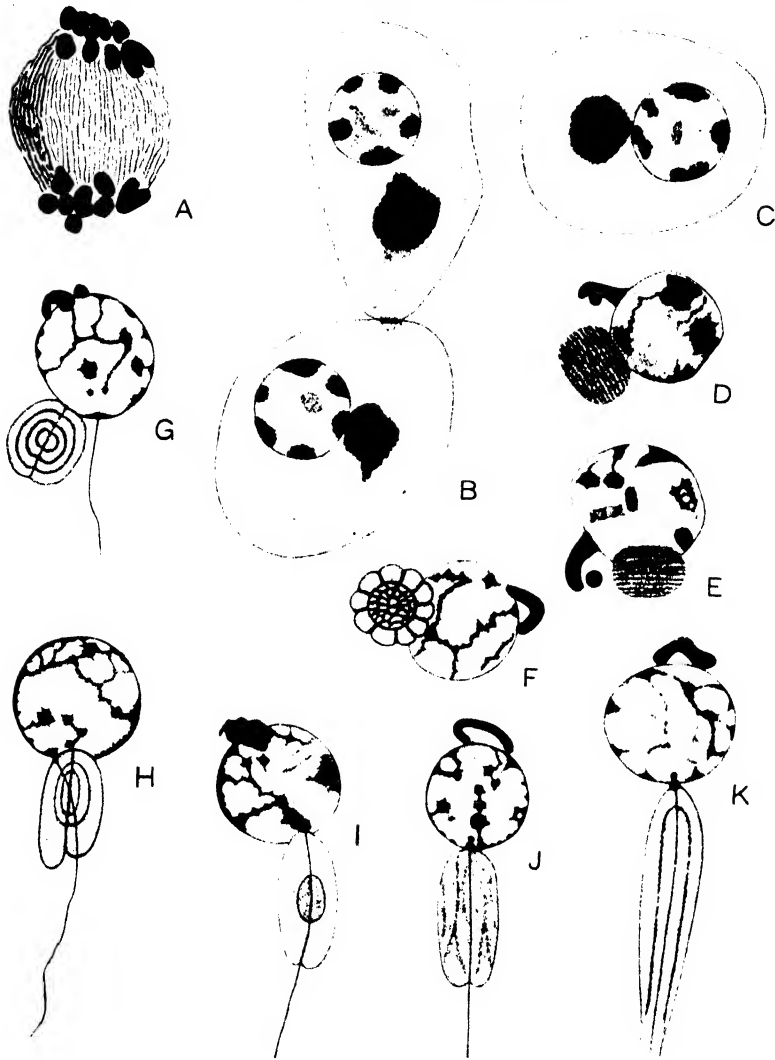


Fig. 77.

Gryllotalpa borealis Burm., Umformung der Spermatiden. (Nach Payne 1917.)¹⁾

A Seitenansicht der Anaphase der II. Reifungsteilung, Mitochondrien neben der Spindel (wie Fig. 76 **E**, **F**). **B** späte Telophase der II. Reifungsteilung, Mitochondrien an den Enden des Spindelrestes. **C** Spermatide mit Mitochondrienkörper. — **D** u. **E** frühes Stadium der Umwandlung, der Mitochondrienkörper zeigt fädigen Bau. **F** weitere Auflösung der Chromosome, Auflockerung des Mitochondrienkörpers. **G** Auftreten des Achsenfadens. **H** Streckung des Mitochondrienkörpers, der sich in **H** bis **K** um den Achsenfaden legt.

Die Umwandlung der Spermatide zum Samenfaden oder die Spermiogenese im engeren Sinne hat in der Literatur der Insekten weit weniger Berücksichtigung gefunden als die Wachstums- und Reifungsperiode. Sind doch gerade viele an Orthopterenkeimzellen ausgeführte Untersuchungen reine Chromosomenstudien.

¹⁾ Der stark gefärbte gebogene Körper in **D** bis **G** und **J** bis **K** ist vermutlich identisch mit dem Golgi-Kopschapparat (siehe Text).

Es kommen für die neuere Zeit nur in Frage die Arbeiten von Otte (1907), Davis (1908), Buchner (1909), Gérard (1909), Vejdovsky (1912), Lewis u. Robertson (1916), Payne (1917), Johnson (1922) und Bowen (1922d und 1924). Da mehrere dieser Forscher der Histogenese auch nur den kürzeren Teil ihrer Arbeiten gewidmet haben, sind bei weitem noch nicht alle Vorgänge völlig aufgeklärt. Zumal die Bildung des Spitzenstücks aus der „Sphäre“ und die Identifizierung des Zentralkorns mit dem Körnchen, an welchem der Achsenfaden ansetzt, scheint nicht sowohl aus lückenlosen Beobachtungen als aus den Analogien mit den von Bonnevies, von Korff, Meves u. a. bei Wirbeltieren und Schnecken dargelegten Entwicklungsvorgängen geschlossen zu sein.

1. Die Umlagerung.

Nach Abschluß der Telophase der zweiten Reifungsteilung bleiben die Chromosome, auch wenn die Kernmembran gebildet ist, noch längere Zeit deutlich gesondert. Das Monosom verharrt in seiner stärkeren Verdichtung. Der Kern ist kugelförmig. Neben ihm ist in dem Cytoplasma der runden oder eiförmigen Zelle zuerst noch der Spindelrestkörper und der Mitochondrienkörper zu erkennen. Der Spindelrestkörper — die „interzonalen Fasern“, wie ihn Mark nennt — verfällt bald der Auflösung. Der Mitochondrienkörper stellt einen kugelförmigen, tief färbbaren, aber wohl aus Körnchen bestehenden „Nebenkern“ dar (Baumgartner 1902, Davis, Gérard, Payne). Die Zentralkörner der letzten Mitose verschwinden mit dem Beginn der Telophase, ebenso ist auch von einer „Sphäre“ (Idiozom) nichts zu erkennen (Fig. 77 B und C); beide Körper sind bisher bei Orthopteren von keinem Untersucher dauernd verfolgt worden.

Otte glaubte die Sphäre von dem Rest der Zentralspindelfasern ableiten zu können. Nach der sonst allgemein angenommenen Definition besteht die Sphäre aber aus dem hellen Hof, der die Zentralkörner umgibt. Ottos Erklärung ist deswegen abzulehnen, da sie nur zu Begriffsverwirrungen führt. Die Herkunft des von ihm als Sphäre angesehenen Körpers, der dann später das Spitzenstück liefert, ist jedenfalls nach seinen Darstellungen als ungeklärt anzusehen.

Indem wir nunmehr die Umwandlung der Spermiide während der Umlagerung verfolgen, betrachten wir vorteilhaft jedes Zellorganell für sich.

a) Der Kern zeigt während der Umlagerungsperiode die Auflösung der Autosome in immer kleinere Chromatinkörnchen, die ein zunehmend schwächer färbbares Netz auf den Lininfäden bilden. Die Auflockerung der Chromosome geht ungleichmäßig vor sich, einzelne größere Brocken bleiben noch lange sichtbar. So ist bei *Gryllotalpa borealis* Burm. das Chromatinnetz mit stärkeren Balken noch während der Streckung des Cytoplasmas erkennbar (Fig. 78 A—D), wie denn überhaupt der Kern sich in seiner Entwicklung nicht ganz in das angegedeutete Schema einordnen will.

Das Monosom widersteht dieser Zerteilung nach Davis und anderen Autoren am längsten. Bei *Locusta viridissima* L. wurde von Otte und bei *Diestrammena marmorata* de Haan von Vejdovsky ein kompakter, an der Ansatzstelle des Achsenfadens liegender Chromatinkörper im Kerninnern als das ungelöste Monosom gedeutet. Endlich löst es sich auch auf, wenn auch erst am Beginn der Streckung, und von da ab ist kein Unterschied mehr zwischen den beiden Klassen von Spermiden mit und ohne Monosom zu erkennen.

Es wäre denkbar, daß sich die Spermien der Orthopteren in zwei Größenklassen sonderlich lassen, von denen die größere wahrscheinlich das Monosom enthalten dürfte. Besonders aussichtsvoll würde eine darauf hinzielende Untersuchung vielleicht

bei Formen mit sehr großem Monosom, etwa *Orphanidia denticauda* Charp., sein. Bei den Orthopteren sind solche Untersuchungen noch nicht angestellt worden¹⁾.

Am Ende der Umlagerungsperiode und beim Beginn der Streckung erfährt das Chromatin des zunächst noch kugelförmigen Kernes eine auffallende Zustandsänderung. Es hat den Anschein, als wenn es nicht mehr aus Körnchen bestände, sondern es scheint „gelöst“ zu sein. Dadurch gewinnt der Inhalt des Kernes ein vollkommen homogenes Aussehen. In diesem Zustand ist er zunächst sehr schwach färbbar, dann aber nimmt seine Färbbarkeit auffallend schnell und stark zu. Man findet nicht selten in derselben Cyste ganz helle und ganz dunkel gefärbte Spermidienkerne dicht nebeneinander. In den stark gefärbten Kernen sind einzelne Chromatinkörnchen nicht mehr erkennbar. Möglicherweise haben wir es hier mit Änderungen des Dispersitätsgrades zu tun, die sich bei der Zunahme der Färbbarkeit sprunghaft einstellen und mit erneuter Farbenaffinität verbunden sind. Da gleichzeitig das Kernvolumen merklich abnimmt (Fig. 78, E, F, K, Fig. 81), darf man annehmen, daß mit der Zustandsänderung auch ein Verlust von Kernsaft verbunden ist.

Die „Sphäre“. Nach den bisher vorliegenden Untersuchungen läßt sich kein klares Bild über dieses Organell der Spermidien bei den Orthopteren gewinnen, von dem man früher annahm, daß es sich in das Spitzenstück umwandle. Dieses Axiom wies schon Buchner (1909) für die von ihm untersuchten Formen ausdrücklich zurück. Gérard (1909) fand bei *Stenobothrus biguttulus* L. weder eine Sphäre noch ein Perforatorium. Otte (1907) und mit ihm Vejdovsky (1912) leiteten das Acrosom von einem Umwandlungsprodukt des Spindelrestkörpers ab (*Locusta viridissima* L. und *Decticus verrucivorus* L.). Nach Baumgartner (1902) wird bei *Gryllus assimilis* Fabr. und nach Davis (1908) bei *Steiroxys trilineata* Herm. erst bei der Umlagerung ein kugelförmiger, innen schwach, außen stark färbbarer Körper an der Außenseite der Kernmembran sichtbar, der später an den vorderen Kernpol wandert und das Spitzenstück bildet. Nirgends ist für den das Acrosom liefernden Körper ein Zusammenhang mit der Sphäre, also jenen hellen, das Centriol der letzten Mitose umgebenden Hof, nachgewiesen. Vermutlich handelt es sich bei diesem Bläschen vielmehr um den vorübergehend ähnlich aussehenden Acroblast, der sich bei *Ceutophilus*, ähnlich wie bei den Hemipteren (s. d.), in ein helles Bläschen und das Acrosoma sondert (Bowen 1922 d). Am ausführlichsten beschreibt Payne (1917) die Entstehung des Spitzenstücks bei *Gryllotalpa borealis* Burm. Nach der Präspermidienteilung gehen die Spindel und die Polstrahlung, mit letzterer also auch die Sphäre, vollständig zugrunde. Sie liefern auch keinen „Nebenkern“. Vielmehr findet sich etwas später neben dem Kern ein länglicher, etwas gebogener Körper von bedeutender Färbbarkeit (Fig. 77, D, E). Dieser wandert aus einer anfänglichen Lage neben dem Mitochondrienhaufen um den Kern herum an die dem Achsenfaden entgegengesetzte Seite (Fig. 77 F, G, I, J, K) und verwandelt sich in das zuerst kappenförmige, später zugespitzte Perforatorium (Fig. 78). Diese Darstellung wird noch einleuchtender

¹⁾ Bei Säugetierspermien hat A. S. Parkes (Quart. Journ. micr. Sci. Bd. 67, 1923) einen Dimorphismus der Kopflänge festgestellt: auf die entsprechenden Untersuchungen am Hemipterenspermien durch Faust und Zeleny kommen wir weiter unten zurück.

durch die Untersuchungen von R. Bowen (1920, 1922a, 1922d) an *Ceuthophilus maculatus* und den Hemipteren *Euschistus* und *Brochymena*. Dort sondert sich aus dem Golgi-Kopsch-Apparat der Sper-

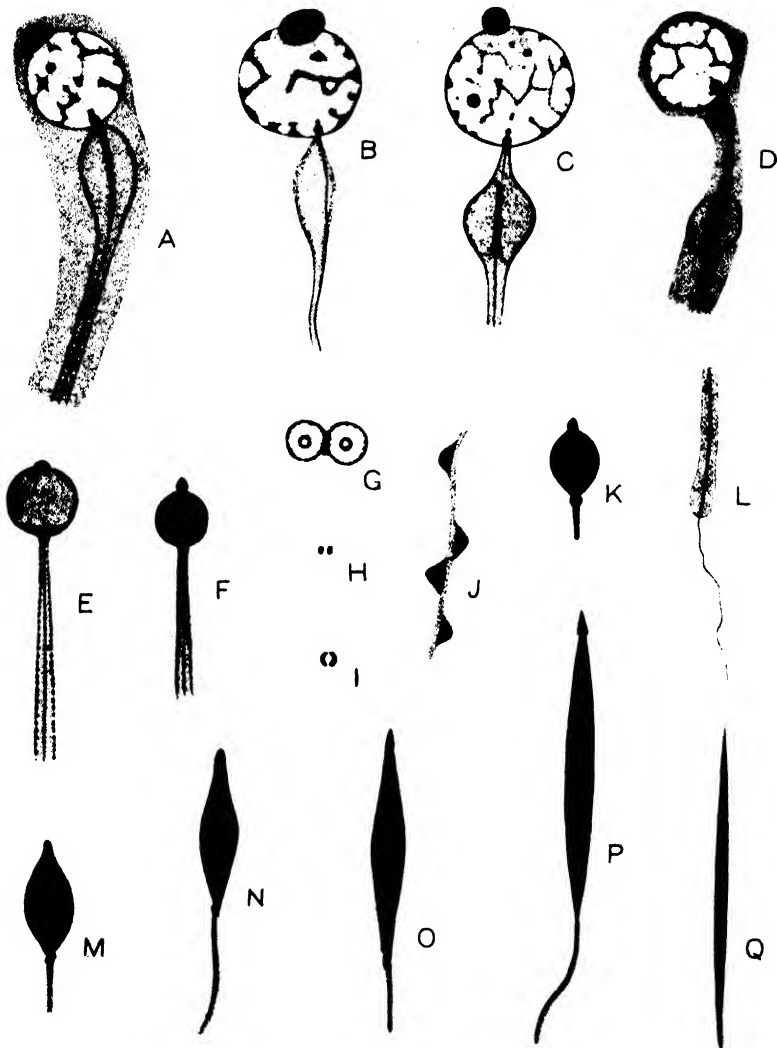


Fig. 78.

Gryllotalpa borealis Burm. Die Umwandlung der Spermatide zum fertigen Spermium.
(Nach Payne 1917.)

A bis D Streckung der Mitochondrienhülle des Schwanzfadens, von der in D ein Teil abgeworfen wird (in B und C ist die Plasmahülle nicht mitgezeichnet). — E bis G die Mitochondrien bilden eine spiralförmige (vgl. J) Hülle um den Achsenfaden. — G ist ein Querschnitt durch den Schwanz, auf demselben Stadium wie K. — H, J zwei aufeinander senkrecht stehende Ansichten des Mittelstücks. L Ende des Schwanzes mit Endfaden. Der Kern erfährt in A bis D eine zunehmende Aufhellung, in E, F, K und M bis Q eine zunehmende Verdichtung und Streckung.

mide ein bläschenförmiger Acroblast ab, der nach Ausstoßung des Restes an den vorderen Kernpol wandert und zum Spitzenstück umgebildet wird. Es ergeben sich dabei Bilder, welche mit denen von Payne eine große Ähnlichkeit besitzen (vgl. das Schema, Fig. 5,

Seite 845). Bei den Acridiiden, z.B. bei *Rhomuleum micropteryum* Beauv. liegt nach Bowen (1920) in der Spermiide, bevor sie sich streckt, neben dem Centriol ein stark färbbares Körnchen an der Kernmembran, das vermutlich aus einem der kleinen Golgikörper hervorgegangen ist. Es wandert alsdann nach vorn und liefert das in Fig. 80 abgebildete Spitzenstück, das zunächst aus einer dem Kern aufsitzenden Platte mit daraufstehendem Knöpfchen besteht. Da der Golgi-Kopsch-Apparat nur durch ganz spezielle Fixierungen dargestellt werden kann, sich aber auch bei der Bendaschen Mitochondrienfixierung oft auflöst, ist der Schluß berechtigt, daß er bei den Orthopteren stets vorhanden ist, wie bei Hemipteren, und daß schon Baumgartner und Davis, aber auch noch Payne nur einige Teile und Zustände des Acroblasts oder des Acrosoms beschrieben haben, während er den übrigen Autoren vollkommen entgangen ist. So erklären sich die oben

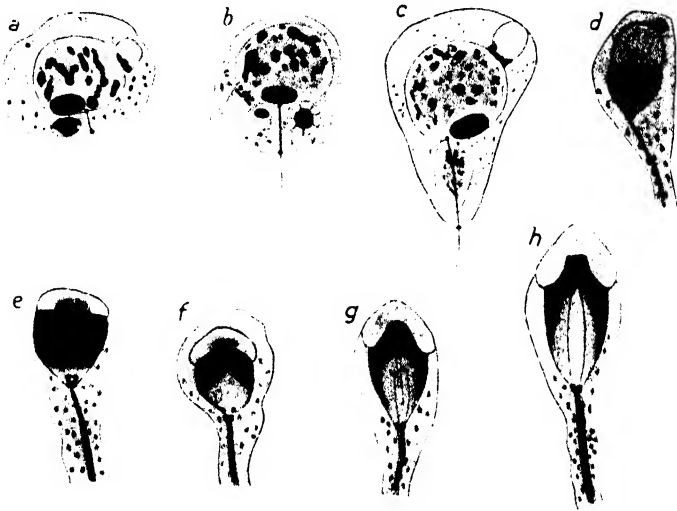


Fig. 79.

Locusta viridissima L., Umwandlung der Spermiiden. Teilung der Centrialkörner, Bildung des Stützapparates im Kern. (Nach Otte 1907.)

erwähnten Widersprüche. Doch sind weitere, technisch besonders sorgfältig durchzuführende Untersuchungen an den Spermiiden von Orthopteren sehr erwünscht.

c) Der Achsenfaden und die Zentralkörner. Schon während der Umlagerungsperiode wird der Achsenfaden sichtbar. Er geht aus von einem oder zwei an den Kern angeschmiegtten stark färbbaren Körnern und verläuft zunächst nur innerhalb des Cytoplasmas (Otte, Davis, Buchner). Bei *Locusta* verlängert er sich schon vor Beginn der Streckung zu dem extrazellulären Schwanzfaden.

Das Korn, mit welchem sich der Achsenfaden an den Kern anheftet, wird allgemein als Zentralkorn angesehen. Diese Definition ist aber bei den Orthopteren bis jetzt nur durch einen Analogieschluß begründet, nicht durch Beobachtung. Vielmehr betonen Davis für *Dissosteira carolina* L. und andere Acridiiden, sowie für *Steiroxys trilineata* Herm., Buchner für *Oedipoda*, Gérard für *Stenobothrus biguttulus* L. und Payne

für *Gryllotalpa borealis* Burm., daß eine Verfolgung der Zentralkörner aus der letzten Reifungsteilung in die jungen Spermiden nicht möglich sei. Vielmehr taucht erst bei der Entstehung des Achsenfadens jener stark färbbare Körper auf, der den Achsenfaden mit dem Kern verbindet. Mit Payne (1917) könnte man sagen: „Da in allen erforschbaren Fällen dieser Körper aus dem Centrosom hervorgeht, darf man annehmen, daß er immer das Centrosom sei.“ Jedoch könnte auch, gerade weil das Zentralkorn de novo zu entstehen scheint, hier die ältere Ansicht berechtigt sein, daß das Zentralkorn ein Analogon zu den Basalkörnern der Flimmerhaare von Epithelzellen sei.

Nach Vejdoovsky teilt sich das dem Kern anliegende Zentralkorn bei *Decticus* in drei Stücke, zwei davon dringen in den Kern ein, das dritte, ihnen außerhalb der Kernmembran benachbart, entsendet den Schwanzfaden. Nach Otte sind ein dem Kern anliegendes proximales und ein an der Zellgrenze liegendes distales Zentralkorn bei *Locusta* vorhanden, die durch den Verbindungsfaden in Zusammenhang stehen (Fig. 79 a, b). Bei den Acridiidae und bei *Gryllotalpa* wird immer nur ein Zentralkorn beschrieben. Es nimmt die Form eines breiten Ringes ein, von dem der Achsenfaden ausgeht. Von einer Umlagerung des Zentralkorns kann eigentlich nicht gesprochen werden, da man den Anheftungspunkt des Schwanzfadens als den Orientierungspol festlegt.



Fig. 80.

Oedipoda, Riesenspermide (mittlere Zelle) mit zwei Zentralkörnern und zwei Schwänzen. (Originalnach einem Präparat von Dr. K. Bělař in Berlin-Dahlem.)

d) Die Mitochondrien liegen in der jungen Spermide in der Nähe des Achsenfadens als dichter Haufen dem Kern an. Sie werden bald streifig oder körnig und zeigen auch sonst eigentümliche Auflösungserscheinungen, so daß sie vorübergehend Systeme von konzentrischen Ringen oder strahlenförmig angeordneten Bläschen bilden, wobei sich ähnlich wie bei den Lepidopteren die chromophile Substanz im Innern, die chromophobe aber außen ansammelt (Bowen 1922 d, s. Fig. 77 D—G). Ihre Beteiligung am Aufbau des Samenfadens fällt in die nächste Periode.

Riesenspermiden sind mehrfach bei Acridiiden beschrieben worden (s. Fig. 81 n. Davis und Fig. 80). Sie dürften aus solchen Keimzellen entstanden sein, die eine Reifungsteilung überschlagen haben; da sie, wie in Fig. 80 zu erkennen ist, einen doppelt so großen Kern haben wie die normalen Formen, ist in ihnen wohl ein diploider Chromosomensatz zu vermuten. Der Besitz von zwei Zentralkörnern und zwei Achsenfäden könnte dann als ein Beweis für die echte Centrosomennatur der Zentralkörner angesehen werden. — Hartman (1913) beobachtete bei *Melanoplus* Riesenspermiden mit 54 und 49, bzw. 89 und 91 Chromosomen, also mit den mehr als tetraploiden bzw. rund oktoploiden Chromosomenzahlen. Vielleicht liefern solche abnormen Zellen auch Riesenspermien.

2. Die Streckung.

a) Der Kern tritt in die Streckung meist erst ein, nachdem die Zelle durch Ausdehnung des Cytoplasmas längs des Achsenfadens schon eine langgestreckte Gestalt gewonnen hat. Er nimmt im Laufe der Streckung bei den Acridiiden zuerst Spindelform und später Fadenform an, während die Spermidenkerne der Locustiden, nämlich von

Locusta viridissima L. nach Otte (1907) und Retzius (1909), von *Steiroxys trilineata* Herm. nach Davis (1908) und von *Decticus verrucivorus* L. nach Vejdovsky (1912) zu der Form eines Ruderblattes auswachsen (Fig. 82). Dabei gewinnt der Kern eine ganz außergewöhnliche Färbbarkeit; jedoch nimmt die Färbbarkeit zunächst oft einseitig oder peripher zu, bis sie das ganze Karyoplasma ergriffen hat. Im reifen Zustande sind

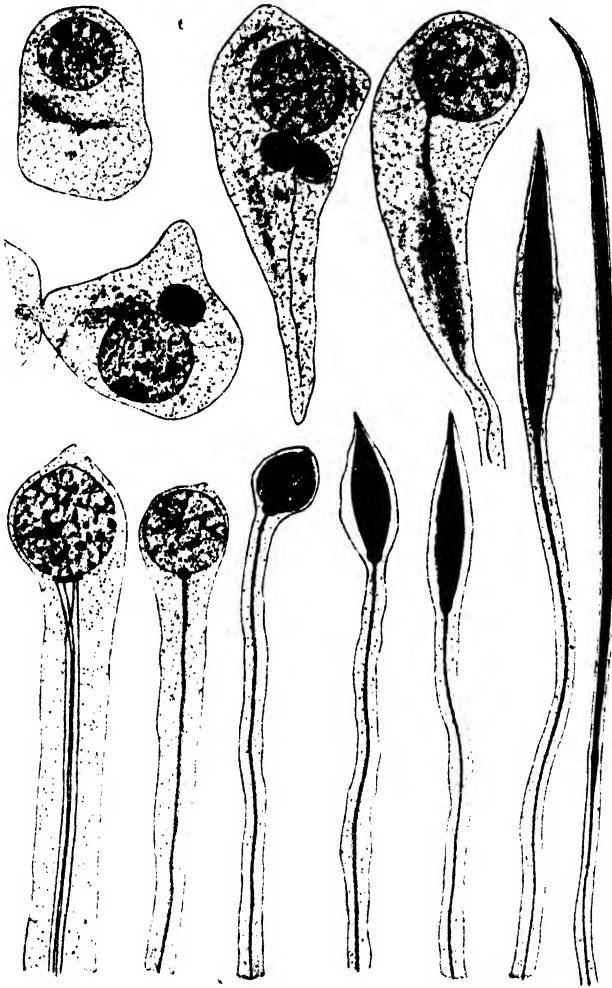


Fig. 81.

Dissosteira carolina L., Umwandlung und Streckung der Spermide bis zur Bildung des fertigen Samenfadens. (Nach Davis 1908.)

die Köpfe der Spermien stets stärker färbbar als die Chromosome in der Metaphase der Spindel. Im frischen nicht fixierten Zustand ist ihre bedeutende Verdichtung an dem großen Lichtbrechungsvermögen erkennbar.

Die Cytoplasmahülle des Kerns ist am Schluß der Streckung, also bei den reifen Spermatozoen, so stark verdünnt, daß sie nicht mehr sichtbar ist. Vielfach wird auch ein Teil des Cytoplasmas während der Streckung am Schwanzfaden abgestoßen.

b) Das Spitzenstück, soweit es beobachtet wurde, gewinnt bei *Gryllus* und *Gryllotalpa* eine spitze Kegelform (Fig. 78 K und M—Q). Bei *Locusta*, *Decticus* und *Steiroxys* liefert das vorher im Innern hell gefärbte, vermutlich als Acroblast anzusehende Bläschen eine breite, ankerförmige Kappe, die ebenso dorsoventral abgeflacht ist wie der Kern (Fig. 82) und die mit zwei stark färbbaren Seitenarmen den Kopf vorn umfaßt. Bei *Rhomaleum micropterum* Beauv. wächst die Platte des Acrosoms zu zwei stäbchenförmigen Plättchen aus, die der Kernmembran anliegen, während das aufsitzende Knöpfchen sich in ein kurzes Stäbchen mit Endkugeln umwandelt (Bowen, 1922 d).

c) Das Zentralkorn wächst bei den Acrididen nur wenig und bildet das stumpf kegelförmige Mittelstück der Spermien (Fig. 81). Bei

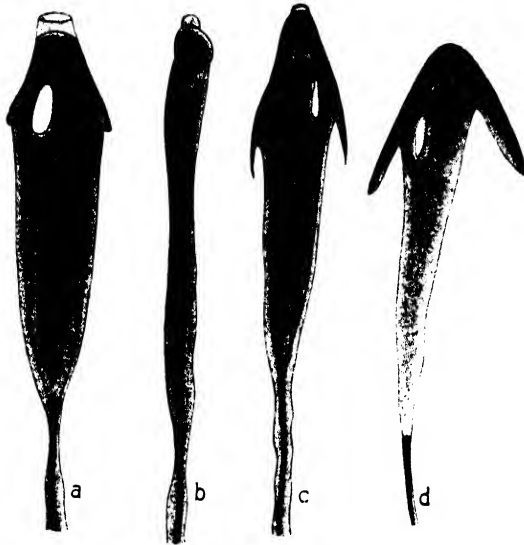


Fig. 82.

Locusta viridissima L., Spermiden, *a* und *c* in Flächenansicht, *b* in Seitenansicht, *d* reifes Spermium mit widerhakenförmigem Spitzenstück. (Nach Otte 1907.)

Gryllotalpa borealis Burn. teilt es sich in zwei ungleich große, in schiefer Lage angeordnete Stücke (Fig. 78 H, J, K, M—P). Bei den Locustiden werden mehrere Teilungen des dem Kern anliegenden Zentralkorns beschrieben. Bei *Steiroxys* entstehen dadurch vier Körner, von denen zwei am Ursprung des Achsenfadens liegen (Davis). Bei *Decticus* erwähnt Vejdovsky drei Zentralkörner, von denen eins im Cytoplasma an der Kernmembran liegend mit dem Achsenfaden verbunden ist, während die beiden andern in den Kern eindringen und einen Stützapparat bilden. Ähnlich fand Otte bei *Locusta viridissima* L. eine Teilung des proximalen Centralkorns, aber es teilt sich in vier Stücke. Zwei bleiben außerhalb des Kerns, den sie mit dem Achsenfaden verbinden, die beiden andern dringen in den Kern ein, teilen sich in vier Körner, die mit den beiden proximalen durch Fäden verbunden auch eine Art Stützapparat zu bilden scheinen (Fig. 79 d—h). Der Achsenfaden wächst während der Streckung, von Cytoplasma umschlossen, sehr

bedeutend in die Länge, ein kürzeres oder längeres Stück von ihm ragt aus dem Cytoplasma heraus (Fig. 78 I).

d) Die Mitochondrien waren am Ende der Umlagerung in die Nähe des Achsenfadens gelangt. Sie legen sich unter ständiger Auflockerung (Fig. 77, H—K) um den Achsenfaden herum und bilden eine aus feinen Körnerfäden bestehende Hülle, wie die meisten Autoren angeben (Fig. 78 A—G und J). Nach Payne und Gérard ist diese Hülle bei *Gryllotalpa* und bei *Stenobothrus* wenigstens vorübergehend schraubenförmig (Fig. 78 J). Schließlich bilden sie eine homogene Masse, in der der Achsenfaden nicht mehr differenziert werden kann. Von mehreren Beobachtern wird angegeben, daß ein Teil der Mitochondrien mit dem abgestreiften Cytoplasma abgestoßen wird (Buchner, Payne). Daß die ganze Mitochondrienmasse entfernt wird, wie Otte und Vejdovsky annehmen, scheint um so weniger wahrscheinlich, als der Schwanz der Locustidenspermien nach ihren eigenen und den Beobachtungen von Retzius (1909) immer noch eine gewisse, die Endfibrille übertreffende Dicke hat (s. auch unten).

Die fertigen Samenfäden bestehen demnach bei den Locustiden aus dem zum Kopf umgewandelten Kern, dem ein meist kappenförmiges Spitzenstück aufsitzt, aus dem Mittelstück, dem Schwanz und dem Endfaden. Bei den Acridiiden ist das Spitzenstück oft schwer zu erkennen, bei den Grylliden dagegen besser; im übrigen haben die Samenfäden der letztgenannten beiden Familien dieselbe Zusammensetzung, wie die der Laubheuschrecken, nur daß sie überall mit einem langen fadenförmigen Kopf ausgestattet sind. Für die Spermatozoen von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. macht Toedtmann (1923) folgende, vielleicht als typisch anzusehende Angaben: die Gesamtlänge beträgt $490\ \mu$, davon entfallen auf das Spitzenstück $5\ \mu$, auf den Kopf $33,3\ \mu$, auf den Schwanz $451,6\ \mu$. Der Kopf ist $3\ \mu$ breit. Am Schwanz unterscheidet Toedtmann den $331,6\ \mu$ langen und $2,5\ \mu$ breiten Flimmersaum und die $120\ \mu$ lange Endgeißel. Der Flimmersaum reicht von der Basis des Kopfes bis zum Beginn der Endgeißel und ist zwischen einer Stützfaser und einer Randfaser ausgespannt. Durch Maceration läßt sich von der Stützfaser noch eine Mittelfaser loslösen, die zur Befestigung des Flimmersaumes an der Stützfaser dient. Durch noch weiter gehende Maceration zerfallen diese drei Hauptfasern in 9—11 Elementarfibrillen. Ein so komplizierter Aufbau des Schwanzes aus Fibrillen, wie er auch von Ballowitz bei anderen Insekten beschrieben ist, zwingt zu dem Schluß, daß nicht nur der in der Spermiogenese allein sichtbare Achsenfaden den Schwanz bildet, sondern daß, entgegen den Angaben von Otte und Vejdovsky, ein erheblicher Teil der Mitochondrien als Hülle um den Achsenfaden gelegt wird und hier die verschiedenen Fasern bzw. Elementarfibrillen liefert.

In den Ausführungsgängen verbinden sich die Spermien von *Locusta* zu einem langen Gebilde, das einer wallenden Straußenfeder verglichen werden kann (Otte). Ähnliche Bildungen, Spermatodesmen, beschreibt Ballowitz. Die Ausbildung und Struktur von Spermatoophoren und Spermatodosen bei Locustiden und Grylliden schildern Cholodkovsky (1913) und Boldyrew (1913). Da diese Bildungen mit der Spermiogenese nicht unmittelbar zusammenhängen, sei hier nur auf sie hingewiesen.

d. Die Chromosomenzahlen und die Heterochromosome der Überordnung Orthoptera¹⁾.

1. Ordnung Saltatoria.

Art	Diploid	Haploid	Heterochromosom	Bemerkungen	Autor
a) Tettigoniidae. (= Locustidae)					
<i>Anabrus</i>	33 Spgo.	16, 17, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		McClung '02, '14
<i>Ceuthophilus</i>	27 (?) Spgo.	19 (21) ♂	"	2 Überzähl., in I. od. II. Rft. zu jedem Pol.	Stevens '12 a
<i>Conocephalus</i>	33 Spgo.				McClung '14
<i>Decticus verrucivorus</i> L.	23 Spgo.	11, 12, ♂	"		Vejdovsky '12
" <i>verrucosus</i> ²⁾ . .	31 Spgo.				Buchner '09
<i>Diestrammena marmorata</i> de Haan ³⁾	57 Spgo.	28, 29, ♂	"		Schellenberg '13
<i>Jamaicana flavu</i> Candell	35 Spgo.	17, 18, ♂	"	bei einem Indiv. Vereinigg. von 2 Autosomen, 2 Autosome können verkleben.	
" <i>subguttata</i> Walk . .	34, 35 Spgo.	17, 18, ♂		2 Paare d. Autosome können verklebt sein.	Woolsey '15
" <i>unicolor</i> Br. . .	33, 35 Spgo.				
<i>Leptophyes punctatissima</i> Bosc.	31 Spgo. 32 Oogo. 31 ♂ som. 32 ♀ som.	15, 16, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol ♀ hat diploid 2 X		Mohr '15
<i>Locusta viridissima</i> L. .	33 Spgo.	16, 17, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Otte '07
" "	29 Spgo. 30 Oogo. 29 ♂ som. 30 ♀ som.	14, 15, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol ♀ hat diploid 2 X		Mohr '14, '15
<i>Microcentrum</i>	33 (?) Spgo.	16, 17, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		McClung '02
<i>Orchesticus</i>	33 Spgo.	16, 17, ♂	"		McClung '02, '14
<i>Orphanina denticauda</i> Charp. . .	31 Spgo.	15, 16, ♂	"		de Sinéty '01
<i>Scudderia</i>	33 Spgo.	16, 17, ♂	"		McClung '02, '14
<i>Steirozys trilineata</i> Herm.	29 Spgo.	14, 15, ♂	"		Davis '08, Meek '13
<i>Stenopelmatus</i>	47 Spgo.	23, 24, ♂	"		Stevens '09
<i>Trogophilus</i> sp.? . . .	etwa 20 Oogo.				Buchner '10
<i>Xiphidium fasciatum</i> de Geer . . .	33 Spgo.	16, 17, ♂	"		McClung '02, '08, '14
b) Gryllidae.					
<i>Gryllotalpa</i>	23 Spgo.	12, ♂			Baumgartner '12
<i>Gryllotalpa borealis</i> Burm. . .	23 Spgo. 24 Oogo.	11, 12, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol XY in IRftlg. zu versch. Polen.	XY = ein Paar Idiochromosome, deren größeres stets zu demselben Pol geht wie das Monosom.	Payne '13, '17

¹⁾ Unter Benutzung der Tabellen von E. Brown-Harvey (1916, 1920).

²⁾ recte *verrucivorus* L.

³⁾ recte *Tachycines asynamorus* Adelung.

Art	Diploid	Haploid	Hetero- chromosom	Bemerkungen	Autor
<i>Gryllotalpa vulgaris</i> Latr.	17 Spgo.	9, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Senna, '11
„ „	16 Spgo. (= 17, wenn ein Chromos. als bivalent gezählt wird)	7, ♂	X mit einer Tetrade ver- schmolzen geht in I Rftlg. zu ei- nem Pol. Xy in I Rftlg. zu verschied. Polen.	Zwei Tetraden in I Rftlg. ver- schmolzen	Voïnov, '14
„ (aus Neapel)	15 Spgo.	8, ♂	X u. XY, wie b. <i>Gr. borealis</i>		Payne, '17
<i>Gryllotalpa vulgaris</i> Latr. (aus Freiburg i. Br.)	12 Spgo.	6, ♂		Vielleicht ein Paar Idiochro- mosome	Payne, '17
<i>Gryllotalpa vulgaris</i> Latr. (Rumänien)	14—16 Spgo.			drei Rassen	Voïnov, '25
<i>Gryllus assimilis</i> Fabr. (= <i>luctuosus</i> ?) ¹⁾ . . .	29 Spgo.	14, 15, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Baumgartner, '04
<i>Gryllus desertus</i> Pall. . .	21 Spgo.	11, ♂	„		Brunelli, '09
„ <i>domesticus</i> L. . .	21 Spgo.	10, 11, ♂	„		Baumgartner, '04
	22 Oogo.		♀ hat diploid 2 X		Guthertz, '07, '08, '09
	21 ♂ som.				Meek, '13
	22 ♀ som.				Baumgartner, '03
„ <i>campestris</i> L. . .	21				Baumgartner, '11
<i>Baumgrille</i> („treecricket“)	31				
c) <i>Acrididae</i> ²⁾ .					
<i>Acrolophitus</i>	23 Spgo.		X in I Rftlg. zu einem Pol		Mc Clung, '14
<i>Aeoloptus</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂			„ '14
<i>Amphitornus</i>	23 Spgo.				„ '14
<i>Arphia</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ '14
<i>Arphia pseudonietana</i> Thomas	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Meek, '13
„ <i>tenebrosa</i> Scud- der ³⁾	23 Spgo.	11, 12, ♂	„	Ein Individ. hatte 2 X, die in d. I Rftlg. zum selben oder zu verschiedenen Polen gehen	Davis, '08
<i>Aulocara</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Mc Clung, '14
<i>Boopedon</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ '14
<i>Brachystola</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ '14
<i>Brachystola magna</i> Gir. .	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Sutton, '02
	22 Oogo.				Carothers, '13
<i>Camnula</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Mc Clung, '14
<i>Camnula pellucida</i> Scudd.	23	11, 12, ♂	„	Bei einzelnen Individuen treten 1, 2 oder 3 überzählige Chrom. auf	Carrol, '20
<i>Chloëaltis</i>	17 Spgo.				Mc Clung, '17
<i>Chorthippus</i> (= <i>Stenobothrus</i>) <i>curtipennis</i> Harr.	17 Spgo.	8, 9, ♂	„		Robertson, '16, Lewis u. Robertson, '16 Wenrich, '17

¹⁾ soll wohl *luctuosus* Serv. heißen?

²⁾ *Acrydidae* (excl. *Acrydiinae* = *Tettiginae*).

³⁾ Synonym zu *pseudonietana* Thomas.

Art	Diploid	Haploid	Hetero- chromosom	Bemer- kungen	Autor
<i>Chorthippus parallelus</i> Zett.	17 Spgo.	8, 9, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol	Ein Autosom- paar liegt dem X stets sehr nahe	Janssens, '24
<i>Chorthypaga viridifas-</i> <i>ciata</i> de Geer	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Davis, '08
<i>Chorthypaga viridifas-</i> <i>ciata</i> de Geer	23 (oder 19 = 23) Spgo.	11, 12, ♂	„	Verklebung von Chromosomen in Spgo.	McClung, '05, '14
<i>Circotettix lobatus</i> Sauss.					
„ <i>rabula</i> Rehn u. Heb.	21 Spgo.	10, 11, ♂	„	1 oder 2 über- zählige Chrom. gehen in I Rftlg. zu einem Pol.	Carothers, '17
„ <i>verruculatus</i> Kirby.	21 Spgo. 22 ♀ som.	11, ♂	„	In Spcy. regel- mäßig eine Ok- tade, die nur in einem Individ. vereinzelte in zwei getrennte Tetraden zer- fallen ist	Carothers, '21
<i>Clinocephalus</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, '14
<i>Daetylotum</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ '14
<i>Dissosteira carolina</i> L.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Davis, '08 und McClung, '14
<i>Encoptolophus</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, '14
<i>Eremnus</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ '14
<i>Hadrotettix</i>	33 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ '14
<i>Hesperotettix brevipe-</i> <i>nis</i> Thomas	23 Spgo.				
<i>Hesperotettix festivus</i> Scudd.	23 Spgo.	12, ♂			„ '17
„ <i>pratensis</i> Scudd.	22 (= 23) Spgo.	11 (= 11, 12) ♂	X ist an ein Autosom ange- heftet, geht mit der Hälfte der Tetrade in der I Rftlg. zu einem Pol		„ '17
„ <i>speciosus</i> Scudd.	22 (= 23) Spgo.	11 (= 11, 12) ♂			„ '17
„ <i>viridis</i> Tho- mas	19—22(= 23) Spgo.	10—12 ♂ (= 11, 12)	X in I Rftlg. zu einem Pol	X frei oder an ein Autosom an- geheftet. Auto- some können zu Paaren (Oktaden) ver- schmelzen	„ '17
<i>Hippiscus phoenicopte-</i> <i>rus</i> Sauss.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, '14
<i>Hippiscus tuberculatus</i> Sauss.	23 Spgo.				
„ <i>speciosus</i> Sauss.	24 Oogo.	11, 12, ♂	„		Davis, '08
<i>Mecostethus</i> ¹⁾	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, '14
<i>Melanoplus</i>	23 Spgo.	11, 12,	„		„ '14
„				Riesen-Präspem- iden mit 54, 49, 89 u. 91 Chromo- somen	Hartman, '13b
„ <i>angustipennis</i> Dodge	23 Spgo.	11, 12, ♂	X		Meek, '13
„ <i>atlantis</i> Riley	23 Spgo.	11, 12, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Nowlin, '12, Meek, '13
„ <i>bivittatus</i> Say	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Nowlin, '08, Meek, '13
„ <i>dawsoni</i> Scudd.	23 Spgo.				Meek, '13
„ <i>differentialis</i> Thomas	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Nowlin, '12

¹⁾ Siehe auch *Stethophyma*.

Art	Diploid	Haploid	Hetero- chromosom	Bemer- kungen	Autor
<i>Melanoplus femoratus</i> ¹⁾ Scudd.	23 Spgo.	11, 12, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Davis, '08
„ <i>femur rubrum</i> de Geer	23 Spgo. 22 (?) Oögo.	11, 12, ♂	„	Gegen Wilcox (’94, ’95, ’98)	Nowlin, ’12
„ <i>puckardii</i> Scudd.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Nowlin, ’12, Meek, ’13
<i>Mermiria brevittata</i> Serv.	22 (= 23) Spgo. 22 (= 24) ♀ som.	11 (= 11, 12) ♂	„	X an ein Auto- som angeheftet	McClung, ’17
<i>Mestobregma</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14
<i>Oedipoda</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Buchner, ’09
<i>Orphulella</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14
<i>Pamphagus marmoratus</i> Burn.	19 Spgo. 20 ♀ som.	9, 10, ♂	„		Granata, ’10
<i>Parozya</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14
<i>Philbostroma</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’14
<i>Phaetaliotes</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’14
<i>Phrynotettix</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’14
<i>Phrynotettix magnus</i> Thom.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Pinney, ’08, Wenrich, ’16
<i>Proracorypha</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14
<i>Pseudopomala</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’14
<i>Pseudotrimerotropis cae- rulipennis</i> Brun.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		King, ’23
<i>Pseudotrimerotropis cy- neipennis</i> Brun.	21 Spgo.		„		„ ’23
<i>Pseudotrimerotropis tha- lassica</i> Brun.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’23
<i>Psiniidia</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14
<i>Psophus stridulus</i> L.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Buchner, ’09
<i>Rhomaleum</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14
<i>Schistocera</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’14
<i>Schistocera alutacea</i> Harr. <i>Schistocera americana</i> Drury	23 Spgo.	11, 12, ♂	[X in I Rftlg. zu einem Pol, nach Abb. 91 des Autors]	Gelegentlich Riesenzellen: Spgo. mit über 46, Specy. mit 29 Chromosomen	Hartman, 13a, „ 13b
<i>Scirtettica</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		McClung, ’14
<i>Spharagemon</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		„ ’14
<i>Stauronotus maroccanus</i> Thunbg.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		Artom, ’09
<i>Stenobothrus</i> (vermutl. = <i>Chorthippus</i>)	21 Spgo.	10, 11, ♂	„		McClung, ’14
<i>Stenobothrus bicolor</i> Charp.	17 Spgo.	8, 9, ♂	„		Meek, ’13
„ <i>biguttulus</i> L.	17 Spgo. (wahrschein- lich)	8, 9, ♂	„		Gérard, ’09
„ <i>curtipennis</i> Harr.	17 Spgo.	8, 9, ♂	„	S. auch Robert- son ’16	Davis, ’08,
„ <i>parallelus</i> Zett.	17 Spgo.	8, 9, ♂	„		Meek, ’12
„ <i>vagus</i> Eversm.	17 Spgo.	8, 9, ♂	„		Meek, ’13
„ <i>viridulus</i> L.	17 Spgo.	8, 9, ♂	„		de Sinéty, ’01 Meek, ’11, ’13
<i>Stethophyma grossum</i> L.	23 Spgo.	11, 12, ♂	„	Ein Autosom- paar ist dem X vergesellschaftet	Janssens, ’24
<i>Syrbula</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂	„		McClung, ’14

¹⁾ Synonym zu *M. bivittatus* Say.

Art	Diploid	Haploid	Hetero- chromosom	Bemer- kungen	Autor
<i>Syrbula acuticornis</i> Brun.	20 Spgo.	10, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Montgomery, '05
„ „	23 Spgo.	11, 12, ♂			Robertson, '16
„ „ <i>admirabilis</i> Uhl.	23 Spgo.	11, 12, ♂			Robertson, '08
<i>Trimerotropis</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂			McClung, '14
<i>Trimerotropis</i> (?) <i>fallax</i>					
„ Sauss.	23 Spgo.	11, 12, ♂		Ein überzähliges Chrom.	Carothers, '17
„ <i>suffusa</i> Scudd.	24 ♀ som.	11, 12, ♂			Wenrich, '17
<i>Tropidolophus</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂			McClung, '14
<i>Tryzalis</i>	23 Spgo.	11, 12, ♂			„ '14
„ <i>nasuta</i> L.	21 Spgo.	11, ♂			Brumelli, '10, '11
U.-Familie Acrydiinae (= Tettiginae).					
<i>Acrydium granulatus</i> Kirby ¹⁾	13 Spgo. 13 ♂ som. 14 ♀ som.	6, 7, ♂			Robertson, '16
„ <i>incurvatus</i> Hanc. ¹⁾	13 ♂ som.	7, ♂	X		„ „
„ <i>obscurus</i> Hanc. ¹⁾	13 Spgo.	7, ♂	X		„ „
„ <i>ornatus</i> Say ¹⁾			X		„ „
<i>Nomotettix cristatus</i> Scudd.	13 Spgo.	7, ♂	X		Rayburn, '17
<i>Paratettix cucullatus</i> Burm.	13 Spgo.	7, ♂	X		Robertson, '17
<i>Paratettix leuconotus</i> X <i>leucothorax</i>	13 Spgo.	6, 7, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Harman, '15, '20
<i>Paratettix BB, CC, BC</i>		7, ♂			Robertson, '16
<i>Paratettix texanus</i> Hanc. <i>Tettigidea parvipennis</i> Hanc.	13 Spgo. 13 ♂ som. 14 Oogo	6, 7, ♂		Ein überzähliges X vorhanden in ♂ (in 1 Individ.); es geht in I Rftlg. entweder zu demselben oder dem entgegengesetzten Pol, wie das normale Monosom	Robertson, '17
<i>Tettigidea parvipennis-pennata</i> Morse	13 Spgo. 14 Oogo	7, ♂	X		Robertson, '16

2. Ordnung Phasmodae.

<i>Aplopus mayeri</i>	35 Spgo. 36 ♀ som.	17, 18, ♂	X in I Rftlg. zu einem Pol		Jordan, '08
<i>Bacillus linearis</i> Gosse	20 Oogo	8—10 ♂ etwa 20, ♀		parthenog. 2 Richtgskörp.	Carnoy, '85
„ <i>rossi</i> Fabr.	20 Furchg.				Von Baehr, '07, '12
<i>Carausius morosus</i>	über 60, Oogo	wenigstens 28	X ?		Pehani, '24, '25
<i>Leptynia attenuata</i> Pant.	36 (= 37) Spgo. 36 Oogo	18 (= 18, 19) ♂	X geht an ein Autosom angeheftet in d. I Rftlg. zu einem Pol		de Sinéty, '01

¹⁾ Die maskuline Endigung dieser Artnamen ist aus den Schriften der Autoren übernommen.

Art	Diploid	Haploid	Hetero- chromosom	Bemer- kungen	Autor
3. Ordnung Dermaptera.					
<i>Anisolabis maritima</i> Géné . .	24 Spgo. 24 Oogo 24 som.	12 ♂	Gleiches Paar Heterochro- mosomen		Randolph, '08
<i>Forficula auricularia</i> L.	24 Spgo.	12 ♂			de Sinéty, '01
" "	24 oder 26 Spgo.	12—14 ♂	Eins, zwei oder kein access. Chr. X Y zu ver- schied. Polen in I Rftlg.	Gelegentlich 11 und 13 hapl.	Zweiger, '06
" "	24 Spgo.	12 ♂	Ein Paar Heterochrom. in I Rftlg.		Stevens, '10
" "	24 Spgo.	12 ♂			Meek, '13, '15
" "		13 ? Oocyte			Brauns, '12
" "	24—27 Spgo.	10—14 ♂		In d. Spermio- cyte sind einige Chromos. uni- valent. Können sich teilen oder auch nicht	Payne, '14
<i>Labidura riparia</i> Pall. .		6 ♂			de Sinéty, '01

II. Die Spermiogenese der Wanzen (Hemiptera heteroptera).

Die Wanzen oder Heteroptera unterscheiden sich in der Samenbildung von den Pflanzensaugern oder Homoptera so erheblich, daß eine gesonderte Darstellung erforderlich ist. Die Unterschiede zwischen beiden Ordnungen zeigen sich in der Spermiocytenogenese im allgemeinen während der Wachstumsperiode, im besonderen in der Verschiedenheit der Heterochromosomentypen. — Die Entdeckung des „accessorischen“ Chromosoms durch Henking (1891) und die Feststellung paariger Heterochromosome durch Montgomery (1897 f.) hatte eine große Zahl von spermiogenetischen Untersuchungen an den Heteropteren zur Folge, von denen hier nur auf die Arbeiten von Montgomery (1897—1911) und Paulmier (1898, 1899), namentlich aber auf die vorbildlichen Arbeiten von E. B. Wilson (1905—1913) hingewiesen sei. In neuerer Zeit ist auch die Spermiostogenese der Wanzen recht vollständig dargestellt worden (R. Bowen, 1920, 1922 a).

a) Der Bau des Hodens.

Die Hoden der Heteroptera sind zwei paarige, lebhaft gefärbte Körper. Sie bestehen aus sechs, in einigen Fällen auch aus sieben Follikeln, die in einer Reihe gleichgerichtet liegen und an ihrem Grunde gemeinsam in das Vas deferens einmünden.

Bei *Pyrrhocoris apterus* L. und anderen sind sie „in der Regel derartig angeordnet, daß eine Gruppe von drei und eine andere von vier Schläuchen je eine vereinigte Ausmündungsstelle in das Vas deferens haben.“ „Der Inhalt eines jeden Hodenschlauches ist von einer zarten Hülle (Tunica propria) umgeben, aber auch jede Gruppe trägt noch einmal einen besonderen zarten Überzug (Tunica adventitia)“ (Henking 1891). Nach Montgomery (1910) hängt die Tunica propria bei *Eu-*

schistus sp. unmittelbar mit den Hüllen der Spermiocyten zusammen. Montgomery vermutet, daß die in den Winkeln zwischen Tunica und Cystenwand liegenden Zellen (Fig. 83) bei der Ernährung der Samenzellen tätig sind.

Montgomery fand bei *Euschistus*, daß die Keinzellen in dem ersten und dritten Follikel etwas größer, im vierten bis sechsten normal und im zweiten etwas kleiner sind, was Bowen (1920) bestätigen und in ähnlicher Weise auch bei *Murgantia histrionica* Hahn und *Arvelius albopunctatus* De Geer feststellen konnte. Die Größenunterschiede betreffen das gesamte Cytoplasma und das Kernvolumen, aber nicht die Zahl, die Masse und das Verhalten der Chromosome. Die Spermiocyten der großen Generationen wachsen in den Follikeln 1 und 3 stärker, so daß sie etwa doppelt so groß werden wie die normalen. Diese

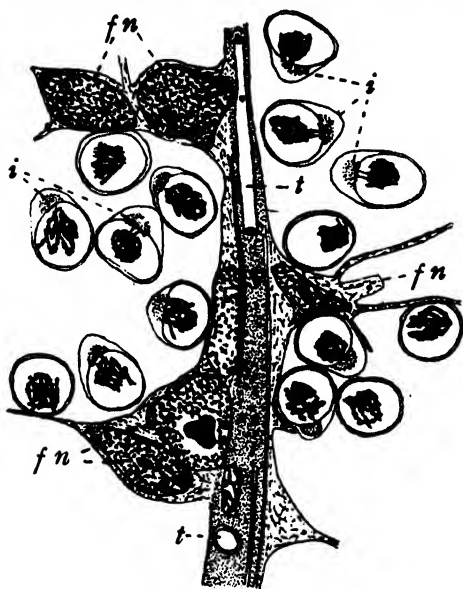


Fig. 83.

Euschistus sp. Hoden-Längsschnitt durch die Wand zwischen dem I. Follikel (links) und dem II. Follikel (rechts). *fn* Nährzellenkerne; *i* Spermiocyten; *t* Tracheen. (Nach Montgomery 1910.)

Volumentdifferenz rührt nach Montgomery her von der verschiedenartigen Ernährung. Denn die Cystenwandzellen (Fig. 83 *fn*) sind im ersten Follikel erheblich größer als im zweiten, können also auch „aktiver“ sein. Aus diesem Grunde sind die erwähnten Zellen als Nährzellen anzusprechen.

Die äußere Bindegewebshülle des Hodens ist z. B. bei *Euschistus* hellrot (Montgomery 1898), bei *Anasa tristis* De Geer ist sie zuerst weiß, nach der dritten Häutung wird sie gelb, und schließlich orange und rot (Paulmier 1899).

Diespermiogenetischen Bildungsstadien der Heteropteren sind in den Follikeln ebenso übersichtlich angeordnet wie bei den Orthopteren. Gleich nach der letzten Häutung findet man sämtliche Stadien in einem Follikel vertreten.

Die Apikalzelle ist bei den Wanzen anscheinend nicht so deutlich vorhanden wie bei Dipteren, Lepidopteren und

auch Orthopteren, jedoch dürfte sie bei *Pyrrhocoris* vorkommen (Henking 1891, Gross 1907).

b) Spermiocytogenese.

1. Die Spermiogonien.

Die Spermiogonien liegen an der Spitze der Follikel zunächst einzeln, dann jedoch in rosettenförmigen Gruppen, in denen jede Einzelzelle kegelförmig ist und ihre Spitze dem Mittelpunkt der Rosette zukehrt, wo sie alle miteinander in Verbindung stehen. Die Mitochondrien liegen als kappenförmiger Haufen auf der dem Rosettenmittelpunkt abgewandten Seite des Kerns. Sie sind noch von Montgomery (1911) mit dem Idiozom verwechselt worden, erst Bowen (1920) erkannte sie richtig. Die Ruhekerne weichen von den bei Orthopteren beschriebenen Gestaltsverhältnissen insofern ab, als ihnen die Sonderung der Chromosomenbezirke und die charakteristische Lappung fehlt.

Die Zahl der Vermehrungsteilungen steht nicht genau fest. Paulmier schätzte bei *Anasa* die Zahl der in einer Cyste vorhandenen Spermiocyten auf mehr als 250, also auf annähernd 256 gleich 2^8 . Von der ersten Spermiogonienteilung an gerechnet, dürften somit acht Teilungsschritte zurückgelegt worden sein.

Bei den Vorbereitungen zu den Spermiogonienmitosen zeigen sich nach der Auffassung der meisten Autoren auch bei den Wanzen einzelne Spiremfäden. In den Äquatorialplatten der Metaphasen sind die Chromosome verschieden groß und können fast durchweg in Paare von absteigender Größe angeordnet werden (vgl. Fig. 103, 104, Seite 928). Allerdings sind die Unterschiede der Form und Größe nicht so erheblich wie bei den Orthopteren, zumal die V- und J-förmigen Chromosome fehlen, die Stäbchen und Kugeln wiegen vor. Vielfach sind die Metaphasenchromosome durch feine fadenartige Brücken verbunden (Fig. 103), die wohl ebenso als Lininfäden angesehen werden können, wie die entsprechenden Bildungen bei den Zikaden.

Die diploiden Chromosomenzahlen sind etwas verschieden, am häufigsten liegen sie zwischen 10 und 30. Die kleinste Zahl wurden von Wilson (1913) mit 6 bei *Pentatoma senilis* Say, die höchste von Chickering (1918) bei *Ranatra* sp.? mit 40 bzw. 48 oder 50 gefunden. Beziehungen zwischen der Taxonomie und der Chromosomenzahl liegen nicht vor. Selbst die Arten der gleichen Gattung können verschiedene Zahlen aufweisen, wie *Banasa* und *Euschistus* (Wilson 1905, 1907).

Gelegentliche individuelle Abweichungen von der Normalzahl, die durch das Auftreten von überzähligen Autosomen oder durch den Ausfall der Konjugation bedingt werden, hat Montgomery (1910) bei *Euschistus* sp.? (= *variolarius*?) eingehender beschrieben. — Auf die überzähligen Heterochromosome von *Metapodius* kommen wir weiter unten zurück.

2. Die Spermiocyten.

Die ausführlichsten Untersuchungen der ganzen Hemipterenspermiogenese haben Montgomery (1911) und E. B. Wilson (1912) an *Euschistus variolarius* P. B. (Pentatomidae), bzw. an *Lygaeus bicrucis* Say und *Oncopeltus fasciatus* Dallas (Lygaeidae) angestellt. Wir folgen in unserer Darstellung vorwiegend diesen beiden Arbeiten, da die Wachstumsperiode der Spermiogenese der Wanzen sonst nirgends so eingehend behandelt worden ist und da die genannten Autoren dort den zusammenfassenden Abschluß ihrer vieljährigen Forschungen gegeben haben.

Wilson unterscheidet bei *Oncopeltus fasciatus* Dallas zwischen dem Schluß der letzten Vermehrungsteilung und dem Beginn der ersten Reifungsteilung zehn verschiedene Stadien a bis k, die in ähnlicher Weise auch bei den übrigen Wanzen unterschieden werden können. Sie lassen sich in folgende vier Gruppen zusammenfassen: 1. die praesynaptische Periode (Stadium a bis d); 2. das Kontraktionsstadium oder die „Synapsis“ (Stadium e und f); 3. die Periode der diffusen Chromosome (Stadium g) und 4. die Prophasen der ersten Reifungsteilung (Stadium h bis k).

a) Die praesynaptische Periode.

Stadium a. Nach der letzten Spermiogonientelophase zerteilt sich das Chromatin zu einem groben Netzwerk ohne Chromosomengrenzen (Fig. 85, a u. b). Im Stadium b sammeln sich aber die Chromatinkörnchen zu einzelnen „dichten Chromatinkörpern“ (Fig. 84, d—f, Fig. 85, d—e), die für den Beginn der Spermiocytenperiode aller Hetero-

ptera eigentümlich sind. Sie bestehen aus eng nebeneinander liegenden Körnchen und sind deswegen unregelmäßig begrenzt. Ihre Anzahl kann in günstigen Fällen als die diploide bestimmt werden. Schon in diesem Stadium unterscheiden sich die Heterochromosome von den Autosomen dadurch, daß sie vollständig kompakt, also nicht aus Körnchen zusam-

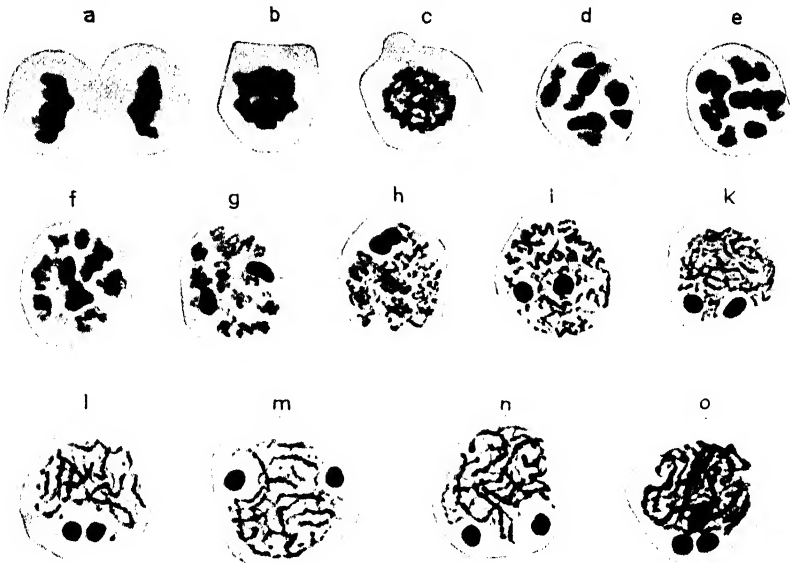


Fig. 84.

Oncopeltus fasciatus Dallas. Spermiocyten in der präsynaptischen Periode. *a—b* Telophasen der Spermiogonien; *c* stärkste Zerteilung des Chromatins; *d—e* dichte Chromatinkörper; *f* Entstehung der Leptotänfäden; *k—n* Leptotänstadium; *o* Beginn der synaptischen Periode. (Nach Wilson 1912.)

mengesetzt, glatt umgrenzt und ganz dunkel gefärbt sind. Bei *Lygaeus bicrucis* sind es zwei verschieden große Körper (Fig. 85 *e—g*), von denen der eine, kuglige, etwas kleiner als die Autosome, der andere aber wurmförmig gestreckt und bedeutend größer ist. Das sind also die un-

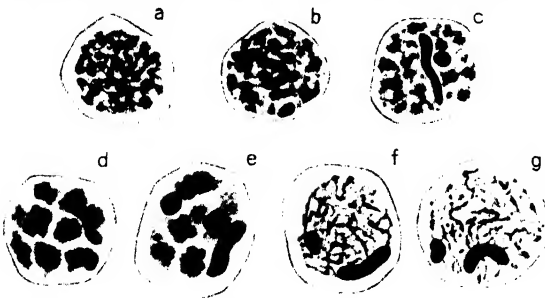


Fig. 85.

Lygaeus bicrucis Say. Spermiocyten in der präsynaptischen Periode. *a—c* Zerteilung des Chromatins, die Heterochromosome ballen sich zuerst zusammen; *d—e* dichte Chromatinkörper; *f—g* Leptotänstadium. (Nach Wilson 1912.)

gleichen paarigen Heterochromosome. Bei den Pyrrhocoriden *Largus cinctus* H. Sch. und *Pyrrhocoris apterus* L. ist nur ein einziger stark verdichteter, glatter Körper vorhanden, das Monosom.

Im Stadium *c* verwandeln sich die körnigen, unregelmäßig begrenzten Körper jeder in einen eng gewundenen Faden (Fig. 84, *f—g*), der sich dann durch Abwicklung in den Leptotänfaden umwandelt. Es

werden also gleich einzelne Leptotänfäden gebildet, nicht ein zusammenhängender Spiremfaden. Ihre Zahl ist die diploide der Autosome. Das oder die Heterochromosome dagegen behalten ihre dichte, glatte Beschaffenheit (Fig. 84, 85).

Bei anderen Arten, z. B. bei *Euschistus variolarius* P. B., verwandeln sich die dichten Chromatinkörper durch bloße Streckung und Verschnäuerung in die Leptotänfäden, ohne vorher den spiraligen Zustand durchzumachen (Montgomery 1911). Bei *Euschistus* zeigt auch nur das kleine Idiochromosom die frühe Heteropyknose, das große jedoch erst in dem Leptotänstadium der Autosome.

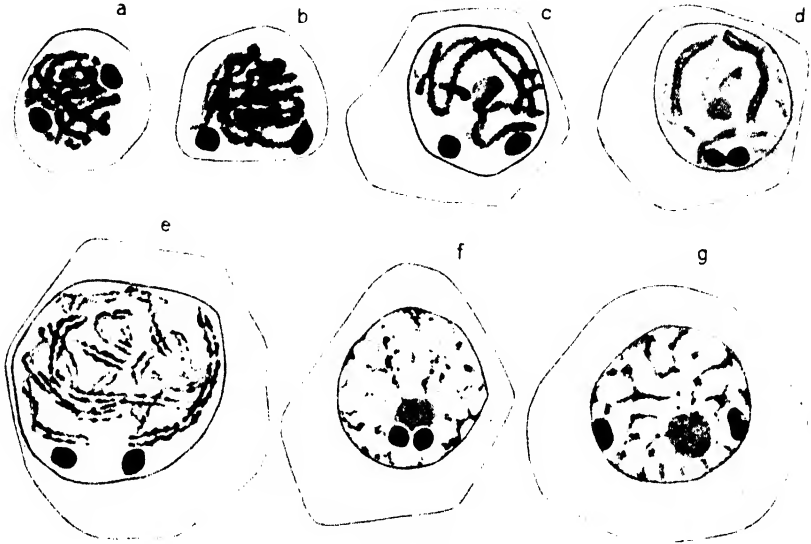


Fig. 86.

Oncopeltus fasciatus Dallas, Spermiozyten. a—b Kontraktionsstadium; c Pachytänstadium; d—e Diplotänstadium; f—g diffuse Chromosome. (Nach Wilson 1912.)

Im Stadium d strecken sich die Leptotänfäden noch weiter, es entsteht ein fast diffus aussehender zarter Spiremnäuel (Fig. 84, k—m). Jedoch ist zu keiner Zeit ein fortlaufender Faden vorhanden, sondern die freien Enden der Chromosomenabschnitte können deutlich erkannt werden (Paulmier 1899, Montgomery 1911, Wilson 1912 u. a. m.). Die leptotänen Fäden werden durch feine Linienbrücken verbunden. Zwischen dem Näuel und der Kernmembran befindet sich eine hellere Zone (Fig. 85, e—g). Die Geschlechtschromosome bleiben im Stadium d dichte und stark färbbare „Chromatinnucleoli“, die bei *Oncopeltus* und anderen Formen fast kugelförmig sind, ebenso auch das Monosom der Pyrrhocoriden. Bei *Lygaeus* bleibt das größere Heterochromosom ein gebogener Stab. Bei allen diesen Formen liegen die Geschlechtschromosome peripher, manchmal in einem hellen Raum außerhalb des Fadenknäuels (Fig. 84, k—o, 85, f—g).

β) Das Kontraktionsstadium.

Diese Periode umfaßt die Stadien e und f. Die bisher gesondert erkennbaren Chromatinfäden ballen sich zu einem sehr dichten Chromatinnäuel zusammen, der das Innere des Kernes einnimmt und von einem hellen Hof umgeben ist (Fig. 86 a—b). Dieser Näuel ist nach der Angabe vieler Autoren auch in lebenden Zellen

sichtbar, kann also nicht ein Produkt der Fixierungsmittel sein. Er ist bei manchen Arten überaus dicht, bei anderen aber lockerer. So konnte Montgomery (1911) bei *Euschistus variolarius* P. B. in dieser Phase noch die einzelnen Chromosomfäden unterscheiden. Die Heterochromosome liegen in der Regel außerhalb des kontrahierten Chromatinballens.

Sehr häufig wird dieser Zustand des Kerns in der Literatur als die „Synapsis“ bezeichnet. Nach Moore (1895) und nach Wilson (1912) soll dies Wort aber nur die Zusammenlegung oder „die zeitweise Vereinigung der praemeiotischen Chromosomenpaare“ bedeuten. Da man aber genau zwischen der Chromosomenkonjugation und der Chromatinkontraktion unterscheiden muß, wäre es besser, wenn das Wort Synapsis allgemein durch die von Haecker und von McClung vorgeschlagenen Ausdrücke Syndese oder Synizese ersetzt und vor allem nicht auf die Kontraktion angewendet würde.

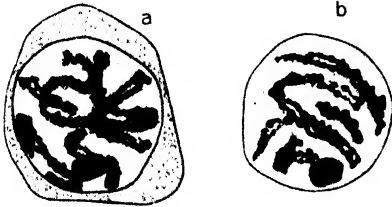


Fig. 87.

Largus cinctus H. Sch., Spermiocyten. Diplotänstadium. (Nach Wilson 1912.)

Während der Kontraktionsphase, die für die Heteroptera sehr bezeichnend ist, findet offenbar die Konjugation der Chromosome statt.

Denn wenn sich im Stadium f der Chromatinknäuel wieder in einzelne Chromatinfäden auseinanderwickelt, zeigt es sich, daß diese nunmehr in der haploiden Zahl vorliegen. So besitzt *Largus cinctus* H. Sch., dessen diploide Chromosomenzahl 11 beträgt, in dem auf die Kontraktion folgenden Pachytänstadium nur fünf Chromosomenfäden (Fig. 87). Jeder dieser Fäden ist längsgespalten; man kann an dieser Stelle allerdings nicht entscheiden, ob der Spalt die Chromosomengrenze oder den sekundären Spalt darstellt, da sich wegen des Kontraktionsstadiums der Modus der Konjugation bei den meisten Wanzen nicht verfolgen läßt. Die meisten früheren Autoren nahmen Endkonjugation an (Paulmier 1899, Montgomery 1900, 1901, 1903, 1904, Gross 1904, 1907, Wilson 1905ff. u. a. m.), ohne daß ihre Darlegungen heute noch überzeugend wirken. Bei *Euschistus variolarius* P. B.

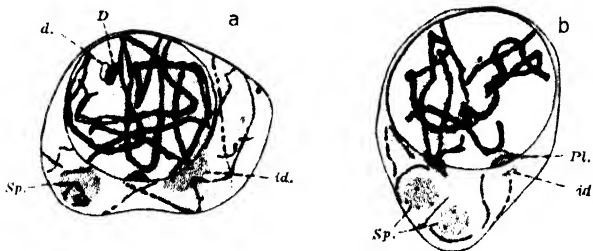


Fig. 88.

Euschistus variolarius Pal. Beauv., Spermiocyten. Parallele Konjugation der Chromosome. *D* das größere, *d* das kleinere Heterochromosom; *Pl* Nucleolus; *Sp* „Sphäre“; *id* „Idiozom“. (Nach Montgomery 1911.)

hat aber dann Montgomery (1911) in seiner letzten spermiogenetischen Arbeit die Stadien der nach und nach vor sich gehenden „Juxtaposition“ der leptotänen Fäden verfolgt (Fig. 88 a u. b), was bei dieser Art einwandfrei möglich ist, da die Kontraktion nicht zu einem dichten Chromatinknäuel führt wie sonst bei den Heteroptera. Im Pachytänstadium liegt dann auch bei *Euschistus* die haploide Zahl der Fäden vor. Es muß also betont werden, daß der einzige mit moderner Kritik und Genauigkeit verfolgte Fall bei den Heteropteren das Vorliegen der Parallelkonjugation ergeben hat. Im übrigen sei auf das bei der Spermiogenese der Orthopteren Gesagte verwiesen.

Yocom (1923) glaubte bei der Coreide *Leptocoris trivittatus* Say die „Telosynapsis“ nachweisen zu können. Sie findet jedoch nach seiner Darstellung nicht während der Kontraktionsphase, sondern kurz vor der Prophase der ersten Reifungsteilung statt. Allerdings wirken seine Darlegungen und seine Abbildungen nicht so überzeugend, wie man in dieser wichtigen Frage erwarten müßte.

Das Kontraktionsstadium entspricht dem Bukettstadium der Orthopteren. Es läßt sich aber weder eine Bukettbildung von Chromatinbügeln noch eine polare Orientierung des Knäuels erkennen; demnach fehlt das Bukettstadium bei den Heteropteren. Jedoch besteht wenigstens äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit zwischen beiden, indem die Chromatinfäden einseitig im Kern zusammengedrängt sind.

Im Stadium f lockert sich allmählich der Kontraktionsknäuel, die Fäden weichen auseinander und werden einzeln erkennbar. Jetzt beginnt das eigentliche Wachstum der Spermioeyten, deren Durchmesser sich in diesem und dem folgenden Stadium g reichlich verdoppelt, wie eine Vergleichung der Figuren 84 und 86 zeigt.

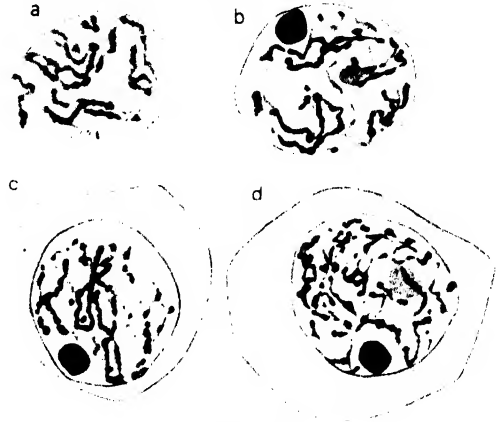


Fig. 89.

Largus cinctus H. Sch., Spermioeyten. Übergang vom Diplotänstadium (a) zum diffusen Stadium (b—d). (Nach Wilson 1912.)

γ) Die Periode der diffusen Chromosome.

Zusammen mit dem Beginn des Wachstums tritt dann eine sehr weitgehende Auflockerung und Verteilung des Chromatins ein, so daß die Kerne der Spermioeyten jetzt das Bild der sog. Ruhekerne zeigen. Der Name „Ruhekern“ ist sehr einseitig gewählt, denn er verneint nur das Vorhandensein der Pro-, Meta- oder Telophase einer Mitose. Bekanntlich findet sich aber immer gerade dann der Zellkörper in aktivster Tätigkeit, wenn der Zellkern als „Ruhekern“ vorliegt. So auch hier, wo die Spermioeyten sehr stark wachsen. — Diese Periode der „diffusen Chromosome“ ist für die Heteroptera sehr charakteristisch. Die Chromatinfäden lösen sich vollständig in feinste, auf einem Netzwerk mit verdichteten Knoten verteilte Körnchen auf (Fig. 86 und 90). Die Heterochromosome dagegen nehmen an dieser Änderung nicht teil, sondern verharren in ihrer starken Verdichtung. In diesem Zustand verbleiben die Kerne während des größten Teils der

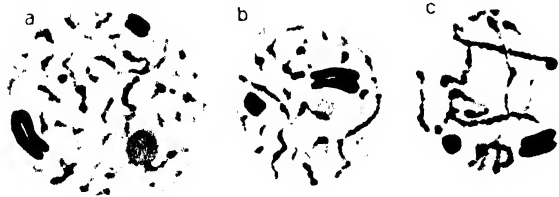


Fig. 90.

Lygaeus bicrucis Say, Spermioeyten. a diffuses Stadium; b—c Übergang zu den Prophasen der ersten Reifungsteilung. (Nach Wilson 1912.)

Wachstumsperiode. Bei *Euschistus variolarius* P. B. tritt die diffuse Verteilung des Chromatins weniger stark in Erscheinung; Montgomery konnte zeigen, daß die Autosome in jeder Periode individuell erkennbar bleiben.

Bei Pyrrhocoriden und Coreiden, nämlich *Pyrrhocoris apterus* L., *Largus cinctus* H. Sch., *Alydus pilosulus* H. Sch. und einigen anderen Formen tritt in dem letzten Teil der diffusen Periode eine erneute Kontraktion des Chromatins auf. Diese zweite Kontraktionsfigur stellt eine ziemlich dichte, kugelige „Masse“ dar und ist, wie die erste, von der Kernmembran durch einen hellen Raum getrennt. Ihre Bedeutung ist unbekannt.

δ) Die Prophase der ersten Reifungsteilung (Diakinese).

In den nun folgenden Stadien h und i entstehen allmählich die Chromosome der Reifungsteilungen. Zunächst verschwindet in dem Kern das Plasmosom oder der echte Nucleolus, der während der

Spermiocytenperiode dauernd sichtbar ist und der sich mit den üblichen Chromatinfarbstoffen nur schwach färbt.

Die Chromosome gewinnen wieder stärkere Färbbarkeit, die auf eine zunehmende Verdichtung deutet (Figg. 89, 90, 91). Sie erscheinen dadurch bestimmter, verlieren ihre verwickelte Gestaltung und strecken sich. Bei *Protenor* liegen die homologen Partner zwar nebeneinander, sind aber etwas mehr gedreht (Fig. 92). Bei

dieser Form sind neben dem Monosom auch die Microchromosome durch frühzeitige Verdichtung ausgezeichnet (Fig. 92, b—f). Indem die Verdichtung der Autosome fortschreitet, entstehen die vielfach, zuerst von Paulmier (1899) beschriebenen Tetradengestalten. Nach Wilson sind folgende vier Hauptformen zu unterscheiden. 1. Doppelkreuze, die aus vier längsgespaltenen, in einer Ebene senkrecht zueinander stehenden Armen bestehen (Fig. 91 d, Fig. 94 a—c). 2. Ringe, die aber z. B. bei *Lygaeus* und *Oncopeltus* seltener sind. 3. Tetradenstäbe mit Längsspalt und Quernaht, die aus den Kreuzformen durch Verkürzung eines Armpaares entstehen; besonders bei *Protenor belfragei* Haglund gehen die Doppelkreuze später in diese Form über (Fig. 93 c—f, 94 a—c). 4. Doppelte V-Formen; die Arme sind längsgespalten, so daß ihre Teile nur an der Spitze des V zusammenhängen (Fig. 91 c, d, 93 b).

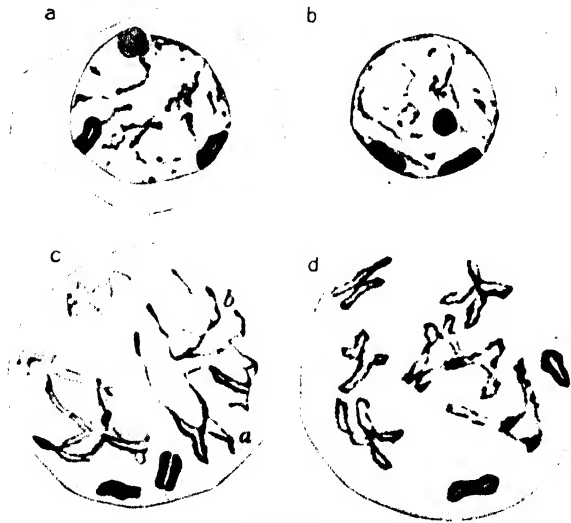


Fig. 91.

Oncopeltus fasciatus Dallas, Spermiocyten. a—b Ende des diffusen Stadiums; c—d Beginn der Prophasen) der ersten Reifungsteilung. (Nach Wilson 1912.

Die Tetraden verdichten sich im späteren Teil der Prophase so hochgradig, daß man ihnen am fixierten und gefärbten Präparat nicht

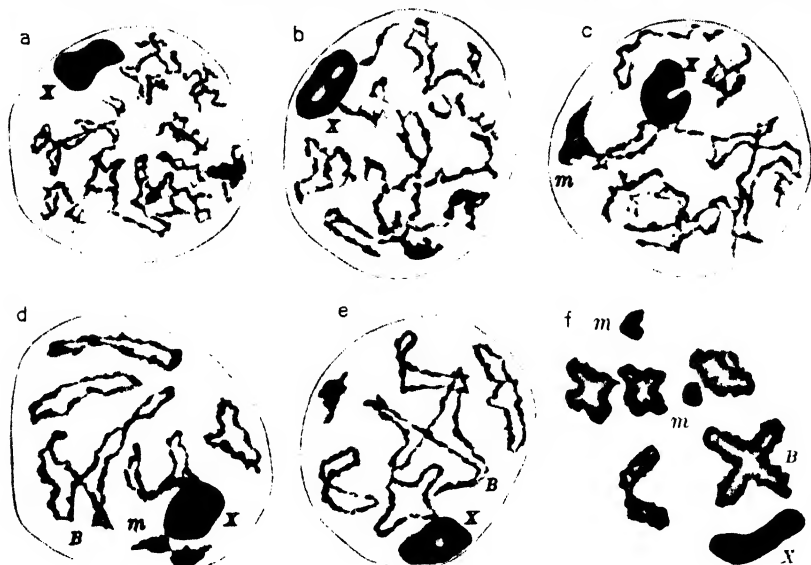


Fig. 92.

Protenor bellingeri Haglund. Prophasen der ersten Reifungsteilung. X das Monosom; m die Mikrochromosome; B die große Tetrade. (Nach Wilson 1912.)

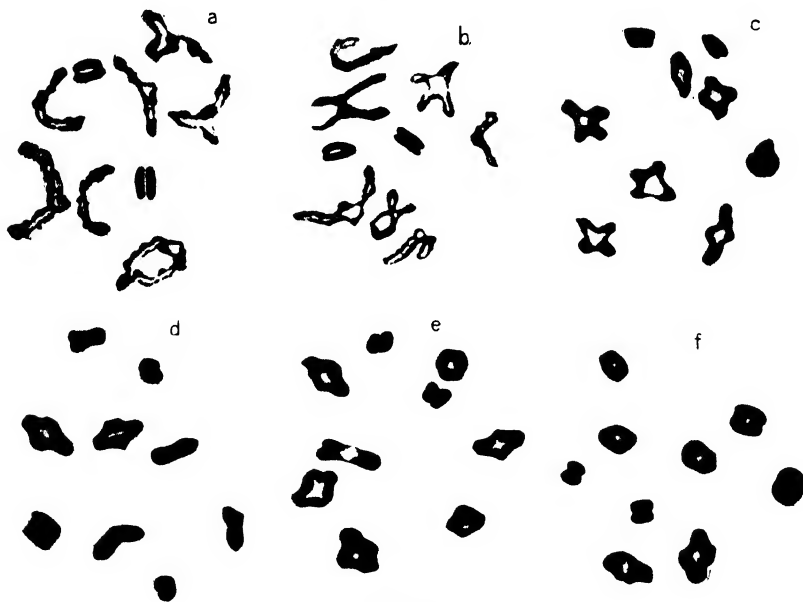


Fig. 93.

Oncopeltus fasciatus Dallas. a—b mittlere und c—e spätere Prophasen der ersten Reifungsteilung; f Diakinese. (Nach Wilson 1912.)

mehr ansehen kann, ob sie aus Kreuzen, Ringen oder V-Formen entstanden sind. Fig. 93 a—f zeigen diese allmähliche Verdichtung. Alle

Autosome gehen dann schließlich in die für die Wanzenspermiocyten so bezeichnenden Hantelformen über (Fig. 97, 100). Da die Hantelchromosome, bei fast gleicher Größe, der charakteristischen individuellen Kennzeichen entbehren, ist ihre Einstellung in der Spindel — aus



Fig. 94.

Protenor belfragei Haglund, Tetraden in den Prophasen zur ersten Reifungsteilung. X das Monosom; B die große Tetrade; m Mikrochromosome. (Nach Wilson 1912.)

Mangel an guten Beobachtungen an lebenden Zellen — nicht einwandfrei festgestellt worden. Die Diskussionen über die verschiedenen hypothetischen Möglichkeiten haben noch nicht zu einheitlichen Erkenntnissen geführt, und der Teilungsmodus der ersten Reifungsteilung ist

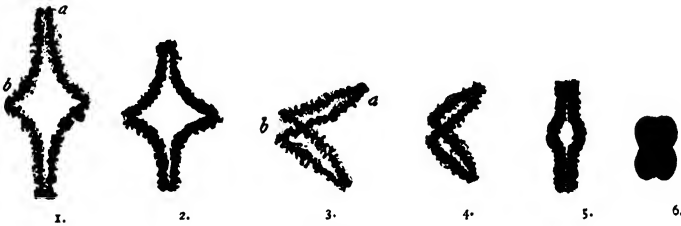


Fig. 95.

Anasa tristis De Geer, Umformung der Tetraden. (Nach Paulmier 1899.)

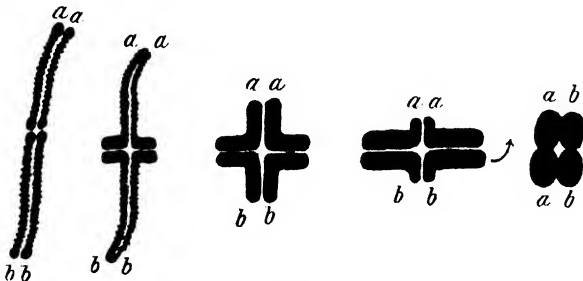


Fig. 96.

Syromastes marginatus L. Umformung der Tetraden. (Nach Gross 1904.)

infolgedessen noch keineswegs klargestellt. Die Figuren 95 und 96 zeigen, in welcher verschiedener Weise die Entstehung eines aus vier „Chromatiden“ zusammengesetzten bivalenten Chromosoms erklärt werden kann. Auf die daher entstehenden Schwierigkeiten für die Erklärung der Reduktion kommen wir weiter unten noch zurück.

3. Die erste Reifungsteilung.

Die hantelförmigen Chromosome stehen mit ihren Längsachsen parallel zu der Spindelachse. Vom Pol aus gesehen, setzen sie vielfach einen für die Heteroptera charakteristischen Ring zusammen, in dessen Zentrum bei den Coreiden die Microchromosome, bei den übrigen Wanzen die beiden ungleichen Heterochromosome liegen (vgl. Fig. 102 a u. 116, Seite 936). Neben den Hantelformen (Fig. 93, 94, 97, 98) kommen auch Viererkugeln vor (Fig. 95, 96). Die Verdichtung des Chromatins geht meistens soweit, daß die in Fig. 98 noch sichtbaren Längs- und Querspaltel unsichtbar werden. Infolgedessen herrscht, wie erwähnt, keine Sicherheit über die Art der Einstellung der Tetraden in der Spindel und über die Art der Teilung. Die von Wilson (1912) mitgeteilten Abbildungen von Chromosomen bei *Protenor belfragei* Haglund (Fig. 97, 98) zeigen



Fig. 97.

Protenor belfragei Haglund, Tetraden während der Diakinese. X das Monosom; B große Tetrade; m Mikrochromosome. (Nach Wilson 1912.)

jedoch eine deutliche Verschiedenheit der Einstellung für das große Autosompaar B und das Monosom X. Deshalb ergibt sich bei der von Wilson (1912) angenommenen Parasyndese, daß für B und die anderen Autosome die Teilung äqual sein muß. Ganz unbestritten ist diese Auffassung nicht, ältere Arbeiten (Paulmier 1899, Montgomery 1901, 1904 u. a. m.) hielten die erste Reifungsteilung für reduktional. Montgomery (1911), der bei *Fuschistus variolarius* P. B. die parallele Konjugation der Autosome festgestellt hat, sah, daß sich die konjugierten Partner später wieder auseinanderbiegen (Exkonjugation) und schließlich einen gestreckten Stab liefern (Fig. 99), in dessen Mitte der Konjugationspunkt liegt. Der Stab verkürzt sich zur Hantel und stellt sich parallel zur Spindelachse ein. Seine Querteilung bewirkt demnach eine Reduktionsteilung. Nach Yocom trennen sich die telosyndetisch vereinigten Partner bei *Leptocoris trivittatus* Say ebenfalls in der ersten Reifungsteilung.

In jedem Falle erfolgt die Durchschnürung der Tetraden quer zur Spindelachse. Dabei bleiben die Tetradenhälften vielfach noch durch zwei dicke, an den Rändern liegende Fäden verbunden (Fig. 100), die vor dem Zerreißen nur noch Lininreaktion zeigen.

In der Anaphase kann man an den Autosomen noch einen Spalt senkrecht zur Trennungsebene erkennen. Jedes Autosom ist mit jedem der beiden Pole durch je zwei Spindelfasern verbunden, während die

Heterochromosome nur von je einer einfachen Faser erfaßt werden. Auch die Heterochromosome teilen sich äqual.

4. Die Interkinese.

Nach der Telophase drängen sich die Chromosome zwar stark zusammen, behalten aber ihre „Individualität“. Jedes Chromosom bleibt mit dem zugehörigen Centriol durch eine Spindelfaser verbunden, und die Fasern der ersten Teilung bestehen bis zum Schluß der zweiten fort.

Die Centriole sind oft schon in der ersten Teilung verdoppelt (Fig. 100); indem sie aus-

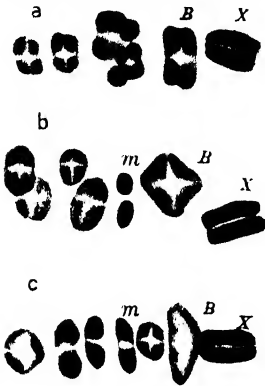


Fig. 98.



Fig. 99.

Fig. 98.



Fig. 100.

Protenor bellragei Haglund. Chromosome bei der Einordnung in die Äquatorialebene der ersten Reifungsspindel. (Nach Wilson 1912.)

Fig. 99.

Euschistus variolarius, Pal. Beauv., Diplotänstadium. Die parallel konjugierten Chromosome weichen auseinander, indem sie nur bei *x* ihren Zusammenhang bewahren. (Nach Montgomery 1911.)

Fig. 100.

Anasa tristis De Geer. Erste Reifungsteilung, Beginn der Anaphase, die auseinanderweichenden Dyaden sind noch durch Fäden verbunden. Verdoppelung der Centriole. (Nach Paulmier 1899.)

einanderwandern, nehmen sie die zugehörigen Fasern mit. Eine Kernmembran wird nicht gebildet.

5. Die zweite Reifungsteilung.

Die Anordnung der Chromosome ist hier ebenfalls ringförmig, die Heterochromosome liegen in der Mitte (Fig. 101). Bei der Ausbildung der zweiten Reifungsspindel dreht sich jedes Chromosom um 90° , so daß seine Längsachse wieder parallel zur Spindelachse liegt, aber auch die ganze Spindel dreht sich um 90° und liegt senkrecht zu der in der ersten Reifungsteilung eingenommenen Richtung. Die Autosomen teilen sich in der Anaphase quer, so daß die in der ersten Teilung, wie angenommen, halbierten, aber vereinigt gebliebenen Partner getrennt werden. Demnach muß die zweite Reifungsteilung die Reduktionsteilung sein. Diese Auffassung ergibt sich aus der Darstellung von Wilson (1912) für *Lygacus bicrucis* Say, *Oncopeltus fasciatus* Dallas und *Protenor bellragei* Haglund. Der Autor selbst spricht sich nicht so bestimmt aus, sondern bemerkt, daß bei diesen Objekten die Probleme der Syndese und

der Reduktionsteilung nicht mit Sicherheit entschieden werden können. Montgomery (1911) und Yocom (1923) deuten bei *Euschistus variolarius* P. B., bzw. bei *Leptocoris trivittatus* Say die zweite Reifungsteilung als Äquationsteilung.

Die Heterochromosome begeben sich in dieser Teilung ungeteilt zu dem oder den beiden Polen.

Eine Verschmelzung von Chromosomen in den Reifungsteilungen hat E. N. Browne (1910, 1913) bei der Gattung *Notonecta* beschrieben. Bei *N. insulata* kann eins der beiden kleinsten Autosome mit dem größten Autosome in der ersten Reifungsteilung verschmelzen, so daß entweder 14 getrennte Chromosome vorhanden sind oder 12 getrennte und ein komplexes Chromosom. Diese Vereinigung bleibt auch in der zweiten Reifungsteilung bestehen. Bei *Notonecta irrotata* ist das größte Autosome stets mit einem der kleinsten verschmolzen; bei *N. undulata* Say kommen keine Verschmelzungen vor.

6. Die Heterochromosome.

Die Ordnung Heteroptera zeichnet sich durch die Entwicklung von mehreren verschiedenen Formen der Heterochromosome aus. Man kann folgende Klassen unterscheiden:

a) Das unpaare Heterochromosom oder Monosom des sogenannten Protenortypus (Wilson 1911) (X-Chromosom).

β) Die paarigen, überwiegend ungleichen Heterochromosome des sogenannten Lygaeustypus (Wilson 1911) (ungleiche

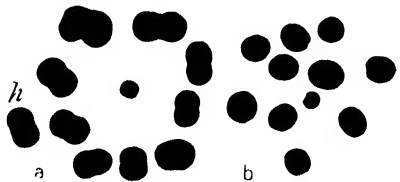


a



b

Fig. 101.



a

b

Fig. 102.

Lygaeus turcicus Fabr., zweite Reifungsteilung. a Seitenansicht; b Äquatorialplatten der beiden Schwestergruppen, die Heterochromosome liegen in der Mitte. (Nach Wilson 1906.)

Fig. 102.

Anasa tristis De Geer. a Äquatorialplatte der ersten, b Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung. (Nach Wilson, 1905.)

paarige Idiochromosome, XY-Chromosome). Bei den Raubwanzen ist das X-Element durch zwei bis fünf getrennte Elemente vertreten (Payne 1909—1912).

γ) Überzählige Heterochromosome, die nur in einzelnen Individuen der Gattung *Metapodius* auftreten.

δ) Die Mikrochromosome der Coreiden und Lygaeiden.

Alle diese abweichenden Chromosome zeichnen sich mehr oder weniger deutlich durch Heteropyknose, Heterosyndese und Heterokinese aus. Ihre Begriffsbestimmung und Unterscheidung verdanken wir den ausgezeichneten „Chromosomenstudien“ E. B. Wilsons (1905—1912).

a) Das unpaare Heterochromosom oder Monosom.

Das unpaare Heterochromosom ist von Henking (1891) bei *Pyrrhocoris apterus* L. entdeckt worden. Ebenso typisch wie bei den Pyrrhocoriden ist es bei den Coreiden entwickelt, die das Material für Wilsons

(1905f) Untersuchungen lieferten. Im ganzen zeigt es dieselben Eigentümlichkeiten, wie das Monosom der Orthopteren, von dem es bei den Heteropteren nur in dem Verhalten während der Reifungsteilungen abweicht: es teilt sich in der ersten und bleibt in der zweiten Reifungsteilung ungeteilt.

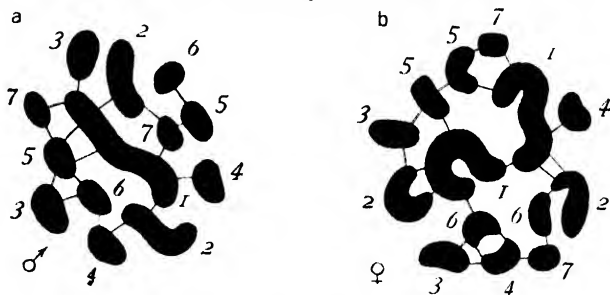


Fig. 103.

Protenor belfragei Haglund. *a* spermiogoniale Äquatorialplatte; *b* oogoniale Äquatorialplatte. Die Chromosome sind nach der Größe paarweise numeriert; Nr. 1 ist das Monosom. (Nach Wilson 1906.)

In den Spermiogonien kann das Monosom der Wanzen — abweichend von den Orthopteren — während der „Kernruhe“ nicht erkannt werden. In den Äquatorialplatten der Spermiogonienmitosen ist die Chromosomenzahl der Coreiden und Pyrrhocoriden ungerade

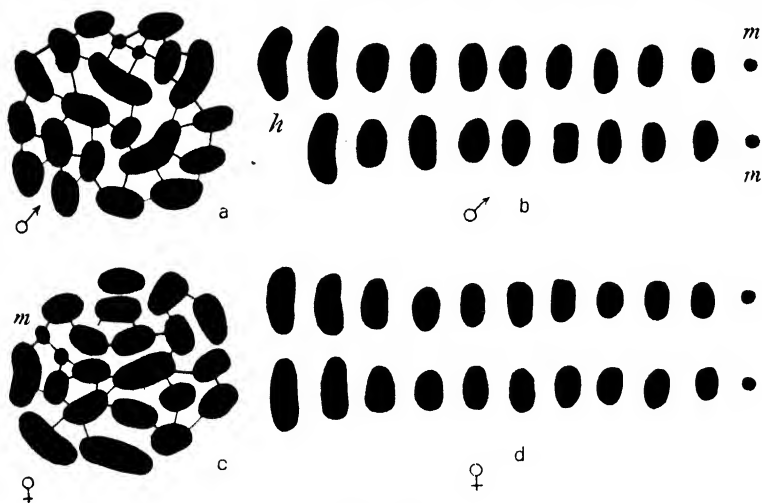


Fig. 104.

Anasa tristis De Geer. *a—b* spermiogonialer Chromosomensatz; *c—d* oogonialer Chromosomensatz. (Nach Wilson 1906.)

und läßt dadurch auf die Anwesenheit des Monosoms schließen. Nur bei *Protenor belfragei* Haglund unterscheidet es sich durch seine erhebliche Größe von allen anderen Chromosomen und tritt in den spermiogonialen Äquatorialplatten mit aller Deutlichkeit als das unpaare Element hervor (Montgomery 1901, Wilson 1905). Wie Fig. 103 zeigt, ist das unpaare Heterochromosom bei *Protenor* reichlich doppelt so groß wie

das größte Autosom. In den Mitosen der Oogonien sind zwei derartige lange Chromosome vorhanden (Fig. 103 b). Diese Feststellung führte Wilson (1905) zu dem Schluß, daß der Besitz von einem unpaaren Heterochromosom für die Männchen, dagegen von zwei ihm gleichen Heterochromosomen für die Weibchen charakteristisch sei. Das mit dem Monosom ausgestattete Spermium muß als weibchenbestimmend wirken, nicht männchenbestimmend, wie Mc Clung (1902) zuerst angenommen hatte. Die Untersuchungen von C. Morill (1910) über den Chromosomenbestand der weiblichen Keimzellen und der embryonalen Zellen bei den Wanzen *Archimerus alternatus* Say, *Anasa tristis* De Geer und *Protenor beltragei* Haglund ergaben die volle Bestätigung für die Richtigkeit der Auffassung von Wilson.

Bei *Anasa tristis* De Geer ist das Monosom ebenso groß wie das größte Autosompaar (Fig. 104 a, b). Da aber die Oogonien vier große

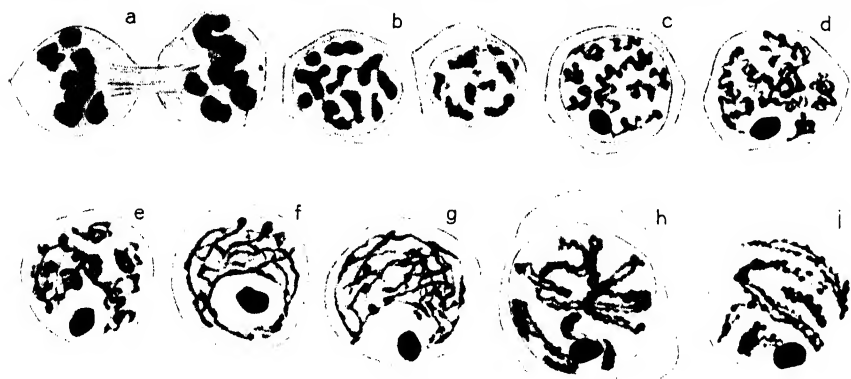


Fig. 105.

Largus cinctus H. Schaeff., Spermiocyten. a—b Telophasen der letzten Spermiogonienteilung; c—e Entrollung der Chromatinfäden; f—g Leptotänstadium; h—i Diplotänstadium. Von c ab ist das frühzeitig verdichtete Monosom in einer „Vakuole“ sichtbar. (Nach Wilson 1912.)

Chromosome besitzen (Fig. 104, c, d), muß eins der drei großen Elemente in den Spermiogonien das unpaare Heterochromosom sein.

Die Chromosomenzahl und das Heterochromosom von *Anasa tristis* De Geer sind umstritten gewesen. Paulmier (1899) hatte zunächst 22 Chromosome bei beiden Geschlechtern gezählt, das Monosom hatte er noch nicht richtig erkannt. Montgomery (1901, 1904, 1906) und Wilson (1905, 1906, 1907) zählten in den Spermiogonien 21, in den Oogonien 22 und beschrieben das Monosom. Foot und Strobell zählten wieder 22 spermiogoniale Chromosome, sie bestritten auch das Vorkommen des Heterochromosoms. Lefèvre und Mc Gill (1908) und Morill (1910) bestätigten die Befunde von Montgomery und Wilson. Auf Anregung von Mc Clung unternahm dann E. Pinney eine sehr gründliche Nachuntersuchung an eigenen Präparaten und an denjenigen von Paulmier und Wilson (die Präparate von Foot und Strobell waren leider schon vernichtet). Pinney fand, ohne die vorliegende Literatur benutzt zu haben, 21 Chromosome in den Spermiogonien, 22 Chromosome in den Oogonien und das Monosom entsprechend den Befunden von Wilson und Montgomery (Mc Clung und E. Pinney 1910).

In den Spermiogonienmitosen teilt sich das Monosom nicht anders als die Autosome.

Während der Spermiocytenentwicklung ist das unpaare Heterochromosom der Wanzen sehr deutlich an seiner stärkeren Verdichtung zu erkennen, so daß ihm hier von Montgomery (1898, 1901) der Name „Chromatinnucleolus“ gegeben wurde. Bereits im Sta-

dium b ist es merklich dunkler gefärbt als die „dichten Chromatinkörper“ der Autosome (Fig. 105 b, rechte Zelle oben). Während sich nun in den folgenden Stadien die Leptotänfäden entwickeln, bleibt das Monosom — und zwar für die ganze Dauer der Wachstumsperiode — eine stark färbbare und kondensierte Kugel. Es liegt zunächst meist an der Kernmembran, später mehr im Innern des Kerns (Fig. 105 c—f) und ist oft von einem hellen Hof umgeben, in den keine Chromatinfäden hineinragen. An der Bildung des Kontraktionsknäuels ist es nicht beteiligt, ebenso auch nicht an der bei einigen Gattungen, wie *Pyrrhocoris*, *Largus*, *Alydus* u. a. m., auftretenden zweiten Kontraktion. Gross (1907) konnte es bei *Pyrrhocoris* mit der Flemmingschen Dreifachfärbung auch innerhalb des synaptischen Knäuels nachweisen, in welchem es allein die Safraninfarbe annimmt. In dem Stadium der diffusen Chromatinverteilung, die auf das Kontraktionsstadium folgt (Stadium g), bleibt es unverändert kondensiert (Fig. 89). Die während des Bukett-

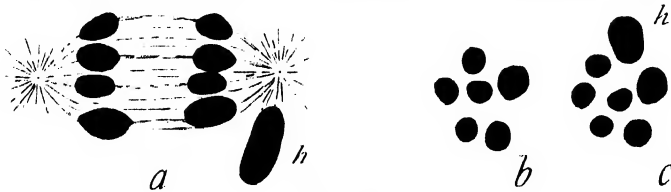


Fig. 106.

Protenor belfragei Haglund, zweite Reifungsteilung. a in Seitenansicht; b und c Äquatorialplatten zweier Schwestergruppen; h das Monosom. (Nach Wilson 1906.)

stadiums des Orthopterenspermioeyten beobachteten Biegungen, Streckungen usw. des Heterochromosoms fehlen bei den Wanzen.

Erst während der Diakinese verwandelt es sich etwas und formt sich nach vorübergehender Vakuolisierung (Fig. 89, 92 a, b, c) in einen kurzen, längsgespaltenen Stab um (Fig. 94, 97). In die Spindel der ersten Reifungsteilung tritt es als einfach gespaltenen Stab oder als Doppelkugel ein. Es nimmt nie die Kreuz- oder Tetradenform an.

In der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung liegt das Monosom meist außerhalb des Chromosomenkranzes (Fig. 102). Während der Anaphase teilt es sich so daß jede Tochterplatte die eine Hälfte erhält.

In der zweiten Reifungsteilung liegt es ebenfalls in der Regel außerhalb des Autosomenringes und ist, wie in der ersten Reifungsteilung, durch eine einfache Faser mit dem Centriol verbunden. In dieser Reifungsteilung bleibt es aber ungeteilt und gelangt — meist etwas nachschleppend — nur in die eine der beiden Spermiden (Fig. 106).

Man muß demnach zwei verschiedene Typen des Monosoms unterscheiden: 1. den Heuschreckentypus (Acridiertypus): das Monosom bleibt in der ersten Reifungsteilung ungeteilt, teilt sich aber in der zweiten Reifungsteilung; 2. den Protenortypus: das Monosom teilt sich in der ersten Reifungsteilung, bleibt aber in der zweiten Reifungsteilung ungeteilt.

In einem Einzelfalle wird angegeben, daß sich das Monosom in der ersten Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Pol begibt, aber in der zweiten Teilung äqual geteilt wird (Wilson 1905, 1909; Morill 1910 bei *Archimerus calcarator* Fabr.).

In den Spermiden verharret das Monosom noch lange in seiner Heteropyknose, so daß es noch die Auflösung der Autosome überdauert.

Gross konnte es bei *Pyrrhocoris* durch die Flemmingsche Dreifachfärbung sogar noch in den spindelförmig gestreckten Köpfen der Spermiden während der endgültigen Chromatinverdichtung nachweisen.

Bei *Syromastes marginatus* L. besteht das unpaare Heterochromosom während der Teilungen der Spermiogonien aus zwei fast gleichen Teilen. In den Spermiocyten ist aber nur ein einzelner Chromatinnucleolus vorhanden, der ein unpaares, aber deutlich zweiteiliges Chromosom für die erste Reifungsteilung liefert. In dieser teilt sich das zusammen-

gesetzte Element äqual, in der zweiten Reifungsteilung geht es dann ungeteilt in die eine Spermiide, in welcher es wieder Andeutungen des Zerfalls in zwei Einzelchromosome zeigt (Gross 1904, Wilson 1909a). In den somatischen Mitosen der Weibchen von *Syromastes* sind die beiden Elemente stets gesondert vorhanden (Wilson 1909b).

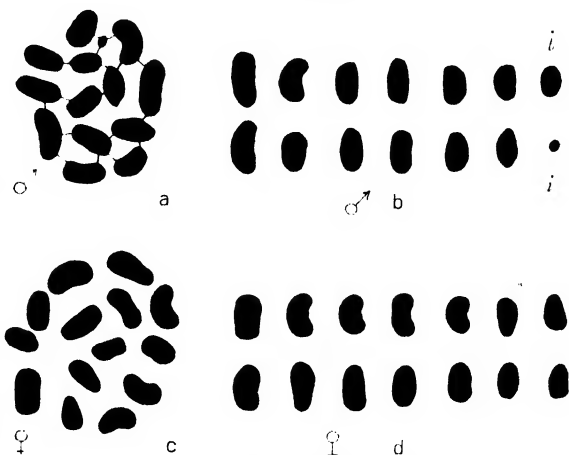


Fig. 107.

Lygaeus turcicus Fabr. a--b spermiogonialer, c und d oogonialer Chromosomensatz. (Nach Wilson 1906.

β) Die paarigen Heterochromosome (XY-Chromosome).

Die paarigen Heterochromosome sind von Montgomery (1898f.) entdeckt worden. Durch die Untersuchungen von Wilson (1905ff.) wurde ihre Unterscheidung von den übrigen Heterochromosomen klargelegt. Sie sind am besten bei den Lygaeiden und Pentatomiden zu erkennen, nach dem Vorgange Wilsons nennt man sie auch Idiochromosome oder XY-Chromosome. Sie kommen bei den meisten Wanzenarten, außer bei Pyrrhocoriden und Coreiden vor.

In den Spermiogonien sind sie nicht stärker verdichtet als die Autosome. In den Äquatorialplatten der Spermiogonien können sie, wie das Monosom, nur unterschieden werden, wenn sie in Gestalt und Größe von den Autosomen abweichen, wie bei *Lygaeus turcicus* Fabr. (Fig. 107), wo die sechs Autosomenpaare aus gleichen Partnern von abgestufter Größe bestehen, während die Idiochromosome (Fig. 107 b, i und i) ein ungleiches Paar bilden. In den weiblichen Chromosomengruppen fehlt das kleinste Chromosom der Männchen, dafür ist das zweitkleinste doppelt vertreten (Fig. 107 c, d). Auch bei *Nezara* sind die beiden Heterochromosome die kleinsten Elemente. In vielen anderen Fällen dagegen sind sie nicht durch ihre Größe von den Autosomen verschieden.

In den Mitosen der Spermiogonien teilen sich die unpaaren Heterochromosome wie die Autosome.

In den Spermiocyten besitzen die Idiochromosome dieselbe bezeichnende Heteropyknose, wie das Monosom der Coreiden,

und zwar auch vom Stadium b ab (Fig. 108, d—f). Bei *Lygaeus bicrucis* Say ist das große Heterochromosom außerdem durch seine längliche, wurmförmige Gestalt gekennzeichnet (Fig. 109 b—e). In dieser verdichteten Form verharren beide Idiochromosome während der ganzen Spermiocytenentwicklung. Sie liegen in den typischen Fällen in einem vakuolenähnlichen hellen Raum außerhalb des Fadenknäuels und außerhalb

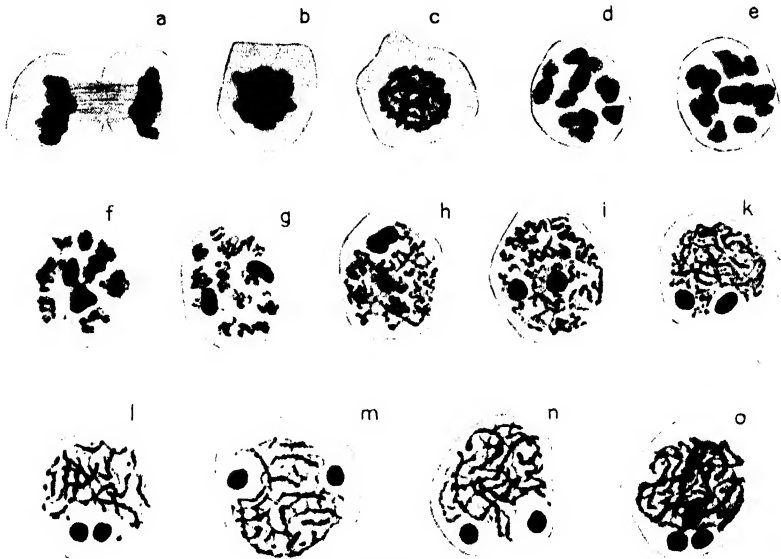


Fig. 108.

Oncopeltus fasciatus Dalla. Spermiocyten in der präsynaptischen Periode. a—b Telo-
phasen der Spermiogonien; c stärkste Zerteilung des Chromatins; d—e dichte Chroma-
matinkörper; f Entstehung der Leptotänfäden; k—n Leptotänstadium; o Beginn
der „Synapsis“. Von d an ist die Heteropyknose der Heterochromosome sichtbar.
(Nach Wilson 1912.)

der Kontraktionsfigur (Fig. 108 h, k—n, Fig. 110 1, 2). Später nähern
sie sich einander und liegen dicht zusammengedrängt. Wilson (1912)

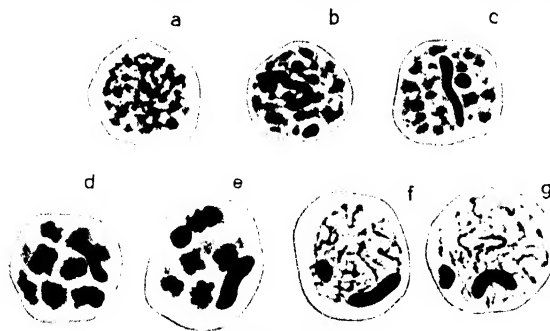


Fig. 109.

Lygaeus bicrucis Say, Spermiocyten. Heteropyknose
der Heterochromosome. (Nach Wilson 1912.)

fand sie beim Beginn des
Kontraktionsstadiums
bei *Oncopeltus fasciatus*
Dallas in 25 von 100 Kernen
und bei *Lygaeus*
bicrucis Say in 55 von 100
Kernen dicht aneinan-
dergelegt. Doch tritt
hier nie eine völlige Ver-
schmelzung ein, wie sie
Montgomery (1911)
bei *Euschistus variolarius*
P. B. beschrieben hat
(Fig. 118), wo aber die
Heterosyndese der XY-
Chromosome auch noch

deutlich vorhanden ist. Im Stadium g, also während der diffusen Chromatin-
verteilung, bleiben die Heterochromosome unverändert (Fig. 110 6, 7).

Beim Beginn der Diakinese formen sie sich dann zu längsgespaltenen Stäbchen um (Fig. 90, 91, 93, 111), die zumeist durchaus homogen sind. Bei *Lygaeus bicrucis* Say zeigt aber das X-Chromosom zuweilen eine doppelte Reihe von Anschwellungen, deren Verdickungen in beiden Hälften genau paarig liegen (Fig. 112). Das X-Chromosom ist also aus einer Reihe von Chromomeren zusammengesetzt, die in der Prophase gespalten werden. Wilson erblickt in dieser Zusammensetzung aus Chromomeren eine Erklärung für das Auftreten der in mehrere

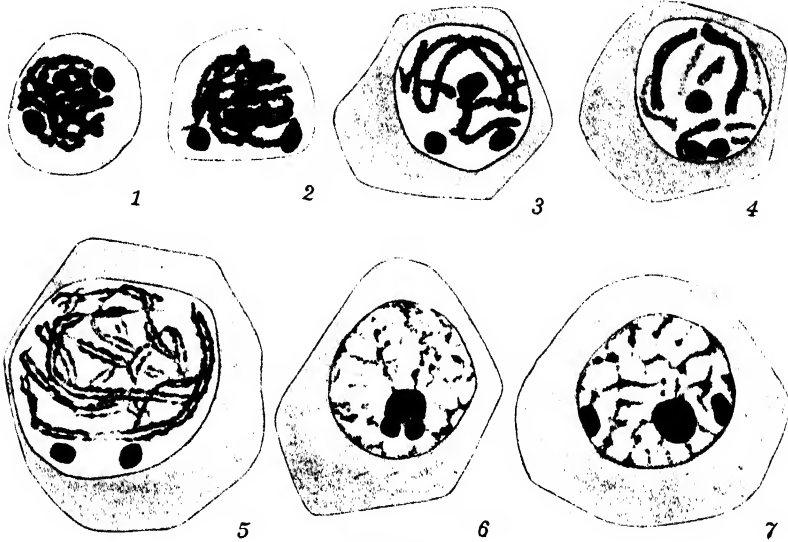


Fig. 110.

Oncopeltus fasciatus Dallas. Spermiocyten. 1—2 Kontraktionsstadium; 3—5 Diplotänstadium; 6—7 diffuses Stadium. Dauernde Heteropyknose der Heterochromosome. (Nach Wilson 1912.)

getrennte Teile zerlegten X-Chromosome der Raubwanzen, wie sie Payne (1909ff.) beschrieben hat.

In der ersten Reifungsteilung liegen die paarigen Heterochromosome als einzige Elemente in der Mitte des von den Auto-



Fig. 111.

Lygaeus bicrucis Say, Diplotänstadium. Das große Heterochromosom ist ein gespaltenen Stab. (Nach Wilson 1912.)



Fig. 112.

Lygaeus bicrucis Say. Verschiedene Formen des X-Chromosoms während der Wachstumsperiode. (Nach Wilson 1912.)

somen gebildeten Ringes (Fig. 116 b); öfters nimmt nur das kleine Idiochromosom diese Lage ein. Bei beginnender Anaphase teilen sich beide Heterochromosome äqual, wobei sie häufig einen Vorsprung vor den Autosomen haben.

Unmittelbar nach der ersten Reifungsteilung, und zwar oft schon in der Teilungsspindel, konjugieren die in jeder Tochter-

platte befindlichen Teilungsstücke der paarigen Heterochromosome miteinander. Hierin kommt dann ebenfalls die Heterosyndese zum Ausdruck, nachdem die fehlende oder nicht vollendete Verschmelzung während der Syndese schon die Heterochromosome als Gebilde mit abweichendem Verhalten gekennzeichnet hat. — Es wäre verfrüht, sich über die Ursache dieser Abweichung Gedanken zu machen.

Die auf diese Weise entstandene „Dyade“ ist meist unsymmetrisch. Sie liegt während der Ana- und Telophase der ersten Reifungsteilung, während der Interkinese und in der zweiten Reifungsteilung im Zentrum des Chromosomenringes.

In der zweiten Reifungsteilung (Fig. 101, Seite 927) ist jede Dyadenhälfte mit dem entsprechenden Centriol nur durch eine einfache

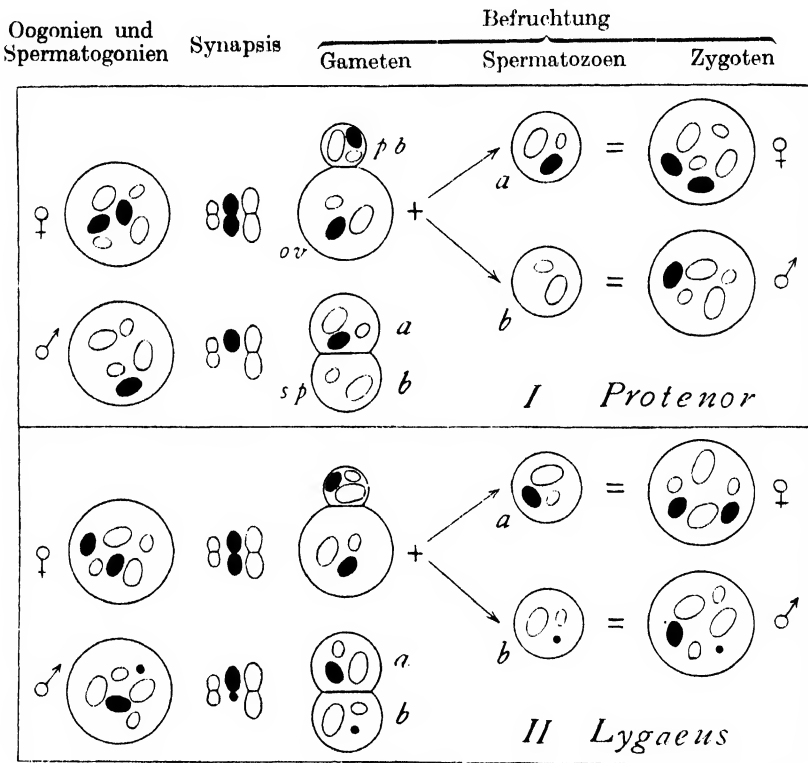


Fig. 113.

Schema der Geschlechtsbestimmung durch das Monosom (Protenortypus) und durch ungleiche paarige Heterochromosome (Lygaeustypus). (Nach Wilson 1906.)

Spindelfaser verbunden. In der Anaphase trennen sich die beiden erst jüngst vereinigten Dyadenhälften voneinander und rücken, den Teilstücken der Autosome nachhinkend, wieder auseinander. Also auch hier liegt Heterokinese vor. Die eine Spermiide erhält demnach das große, die andere das kleine Heterochromosom. Für die Heterochromosome ist somit die zweite Reifungsteilung eine Reduktionsteilung.

Bei der staubfeinen Zerteilung des Chromatins in den Spermidenkernen bleibt jedes Heterochromosom noch viel längere Zeit hindurch verdichtet als die Autosome.

Die Chromosomenzahlen während der Reifungsteilungen. Infolge der verspäteten Konjugation der paarigen Heterochromosome ergeben sich etwas verwickeltere Zahlenverhältnisse. In den Spermiogonien besteht die Normalzahl der Chromosome aus der doppelten Autosomenzahl und den zwei Heterochrosomen, also $N = 2a + x + y$. In den Spermiocyten konjugieren nur die Autosome, so daß die Zahl der in der ersten Reifungsteilung sichtbaren Chromosome gleich $a + x + y$ ist, also um 1 größer als die Hälfte von N . Erst nach erfolgter Konjugation der Heterochromosome, von der Telophase der ersten Reifungsteilung ab, ist die Chromosomenzahl gleich der Hälfte von N . Die Spermiden erhalten durch die Reduktionsteilung der Heterochromosome entweder $a + x$ oder $a + y$, also ebenfalls die Hälfte von N Chromosomen.

Auf die Geschlechtsbestimmung durch die XY-Chromosome haben wir schon oben hingewiesen (Seite 844), das Nähere ist aus dem Schema Fig. 113 zu entnehmen.

E. B. Wilson hat 1911 gezeigt, daß der Erbgang des X-Chromosoms vollständig mit dem Erbgang eines rezessiven, geschlechtsgebundenen Merkmals übereinstimmt und daß sich die geschlechtsgebundene Vererbung, z. B. die der Weißäugigkeit bei *Drosophila melanogaster*, genau so verhält wie die Verteilung des X-Chromosoms, das von dem Vater der P-Generation nur auf die Töchter der F_1 -Generation und von diesen wieder auf die Söhne der F_2 -Generation übertragen wird. Daher ist hier durch die Cytologie die morphologische Grundlage gegeben für die Erklärung der rezessiven geschlechtsgebundenen Vererbung. Ihre volle Bestätigung hat diese Hypothese durch die Untersuchungen von Bridges (1916) über die „Non-disjunction“ bei *Drosophila* gefunden.

Die Heterochromosome bei den Raubwanzen. Bei einer größeren Zahl von Reduviiden und bei *Galgulus oculatus* Latr. hat Payne (1909, 1910, 1912) an Stelle des einfachen X-Chromosoms eine Gruppe von zwei bis fünf Chromatinkörpern gefunden, die sich zusammen wie ein einzelnes Heterochromosom verhalten. Während *Diplocodus exsanguis* Stål und *Reduvius personatus* Fabr. nur das typische ungleiche XY-Paar besitzen, kommen bei *Conorhinus sanguisugus* Le Conte, *Fitchia spinulosa* Stål an Stelle des X zwei Chromosome, bei *Prionidus cristatus* L. und einigen anderen Wanzen drei, bei *Galgulus* (= *Gelastocoris*) *oculatus* Latr. vier und endlich bei *Acholla multispinosa* De Geer fünf X-Elemente vor. Das Y-Chromosom ist stets in der Einzahl vorhanden (Fig. 117).

In den Spermiogonien und Oogonien liegen die einzelnen Bestandteile der X-Gruppe getrennt voneinander, in den Äquatorialplatten der Oogonien sind ihrer doppelt so viel wie in den Spermiogonien (Fig. 114, a, b). In den Spermiocyten vereinigen sich nach Payne alle Teile der X-Gruppe mit dem Y-Chromosom zu einem Chromatinnucleolus (Fig. 115 a), der nach der „Synapsis“ mit dem Plasmosom (dem echten Nucleolus) verschmilzt (Fig. 115 b, c). Während der Periode des diffus verteilten Chromatins teilt sich der Chromatinnucleolus in einzelne Teile, von denen der größte das Y-Chromosom, die übrigen die X-Gruppe darstellen. Bis zum Beginn der Prophase wandern die Heterochromosome aus dem Plasmosom heraus, das dann zerfällt (Fig. 115 d–f). In der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung liegen die Einzelelemente der X-Gruppe nicht bei allen Arten zusammen, sondern können zwischen den Autosomen zerstreut liegen (Fig. 116 a). Sie teilen sich äquäl. In der zweiten Reifungsteilung rücken die Teile der X-Gruppe zusammen in die Mitte der Äquatorialplatte und bilden gemeinsam mit dem Y-Chromosom eine unsymmetrische Triade (Fig. 116 b, c, d), Tetrade, Pentade oder Hexade. Die zwei bis fünf Einzelchromosome der X-Gruppe wandern dann ungeteilt, aber gemeinsam nach dem einen, das Y-Chromosom ungeteilt und allein nach dem

andern Pol. Es liegt also hier der Fall vor, daß an Stelle des einheitlichen X-Chromosoms eine Gruppe von Chromosomen auftritt. Das Verhalten dieser Gruppe ist das eines typischen Heterochromosoms. Es ist daher erlaubt, der X-Gruppe dieselbe Rolle bei der Geschlechtsbestimmung unterzulegen wie dem einfachen X-

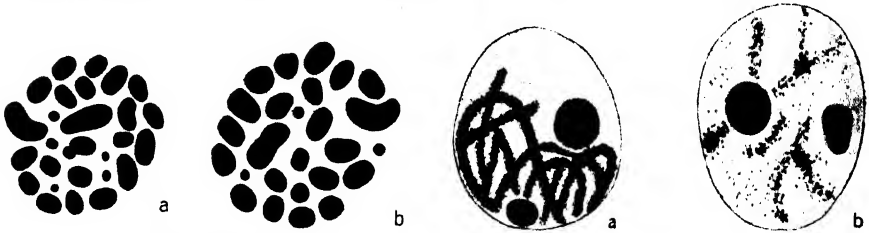


Fig. 114.

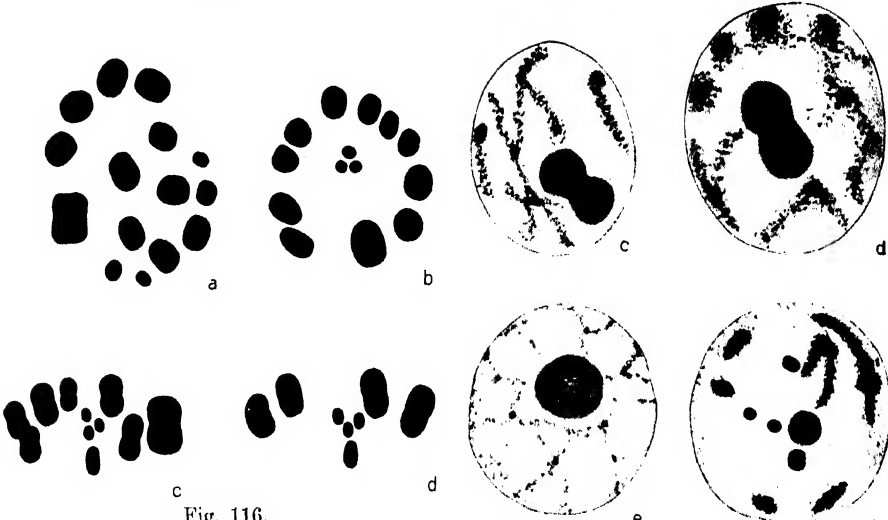


Fig. 116.

Fig. 115.

Fig. 114.

Prionidus cristatus L. a weibliche Äquatorialplatte, die sechs kleinsten Elemente sind die Heterochromosome; b männliche Äquatorialplatte mit nur drei Heterochrosomen. (Nach Payne 1909.)

Fig. 115.

Prionidus cristatus L. Entwicklung der Heterochromosome während der Wachstumsperiode. a Spiremstadium nach der „Synapsis“ mit Chromatinnucleolus und echtem Nucleolus; b der Chromatinnucleolus ist zerfallen und von einer Nucleolenmasse umgeben; c—e der echte Nucleolus verschmilzt mit der Hülle des Chromatinnucleolus, erneute Trennung der Heterochromosome; f Prophase der ersten Reifungsteilung, die Heterochromosome sind aus dem echten Nucleolus ausgetreten. (Nach Payne 1909.)

Fig. 116.

Prionidus cristatus L. a Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung, die vier kleinsten Elemente sind die Heterochromosome; b Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung, drei Heterochromosome liegen in der Mitte; c und d Seitenansichten der zweiten Reifungsteilung, die Heterochromosomengruppen liegen in der Mitte. (Nach Payne 1909.)

Chromosom. Das Schema Fig. 117 erläutert die anzunehmende Geschlechtsbestimmung durch die X-Gruppe und die Verschiedenheit der Chromosomenzahlen in den weiblichen und männlichen Gameten und Zygoten.

γ) Überzählige Heterochromosome.

Bei der zu den Coreiden gehörigen Gattung *Metapodius* und bei der Pentatomide *Banasa calva* hat Wilson (1907, 1909, 1910) über-

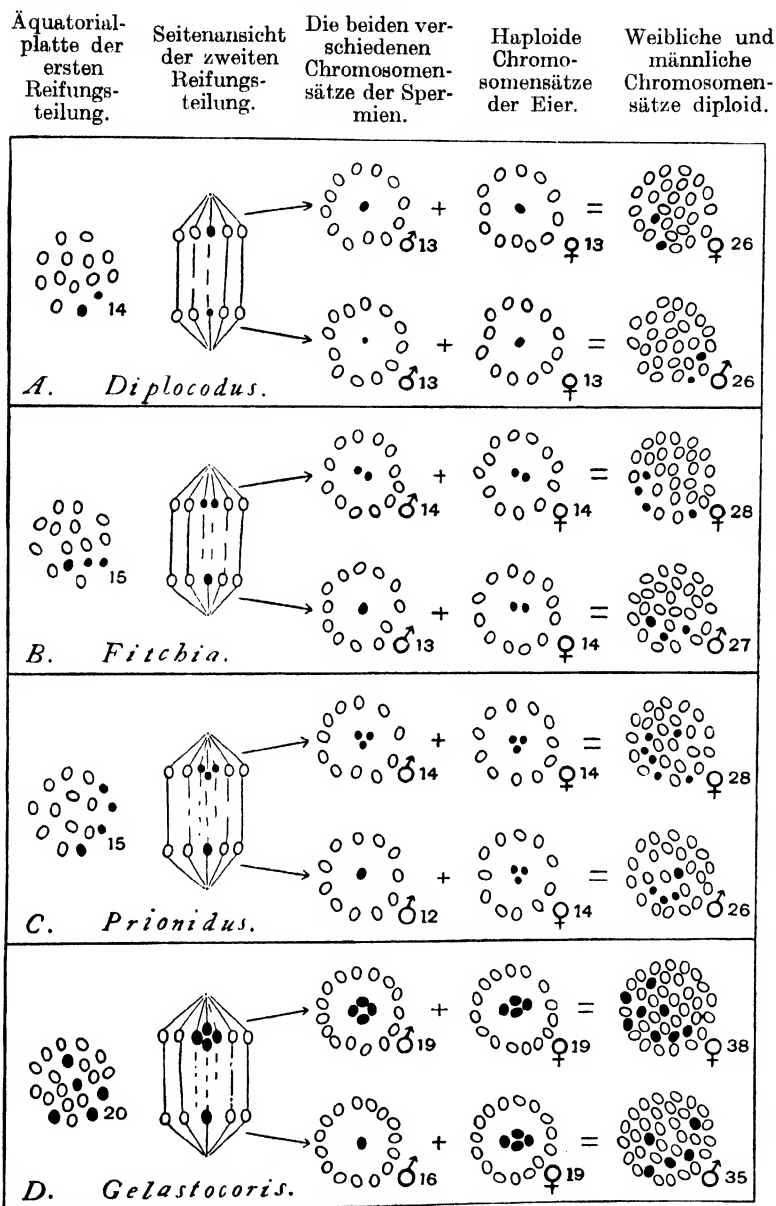


Fig. 117.

Schema der verschiedenen Chromosomengruppen von fünf Raubwanzen.
(Nach Payne 1909.)

zählige Chromosome gefunden, die sich während der Spermiocyto-genese, besonders in den Reifungsteilungen, als Heterochromosome erkennen

lassen und dadurch von den überzähligen Autosomen der Orthopteren und der Käfergattung *Diabrotica* unterschieden sind.

Bei den *Metapodius*-Arten ist die Chromosomenzahl zwar in sämtlichen Zellen eines Individuums konstant, aber sie wechselt von Tier zu Tier. Exemplare mit verschiedenen Chromosomenzahlen finden sich oft an derselben Örtlichkeit, ja an der gleichen Futterpflanze. Die kleinste diploide Zahl ist 21, sie tritt nur bei Männchen auf, die also nur ein Monosom besitzen, wie die übrigen Coreiden. Die höheren diploiden Zahlen von 22 bis 26 sind bei Männchen und Weibchen annähernd gleich oft vertreten. Bei den Formen mit 22 Chromosomen liegt nach Wilson das Vorhandensein eines ungleichen Heterochromosomenpaares vor, wie beim *Lygaeustypus*. Bei den Tieren mit 23 bis 26 Chromosomen sind außer dem großen X-Element zwei bis fünf kleine Heterochromosome vorhanden. In der Wachstumsperiode bilden alle Heterochromosome in der Regel einen zusammengesetzten Chromatinnucleolus. Während der ersten Reifungsteilung liegen sie alle getrennt voneinander und teilen sich äqual. Dann zeigt sich aber wieder in der zweiten Reifungsteilung ihre Heterochromosomenatur, indem sie, wie die paarigen Idiochromosome, miteinander konjugieren, um sich dann ungeteilt und etwas verspätet zu den Spindelpolen zu begeben. Dabei ist, zum Unterschied von der X-Gruppe der Raubwanzen, die Verteilung der überzähligen Chromosome sehr variabel. Jeder Spermidenkern erhält zunächst die typische Haploidzahl der Autosome und dazu das eine von den ebenfalls vorhandenen Mikrochromosomen. Außerdem bekommt er entweder das große X- und das kleine Y-Heterochromosom und eins, zwei oder drei von den überzähligen Chromosomen. So konnte Wilson in einem Tier mit vier überzähligen Chromosomen folgende Kombinationen feststellen:

- | | |
|---------------------------|---------------------------|
| 1. $9A + M + X + S = 12$ | 4. $9A + M + Y + S = 12$ |
| 2. $9A + M + X + 2S = 13$ | 5. $9A + M + Y + 2S = 13$ |
| 3. $9A + M + X + 3S = 14$ | 6. $9A + M + Y + 3S = 14$ |

Hierbei bedeutet S (von „supernumerary“) die überzähligen Chromosome, A die Autosome, M das Microchromosom und X bzw. Y die Heterochromosome. Wegen der sonst noch beobachteten oder denkbaren Kombinationen muß auf die Arbeiten von Wilson verwiesen werden.

Da die überzähligen Heterochromosome bei beiden Geschlechtern variabel vorkommen, können sie nicht zur Geschlechtsbestimmung in Beziehung stehen. Ihr Auftreten und ihre Verteilung spricht aber auf der anderen Seite gegen die Annahme, daß die Geschlechtsbestimmung durch die quantitative Verteilung des Chromatins bedingt wird.

d) Die Mikrochromosome.

Bei den Coreiden kommen zwei kleine, paarige und gleiche Chromosome vor, die erheblich kleiner sind als das kleinste der übrigen Chromosome (Fig. 104, Seite 928). Nachdem sie von Paulmier (1899), Montgomery (1898, 1901), Gross (1904, 1907) und anderen Autoren schon beschrieben, aber nicht hinreichend von den eigentlichen Heterochromosomen unterschieden worden waren, wies Wilson (1905, Chromosomenstudie II) nach, daß sie besondere, mit dem Chromatinnucleolus der Spermiocyten nicht zusammenhängende Chromatinelemente darstellen. Mit den eigentlichen Heterochromosomen stimmen die Mikrochromosome in verschiedenen Punkten überein. Sie zeigen Heteropyknose, indem sie sich am Ende der Wachstumsperiode etwas früher verdichten als die Autosome (Fig. 92, 94, Seite 923, 924). Andererseits tritt an ihnen Heterosyndese auf, da sie in der Wachstumsperiode nicht konjugieren, obwohl sie immer zu zweit vorhanden sind. In der Prophase der ersten Reifungsteilung erfahren sie eine Spaltung, so daß jedes von ihnen eine Dyade bildet (Fig. 94a), und erst dann vereinigen sie sich in sehr verspäteter Syndese, so daß sie zusammen eine symmetrische Tetrade bilden (Fig. 98 c, Seite 926). Diese Tetrade teilt sich in der ersten Reifungsteilung reduktional (Wilson). In der zweiten Reifungsteilung werden die Mikrochromosome äqual geteilt, so daß jede Spermiide eins von ihnen erhält.

Die überzähligen Heterochromosome und die Mikrochromosome besitzen keinerlei Beziehung zur Geschlechtsbestimmung. Die Bezeichnung „Geschlechtschromosom“ darf also nicht mit Heterochromosom gleichgesetzt werden, sondern kann nur auf die X- bzw. XY-Chromosome angewendet werden.

7. Die cytoplasmatischen Bildungen während der Spermiocytenogenese.

Das Studium der cytoplasmatischen Zellbestandteile, besonders der lipoidartigen Golgikörper und Mitochondrien, hat erst seit der Einführung besonderer Fixierungsmethoden zu klareren Ergebnissen geführt. Über die anzuwendende Technik berichtet Bowen (1922a), dessen Untersuchungen der nachfolgenden Darstellung hauptsächlich zugrunde liegen.

a) Die Centriolen. Bei *Anasa tristis* De Geer konnte Paulmier die Zentralkörner durch die ganze Cytogenese verfolgen. Meist sind sie aber in den ruhenden Spermiogonien nicht sichtbar und lassen sich erst vom Pachytänstadium der Wachstumsperiode an feststellen. Bei verschiedenen Formen liegen sie dann zwischen einer Einbuchtung der Zellwand und einer Zuspitzung des Zellkerns (Montgomery 1911, Bowen 1920), wie in Fig. 118 und in Fig. 119, 11 dargestellt ist. Bei *Euschistus euschistoides* Voll. sind sie stäbchenförmig, während sie sonst kugelförmig sind. Während der Mitose der ersten Reifungsteilung kann, wie bei anderen Insekten, jedes Centriol schon wieder verdoppelt sein (Fig. 100, Seite 926).



Fig. 118.

Euschistus variolarius Pal. Beauv. Spermiocyte im Pachytänstadium. c Centriole; D, d das verschmolzene Heterochromosomenpaar. (Nach Montgomery 1911.)

β) Die Mitochondrien wurden von früheren Autoren als Dotterkugeln (Henking 1891), Pseudochromosome (Gross 1907) oder auch als Idiozom (Montgomery 1911) angesehen (vgl. hierzu Wilke, 1913). Montgomery hat sie jedoch von der Spermiocytenperiode ab richtig beschrieben. Im Rosettenstadium der Spermiogonien liegen die Mitochondrien als zusammengeballte Kappe dem Kern dicht an (Fig. 119, 2, 3). Während der Teilungen der Spermiogonien sind sie als feine Fäden und Körnchen im Cytoplasma verstreut. In den jüngeren Spermiocyten bilden sie wieder die dem Kern anliegende Kappe, die sich bei dem Wachstum der Zelle vergrößert und dann deutlich aus vielen feinen Fäden zusammensetzt (Fig. 119, 3). Diese Fäden lösen sich während des Pachytän- und Diplotänstadiums voneinander und zerstreuen sich im Cytoplasma (Fig. 118, 119, 5), wobei sie an Länge und Dicke zunehmen, so daß man ihren Aufbau aus Körnchen deutlich wahrnehmen kann. Wilke (1913) beschreibt die Mitochondrien dieses Stadiums bei *Hydrometra paludum* Fabr. als Kugeln, die sich unter hantelförmiger Durchschnürung vermehren. In den Reifungsteilungen bilden die Mitochondrien einen Gürtel um die Spindel (Fig. 119, 11—14, 16), in dem die einzelnen Fäden meridional angeordnet sind. Dabei bleibt eine Zone um die Centriolen vollständig frei (Fig. 119, 11—13). Bowen

vermutet, daß die strahlenförmige Anordnung der Fäden durch eine richtende Kraft der Zentralkörner bewirkt wird, die sie auch in der Anaphase auseinanderzieht. Jedenfalls teilen sie sich nicht selbständig,

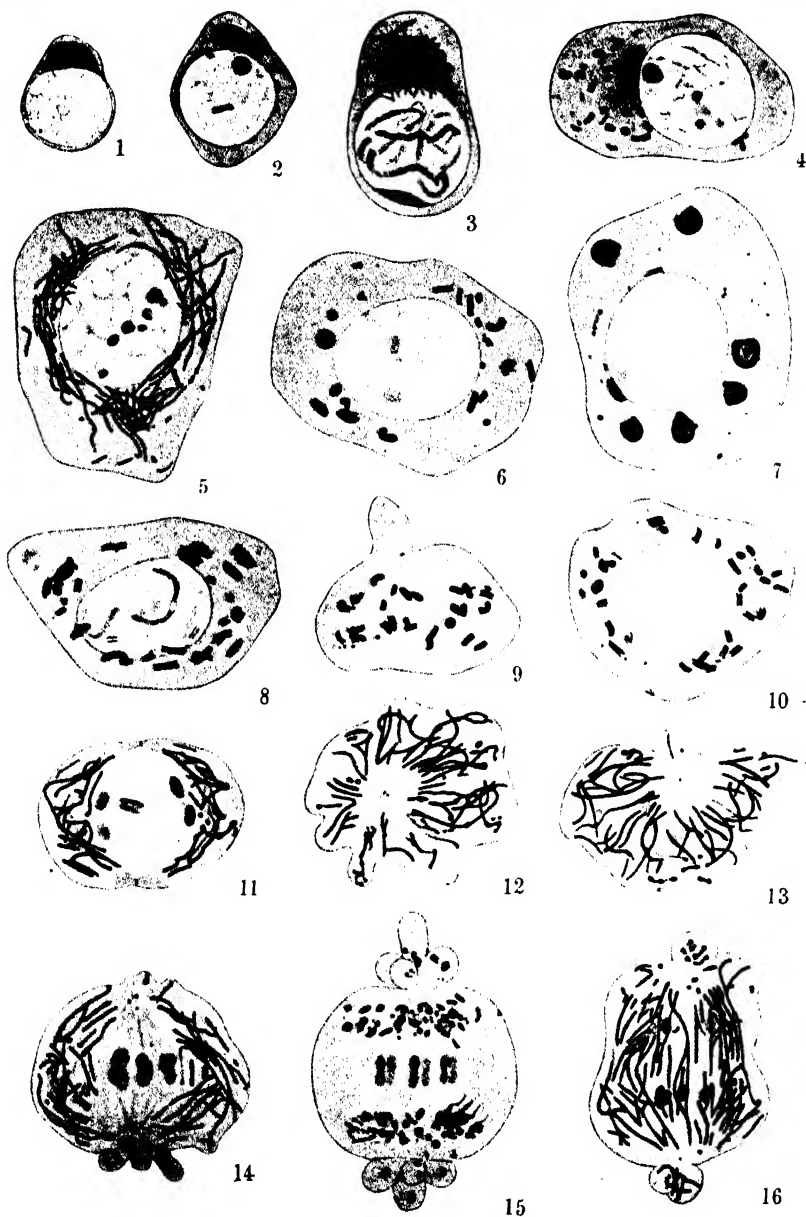


Fig. 119.

Golgi-Kopsch-Körper und Mitochondrien bei *Euschistus euschistoides* Voll. (Nr. 1—3, 5, 7—14, 16), *Euschistus variolarius* Pal. Beauv. (Nr. 4 und 6) und *Brochymena quadripustulata* Fab. (Nr. 15). Die Figuren 1—2, 4, 6—10, 15 stellen die Golgi-Kopsch-Körper dar (Kopschtechnik), die übrigen die Mitochondrien (Bendatechnik). — 1 Spermiogonium; 2—3 Diplotän; 4—7 Wachstumsperiode; 8 mittlere, 9—13 späte Prophase (9 und 11 in Seiten-, 10 und 12 in Polansicht); 14—15 Metaphase; 16 Anaphase der ersten Reifungsteilung. (Nach Bowen 1920.)

sondern werden bei der Durchschnürung der Zelle zwischen Zellwand und Spindel zusammengedrängt und dadurch in zwei Teile geteilt (Fig. 120, 17). So erhält jede Spermiide genau ein Viertel von der Mitochondrienmasse der Spermioocyte.

γ) Der sogenannte Golgi-Apparat ist lange übersehen worden. Er besteht aus vielen rundlichen Einzelkörpern, die sich in den jüngeren Spermioyonien über das ganze Cytoplasma unregelmäßig verteilt finden, in den älteren Spermioyonien aber dicht an die Mitochondrienkappe anlegen (Fig. 119, 1); während der Kernteilungen sind sie wieder regellos im Plasma zerstreut. In der großen Spermioytenform von *Euschistus* liegen sie auch über die ganze Zelle verteilt, in der kleinen Spermioytenform vereinigen sich die meisten zu einem größeren Körper, den Montgomery (1911) als Nebenkern oder Sphäre angesehen hatte. Die Golgikörper wachsen ebenfalls in der Spermioytenperiode. Die einzeln liegenden sind jetzt deutlich als Scheibchen mit hellem Innern und stark färbbarem Rande erkennbar (Fig. 119, 7); von der Seite gesehen erscheinen sie als Doppelstäbchen (Fig. 119, 8). In der Prophase der ersten Reifungsteilung werden sie durch eine Teilung, die rechtwinklig zu dem vom Rande sichtbaren Spalt läuft, zerlegt und es entstehen die Dictyosome (Fig. 119, 10). Diese liegen zunächst ungeordnet um die Spindel herum. Aber noch während der Metaphase rücken sie auseinander und versammeln sich um jedes Centriol zu einer Anhäufung (Fig. 119, 15), so daß die Teilungspole auch auf den Golgi-Apparat einen Einfluß zu haben scheinen. Beim Beginn der Telophase erfahren die Dictyosome eine neue Zerlegung und verteilen sich dann wieder im Cytoplasma. Diese Vorgänge wiederholen sich sämtlich in der zweiten Reifungsteilung (Fig. 120, 18). Jede Spermiide empfängt infolge dieser Zerteilungs- und Ordnungsvorgänge den vierten Teil von dem in den Spermioyten enthaltenen Golgi-Apparat.

Aus den geschilderten Vorgängen, die vor kurzem auch ebenso durch Poisson (1924, 1926) bei *Notonecta maculata* Fab. beschrieben worden sind, schließt Bowen (1922a), daß nicht nur Mitochondrien und Golgi-Apparat, sondern auch das undifferenzierte Zellplasma in regelmäßiger Weise geteilt wird. Er glaubt daher, daß die Centriolen „in einem sehr weiten Sinne das dynamische Zentrum der ganzen Zelle sind. Während der Zellteilung sind in ihnen Einflüsse vereinigt, die sich praktisch auf alle Elemente der Zelle erstrecken und deren Teilung regelrecht leiten“. Die bei Mitochondrien und Golgikörpern beschriebenen Ansammlungen um die Centriole geben dieser Anschauung eine erhebliche Wahrscheinlichkeit.

Während der Reifungsteilungen findet auch bei den Hemipteren eine Abstoßung von Plasmaktigelchen an den Zellpolen statt (Fig. 119, 14–16), wie sie bei Orthopteren, Lepidopteren, Coleopteren u. a. m. beobachtet worden ist. Eine Erklärung dafür fehlt.

c) Die Spermiohistogenese.

Die Umwandlung der Spermiden in die Spermien geschieht bei vielen Wanzen unter schematisch klarer Anordnung der in dem hinteren Abschnitt der Follikel hintereinander liegenden Stadien. Meist verläuft der ganze Prozeß wohl ohne Unterbrechung. Bei der Feuerwanze, die im Larvenzustande überwintert, bilden sich aber schon im Laufe des ersten Sommers im Larvenhoden reichliche Spermien aus.

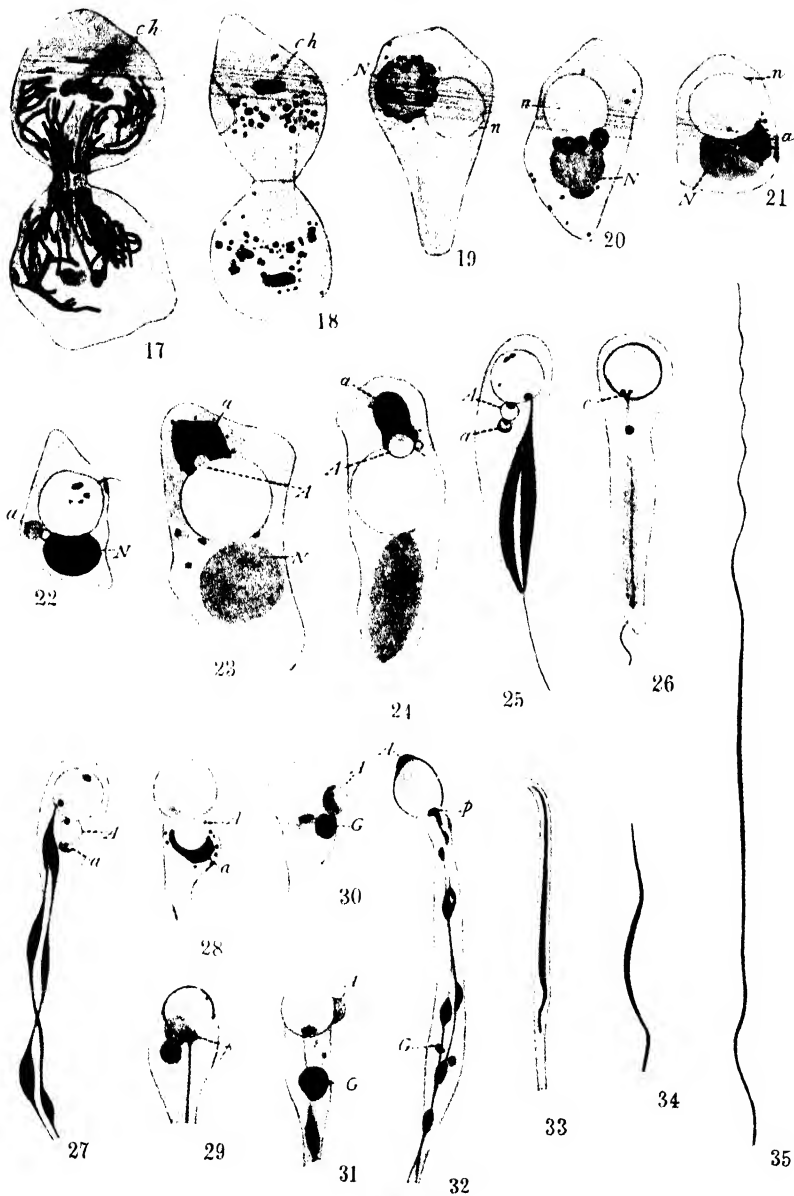


Fig. 120.

Golgi-Kopsch-Körper und Mitochondrien bei *Euschistus euschistoides* Voll. (Nr. 17, 23 und 24), *Brochymena quadripustulata* Fab. (Nr. 18—21, 28, 31), *Murgantia histrionica* Hahn (Nr. 22, 25—27, 29, 32—35) und *Euschistus servus* Say. (Nr. 30). Die Figuren 18—21, 23, 24, 28, 30, 31 stellen die Golgi-Kopsch-Körper dar (Kopsch-technik), die übrigen die Mitochondrien (Bendatechnik). — 17 Telophase der ersten, 18 der zweiten Reifungsteilung; 19—21 Spermatiden, Bildung des Acroblasts *a*; 22 Spermatide mit zwei Centriolen und Achsenfaden; 23—24 Differenzierung des Acroblasts, Entstehung des Acrosoms *A*; 25 Teilung des Acroblasts; 26 Centriole in V-Form; 27 Wachstum der Mitochondrienscheide; 29—31 Trennung und Umlagerung von Acrosom und Acroblast, Ausstoßung des Restkörpers *G*; 32 Spermatide mit Mitochondrien, Acrosom *A* und „Pseudoblepharoplast“ *p*; 33 unreifer Spermienkopf; 34 reifer Spermienkopf der kleinen, 35 desgl. der großen Spermien.

(Nach Bowen 1920.)

Im Winter hört die Entwicklung von Spermioocyten auf. „Mit dem Eintritt der warmen Jahreszeit beginnt die Samenbereitung von neuem und dauert bis zum Vollzug der Begattung“ (Gross 1907).

Die Histogenese verläuft für den Kern und die im letzten Abschnitt betrachteten cytoplasmatischen Strukturen gleichzeitig. Es empfiehlt sich aber, sie für die letzteren gesondert zu betrachten, wobei eine Umlagerungsperiode und eine Streckungsperiode unterschieden werden können.

1. Die Umlagerungsperiode.

a) Der Kern. Bei *Pyrrhocoris* bleiben die Einzelchromosome, unter ihnen auch das Heterochromosom, in dem von einer Kernmembran umhüllten und von Kernsaft erfüllten Kern der Spermiide bis zum Ende der Umlagerungsperiode deutlich unterscheidbar. Bei den Pentatomiden dagegen zerfällt das Chromatin sehr bald in allerfeinste Körnchen, die ihre Färbbarkeit weitgehend verlieren. Für *Euschistus* und andere Pentatomiden ist dabei charakteristisch die Ausbildung eines Mantels von stark färbbarem Chromatin, der an die Kernmembran von innen angelagert ist und nur in der Nähe des Centriols eine Lücke aufweist (Montgomery 1911, Bowen 1922a). Aber auch hier pflegen einzelne Chromatinbrocken während der ganzen Umlagerungsperiode im dichteren Zustand zu verharren. Am längsten bleiben die Heterochromosome verdichtet. Gross konnte das Monosom von *Pyrrhocoris* noch in der Streckungsperiode sichtbar machen; auch die paarigen Heterochromosome X und Y unterliegen bei Pentatomiden der „Auflösung“ viel später, als die Autosome.

β) Das Centriol. Auch bei den Hemipteren ist es bisher nicht gelungen, das Centriol aus der Telophase lückenlos bis in die Spermiide hinein zu verfolgen, da es nach der Anaphase unsichtbar wird. Es taucht erst wieder auf, wenn der Achsenfaden auswächst. Wenn nun auch der Analogieschluß berechtigt ist, daß dies an der Ursprungsstelle des Fadens gelegene Korn das Centriol darstellt, so bleibt doch seine Abstammung von dem Zentralkorn der Reifungsteilungen noch zu beweisen. Bowen konnte das Centriol allerdings schon in Zellen wiederfinden, die noch durch die Zellkoppel miteinander verbunden waren (Fig. 121). Jede Zelle enthält zunächst ein einfaches Centriol, das Stäbchenform zu besitzen scheint und sowohl den Zellkern wie auch die Zellgrenze berührt. Es liegt außerhalb der „großen“, d. h. durch die Mittelpunkte von Zellkern und Mitochondrienkörper definierten Zellachse, mit der es einen Winkel von etwa 150° bildet (Fig. 121). In dem zweiten Teil der Umlagerungsperiode teilt es sich in zwei Hälften, von denen die proximale dem Zellkern anliegt, während die distale zunächst noch die Zellgrenze berührt und den Schwanzfaden aussendet. Alsdann wandern diese beiden Centriole gemeinsam nach hinten, nähern sich dem Mitochondrienhaufen und liegen vor dem Beginn der Streckungsperiode in der großen Zellachse (vgl. das Schema, Fig. 122). Dabei hat sich das distale Centriol von der Zellgrenze abgelöst und liegt nun innerhalb des Cytoplasmas dicht an dem proximalen Centriol, indem der Achsenfaden das Plasma durchsetzt. Gross (1907) dagegen glaubt, daß der Achsenfaden als Centrodosome zwischen den beiden Zentralkörnern entsteht und daß das distale Centriol stets, auch in der Streckungsperiode, an der Zellwand liegen bleibt. Nach Bowen dagegen trennen

sich die beiden Centriolhälften nicht voneinander, sondern legen sich gemeinsam der Kernwand an. Eine weitere Umwandlung erfahren sie dann in der Streckungsperiode.

γ) Die Mitochondrien waren in der Anaphase der zweiten Reifungsteilung in Form von langen Fäden (Chondriomiten) auf die Spermatiden verteilt. Während der Telophase ballen sie sich zusammen und bilden einen zunächst noch ausgehöhlten, schließlich aber ganz dichten Körper, den sogenannten „Nebenkern“, der in der großen Zellachse liegt. Wenn die Centriolen nach hinten wandern, teilt sich der Mitochondrienkörper

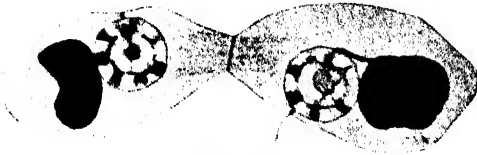


Fig. 121.

Euschistus euschistoides Voll., Telophase der zweiten Reifungsteilung. Erstes Auftreten der Centriole mit extrazellulärem Achsenfaden. (Nach Bowen 1922.)

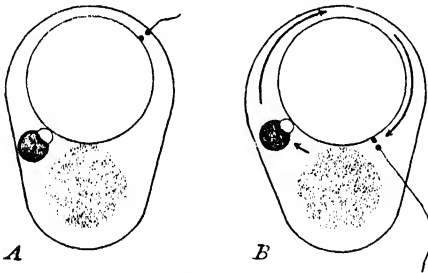


Fig. 122.

Schema der Umlagerung von Acroblast, Centriolen und Achsenfaden. (Nach Bowen 1922.)

in zwei Hälften, so daß die eine rechts, die andere links von dem Achsenfaden liegt. Schon vorher zeigt der Mitochondrienkörper merkwürdige konzentrische Verdichtungserscheinungen und Schichtbildungen usw., die aber wohl stark von der angewendeten Fixierungs- und Färbungsmethode abhängig sind. Wie Bowen (1922b) nachweist, sondert sich dabei der Mitochondrienkörper in eine zentrale, stark färbare und in eine periphere schwach färbare Zone, von der die erste der Auflösung anheinfällt, während die zweite sich in die Scheide des Achsenfadens umwandelt.

δ) Der Golgi-Apparat. Die Dictyosome von *Brochymena* verschmelzen zu größeren Körpern, die über die Oberfläche des Nebenkerns verteilt sind (Fig. 120, 19), bei *Euschistus* dagegen liegen sie mehr zerstreut, aber doch in der Nähe des Nebenkerns. In beiden Fällen vereinigen sich diese getrennten Golgikörper zu einem gemeinsamen, in der Vertiefung zwischen Nebenkern und Kern gelegenen einheitlichen Körper von platter oder kugelig Gestalt, der dieselbe Färbbarkeit besitzt, wie die Golgikörper der Spermiocten. Er stellt offenbar die von früheren Autoren beschriebene „Sphäre“ dar, wird aber mit Bowen und anderen richtiger der Acroblast genannt, da aus ihm im Verlaufe einer weiteren Umwandlung das Spitzenstück entsteht. Sein Inneres ist schwächer färbbar, die Peripherie jedoch, mit Ausnahme des der Kernmembran anliegenden Teiles, stark färbbar (Fig. 120, 21). Er liegt zunächst den Centriolen gegenüber, neben dem Mitochondrienkörper. Während dann die Centriolen seitlich um den Kern wandern, entfernt sich der Acroblast von dem Nebenkern und begibt sich nach vorn (Fig. 120, 23). Doch behält er diese Lage nur bis zum Beginn der Streckung, um sich dann wieder nach einer Pause dem Wege der Centriolen folgend in die Nähe des Mitochondrienkörpers zu begeben. Während der ersten Wanderung geht in dem Acroblast eine Differenzierung von grundsätzlicher Bedeutung vor sich. Aus dem schwächer färb-

baren Teile seiner Substanz bildet sich zunächst ein kleines Bläschen, das der Kernmembran anliegt und indem es heranwächst schließlich den Acroblast von dem Kern abdrängt (Fig. 120, 22—24). Dieses Bläschen liefert später das Spitzenstück.

2. Die Streckungsperiode.

a) Der Kern. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. beschreibt Gross am Ende der Umlagerungsperiode die Zerteilung des Chromatins in immer feinere Körnchen, bis schließlich der Kern von einer homogenen, zunächst schwach, dann aber immer stärker mit Kernfarbstoffen tingierbaren Chromatinmasse gefüllt ist, in welcher aber das accessorische Chromosom noch sichtbar ist. Der Kern verringert dabei seinen Durchmesser erheblich, bleibt aber noch kugelförmig. Später streckt er sich, wird ei- und schließlich spindelförmig. Während der Chromatinverdichtung sammelt sich bei *Pyrrhocoris* der Kernsaft an der einen Seite des Kernes zu einer ungefärbten „Vakuole“, die beim Beginn der Streckung nach hinten wandert und von dem vorderen Chromatinteil des Spermidenkopfes durch eine Einschnürung getrennt ist. In dem weiteren Verlaufe der Streckung wird diese Vakuole dann zur Seite gedrängt und liegt schließlich am hinteren Ende des Kopfes seitlich neben der Chromatinmasse. Diese Gestaltung gehört offensichtlich zu den vielen bisher noch nicht erklärten Merkwürdigkeiten der Spermiotogogenese.

Bei den Pentatomiden verharrt der Kern zunächst längere Zeit in dem oben beschriebenen Zustand, d. h. er stellt ein völlig helles oder nur von wenigen unregelmäßig geformten kleinen Chromatinbröckchen durchsetztes Bläschen dar, dessen Membran innen mit einer dünnen Schicht von dunkelgefärbtem Chromatin bekleidet ist (Fig. 120, 26). Diese Gestaltung und seine Kugelform behält er auch noch bei, während das Cytoplasma der Spermiide sich weit nach hinten längs des Achsenfadens ausstreckt. Endlich, nachdem das Aerosom die endgültige Lage am Vorderende des Kernes eingenommen hat, beginnt der letztere seine Streckung in der Richtung der großen Zellachse, so daß er Spindelform annimmt. Doch ist er nicht drehrund, sondern abgeflacht und schwach löffelförmig gebogen. Vor der Streckung nimmt die Dicke des inneren Chromatinmantels bedeutend zu, aber das hintere Drittel bis Fünftel des Kernumfangs ist frei von Chromatin. Hier bildet sich auch eine ungefärbte „Vakuole“ aus, ähnlich der von Gross bei *Pyrrhocoris* beschriebenen. In dieser „Vakuole“, die aber von der gemeinsamen Kernmembran umhüllt ist, sammelt sich an der Ansatzstelle der Centriolen eine kugelförmige oder ellipsoide Chromatinmasse von erheblicher Färbbarkeit, die oft als Ursprungsstelle des Achsenfadens angesehen worden ist und von Bowen deshalb als Pseudoblepharoplast bezeichnet wird (Fig. 120, 25, 29—32). Wenn der Kern sich zur Spindelform ausstreckt, verschwindet der Pseudoblepharoplast. Indem sich nun der Kern immer mehr verlängert und zu einer langen, beiderseitig zugespitzten Spindel auswächst, nimmt sein Inneres, unter Einschluß der bisherigen Vakuole, eine tiefe und homogene Färbbarkeit an. Damit ist aber noch nicht der Kopf des reifen Samenfadens fertig, sondern das Chromatin des schon erheblich gestreckten Kernes vakuolisiert sich recht unregelmäßig oder erscheint netzartig und zieht sich darauf zu einem zentral gelegenen spindelförmigen dünnen Faden zusammen, der sich dann bald wieder ganz homogen färbt, aber von einer dünnen, ungefärbten protoplasmatischen Hülle umgeben ist (Fig. 120, 33).

Der Umriss dieser Hülle entspricht dem Umriss des vorher vorhandenen Kopfes. Die Hülle verschwindet hernach, indem sich der Kopf nun zu einem sehr langen dünnen Faden ausstreckt (Fig. 120, 34, 35). Ähnliche Veränderungen des wachsenden Spermienkopfes hat auch Faust (1913) bei *Anasa tristis* De Geer gefunden.

β) Die Centriolen erscheinen während der Streckungsperiode deutlich als zwei stäbchenförmige dünne Körper, die bei den Pentatomiden, z. B. bei *Murgantia*, sich mit ihrem einen Ende dem Kern tangential anlegen, während sie sich mit dem anderen Ende, von welchem der Achsenfaden ausgeht, berühren (Fig. 119, 120, 26). Häufig sind sie von dem Pseudoblepharoplast verdeckt. Bei *Arvelius albopunctatus* De Geer liegen sie beide parallel zueinander und zu der großen Zellachse, der Achsenfaden inseriert nur an dem einen von ihnen. In jedem Falle bleiben sie, wie auch Wilke (1911, 1913) für *Hydrometra* beschreibt, in der Halsregion des Spermiums liegen und verbinden den Achsenfaden mit dem Kern.

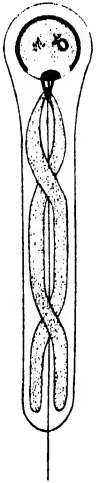


Fig. 123.
Schema des
Aufbaus der
Spermiide eines
Hemipters.
(Nach Bowen
1922.)

γ) Der Mitochondrienkörper hatte sich schon in der Umlagerungsperiode in zwei gleiche Hälften geteilt. Diese wachsen, zusammen mit dem übrigen Cytoplasma, in die Länge und bilden zwei seitlich vom Achsenfaden gelegene Bänder (Fig. 120, 25). Infolge der zunehmenden Streckung der Zelle dehnen sie sich noch weiter aus und zerfallen schließlich in einzelne, auf zwei parallele Fäden aufgereichte Anschwellungen, wie sie auch bei Acridiern und bei den Blattiden vorkommen (Duesberg 1910). Die Mitochondrien bilden eine aus den beiden Hälften entstandene langgestreckte Scheide um den Achsenfaden, indem sie sich in einigen steilen Spiralen um ihn herumwinden (Fig. 120, 27, 32). Die bläschenförmigen Anschwellungen verschwinden im Verlaufe der Streckung und die Fäden liefern dann vermutlich die beiden flachen, bandartigen Randfäden des Spermienchwanzes.

δ) Der Golgiapparat und das Spitzenstück. Beim Beginn der Streckung liegt der Golgiapparat, wie erwähnt, am Vorderende des Kernes. Er unterliegt aber auch noch während der Streckungsperiode einer zweiten Umlagerung und einer besonderen Differenzierung. Zunächst wandert er um den Kern herum, bis er wieder neben die Centriolen zu liegen kommt (Fig. 120, 24—29). Aber dabei sondert er sich mehr und mehr in das helle ungefärbte Bläschen und den stark gefärbten, zunächst kappenförmigen Restkörper. Das Bläschen und der Restkörper trennen sich voneinander (Fig. 120, 29—31). Das Bläschen, in dem zuweilen ein dunkler färbbares Korn auftritt, wandert wieder nach vorn, verdichtet sich und bildet eine halbkugelförmige Kappe, die sich nunmehr auch mit Eisenhämatoxylin färbt. Diese Kappe sitzt auf der einen etwas abgeflachten Seite des sich spindelförmig streckenden Kernes (Fig. 120, 32) und verwandelt sich dann in das spitz kegelförmige Perforatorium, das mit etwas abgeschrägter Grundfläche dem Kopf aufsitzt. Wenn der Kopf nun noch dünner wird, spitzt sich auch das Spitzenstück immer weiter zu und erlangt dabei schließlich eine fast ebenso starke Färbbarkeit wie das Chromatin des Spermatozoons. Das Acrosom ist also nicht von der „Sphäre“ abzu-

leiten, sondern eine selbständige, aus dem Golgiapparat entstehende Bildung. — Der Restkörper wird entweder aus der noch halb gestreckten Zelle unmittelbar ausgestoßen, oder er wandert weiter nach hinten, löst sich in Körnchen auf und wird zusammen mit den Cytoplasmabällen abgeschleudert, die sich, wie bei vielen anderen Tieren, von der reifenden Spermiide ablösen. Diese Plasmaballen werden nach Bowen (1922a) von den Follikelzellen phagocytiert und aufgelöst, ihre Substanz dient vielleicht durch Vermittelung der Follikelzellen als Nährmaterial für die Spermien.

3. Die Spermien.

Die reifen Samenfäden der Wanzen sind geißelförmig. Der Kopf ist ein vorn zugespitzter, drehrunder Chromatinstab. Spitzenstück und Mittelstück färben sich ebenso stark wie der chromatinhaltige Teil des Kopfes. Die äußerst feine Cytoplasmahülle des Kopfes entzieht sich meist der Beobachtung (Bowen 1920 gegen Faust 1913). Der Flimmersaum des Schwanzes ist nicht überall sicher festgestellt worden.

Die Länge des Kopfes beträgt bei *Anasa tristis* De Geer 24—36 μ , seine Dicke etwa 1 μ (Faust 1913). Bei *Euschistus variolarius* Pal. Beauv. ist der Kopf 13—18 μ lang. Ähnliche Größen finden sich bei anderen Wanzen.

Faust (1913), Zeleny und Faust (1914, 1915) sowie Zeleny und Senay (1915) haben auf Grund zahlreicher Messungen die Variationskurven für die Längen der Spermienköpfe vieler Wanzen konstruiert. Dabei treten typisch zweigipflige Kurven auf, deren beide Gipfel etwas verschieden hoch liegen. Die genannten Autoren erklären die beiden Längenmaxima der Spermienköpfe durch die mit der Verteilung der Heterochromosome gegebene Verschiedenheit der Chromatinmenge. Dieser Erklärung ist sicher nicht eine gewisse Berechtigung abzusprechen. Jedoch fehlt bisher noch die genauere Berechnung des prozentualen Anteils, den die Heterochromosome an dem Aufbau des Kopfes haben müssen.

Vielleicht werden die zweigipfligen Kurven der Spermienlängen aber auch durch Ernährungsverschiedenheiten bedingt. Montgomery (1910) und Bowen (1920, 1922a) konnten, wie oben erwähnt, feststellen, daß bei *Euschistus* die verschiedenen Follikel verschieden große Spermio-cyten liefern. Möglicherweise sind die durch Ernährungsverschiedenheiten hervorgerufenen Größenunterschiede erheblicher als die, welche der durch die Heterochromosome gegebene Dimorphismus bedingt.

III. Die Spermiogenese der Pflanzensauger (Hemiptera homoptera).

Die Spermiogenese der Homoptera bedarf einer gesonderten Darstellung, da sie sich von derjenigen der Hemiptera nicht unwesentlich unterscheidet. So fehlt während der Wachstumsperiode das bei den Wanzen regelmäßig auftretende Kontraktionsstadium, an dessen Stelle bei den Zikaden ein Bukettstadium vorhanden ist. Alle Homoptera besitzen ein unpaares Heterochromosom, das dem Acridiartypus folgt; nur bei der Membracide *Enchenopa binotata* Say scheint ein ungleiches Heterochromosomenpaar vorzuliegen. Bei den Aphididae, deren Spermiogenese in verschiedener Hinsicht vereinfacht zu sein scheint, gelangen nur die mit dem Monosom ausgestatteten Spermien zur vollen

Ausbildung, so daß hier eine offenkundige Vorausbestimmung des Geschlechts vorliegt (Th. H. Morgan 1912, 1915).

Vollständige oder ausreichende Untersuchungen der gesamten Spermiocytenogenese von Homopteren liegen bisher nur wenige vor; wir nennen die von W. B. von Baehr (1909, 1912) an *Aphis saliceti* Kalt., von Kornhauser (1914) an *Enchenopa* und von Shaffer (1920) an der Siebzehnjährigen Zikade. Sehr merkwürdige Chromatinverhältnisse hat Schrader (1921, 1923) bei *Pseudococcus* gefunden.

Die Spermiocytenhistogenese der Homopteren ist noch nicht näher untersucht worden.

a) Der Bau des Hodens.

Die stets paarigen Hoden sind bei der Unterordnung Cicadariae weiß, gelb oder orange.



Fig. 124.

Enchenopa binotata Say,
Vorderende eines Hoden-
follikels mit Apikalzelle (*cl. apx.*) und degenerierenden
Cysten (*cys. deg.*).
(Nach Kornhauser 1914).

Sie bestehen meist aus kurzen freiliegenden Follikelschläuchen von kugelig bis ellipsoider Form. Die Cystenbildung beginnt auch hier mit der rosettenförmigen Anordnung der sekundären Spermiogonien. Die Altersfolge der Cysten beginnt am blinden und endet am offenen Ende der Follikel. Bei den Zikaden vollzieht sich die Spermiogenese in den älteren Larven, bei den Blattläusen dagegen schon in den noch von der Eiröhre der Mutter umschlossenen Embryonen.

Die Apikalzelle ist bisher nur bei der Membracide *Enchenopa* von Kornhauser beschrieben worden, er berichtet von ihr sehr interessante Einzelheiten. Sie liegt bei *Enchenopa* an der Spitze des Follikels, umgeben von undifferenzierten Spermiogonien und jungen Cysten. Ihr Cytoplasma entsendet lange Fortsätze bis in die Gegend der letzten Spermiogonienteilungen (Fig. 124). Gerade dort aber degeneriert ein gewisser Bruchteil der Spermiogonien, in dem sich ihr

Chromatin vakuolisiert, hyalin wird und schließlich zu unregelmäßigen Klumpen zusammenfließt. „Die Substanz der degenerierenden Cysten verschwindet allmählich, so daß zwischen den zerfallenen Zellen große Zwischenräume entstehen. In der unmittelbaren Nachbarschaft der langen Fortsätze der Apikalzelle findet man gelegentlich Löcher in den Cystenwänden. Die zerfallenen Zellen selbst sind öfters in das Protoplasma dieser ungeheuren Nährzelle eingebettet. Der Zellkörper und die Fortsätze der Apikalzelle sind groß und leicht auffindbar, wenn degenerierende Cysten vorhanden sind; wo dagegen keine degenerierenden Cysten vorhanden sind, bleiben die Fortsätze klein.“ Der Kern der Apikalzelle ist oft an der einen Seite von tief färbbaren Körnchen umgeben, die von den Zerfallsprodukten herkommen dürften. „In anderen Bereichen des Hodens findet man nie solche Degenerationsvorgänge, sondern nur bei den vielleicht etwas labilen Zellen, die sich zwischen der letzten Spermiogonienteilung und dem ersten Leptotänstadium befinden.“ Aus allen diesen Gründen nimmt Kornhauser an, daß die zugrunde gehenden Zellen „als Nährmaterial für die jungen Spermiogoniengenerationen dienen, indem die Assimilation und die Verteilung ihres Materials durch die Apikalzelle bewirkt wird“.

b) Die Spermiocytogenese.

1. Die Spermiogonien.

Diese Zellgeneration zeigt keine bemerkenswerten Abweichungen von den bisher beschriebenen Typen. Die einzeln liegenden, primären Spermiogonien sind durch einen sehr licht gefärbten, gelegentlich gelappten Ruhekern ausgezeichnet. Die sekundären Spermiogonien sind zunächst rosettenförmig angeordnet und liegen dann zu 8, 16, 32 und mehr Zellen in einer Cyste. Ihre Ruhekerne sind etwas tiefer gefärbt.

Mehrfach sind in den Spermiogonien „Chromatin-Nucleolen“ beschrieben worden. Nach von Bachr steht ein solcher Körper bei *Aphis saliceti* durch einen stark färbbaren Faden mit einem chromatoiden Körper des Cytoplasmas in Verbindung, so daß die Annahme einer Chromatinabgabe nach außen nahelegt. Nach der Prophase verschwindet dieser Nucleolus. Kornhauser und Shaffer setzen die Chromatinnucleolen der Spermiogonien von *Enchenopa* bzw. *Cicada* in Beziehung zu den Heterochromosomen der Spermiocyten, während Alice Boring (1907) bei den von ihr untersuchten Zikadenfamilien keine Andeutung des Heterochromosoms in den ruhenden Spermiogonienkernen finden konnte.

Die Chromosome der Spermiogonienteilungen entstehen nach älteren Angaben (Boring 1907) durch den Zerfall eines zusammenhängenden Knäulfadens. Kornhauser dagegen beschreibt schon in den ruhenden Kernen der Spermiogonien von *Enchenopa curvata* Fabr. sogenannte „chromatische Zentren“, nämlich tief färbbare Körnchen, die in der Nähe der Kernmembran liegen und durch achromatische Fäden miteinander verbunden sind. Diese Zentren sind in der diploiden Anzahl vorhanden, und von ihnen aus beginnt in der Prophase die Bildung der Chromosome, ähnlich wie bei den Orthopteren. Die achromatische Verbindung der Chromosome bleibt auch bis in die Mitose hinein bestehen, wo sie ebenso deutlich ist wie bei *Anasa* und anderen Wanzen.

Die Zahl der spermiogonialen Chromosome ist bei den Aphididen nur gering, am kleinsten ist sie bei der Coccidenart *Icerya purchasi* Mask., wo sie 4 beträgt (Pierantoni 1912, 1914, Hughes-Schrader 1925). Sie steigt aber auch bei den Cicadariae nicht über 30. In der Regel ist sie ungerade und läßt auf das Vorhandensein eines unpaaren Heterochromosoms schließen. Das Heterochromosom zeigt auch in den Spermiogonienmitosen keine morphologischen Besonderheiten, nur bei der Membracide *Thelia bimaculata* Fabr. ist das unpaare Chromosom gleichzeitig das einzige große Element und fällt daher als Monosom auf, während es in den Oogonien doppelt vorhanden ist (Kornhauser 1914, 1919). Unter den Autosomen läßt sich bei allen Zikaden und bei einzelnen Blattlausarten (s. Stevens 1906) ein besonders großes Paar, das Makrochromosomenpaar, unterscheiden (Boring 1907), Kornhauser 1914, Shaffer 1920). Bei den Cercopiden und bei *Cicada septemdecim* L. folgen ihm in der Größe noch zwei weitere Paare unmittelbar, während die übrigen Autosome kleiner und voneinander kaum unterschieden sind. Die Mitosen der Oogonien besitzen dieselben Makrochromosomenpaare.

2. Die Spermiocyten.

A. Cicadariae. Die frühen Ruhekerne der Spermiocyten besitzen ein typisches, aber sehr feines Netzwerk, in dem bei der Membra-

cide *Enchenopa binotata* Say. zwei, bei *E. curvata* Fabr. ein einzelner Chromatinnucleolus vorhanden sind (Fig. 125). Bei diesen beiden Formen sammelt sich das Chromatin hernach längs bestimmter Fäden des Netzwerks, während andere frei bleiben, und es entstehen dadurch die Leptotänfäden, deren Zahl wohl ziemlich sicher als die diploide angesehen werden kann (Fig. 125 d, e).

Im Gegensatz zu diesen Angaben Kornhausers stehen die vor ihm gemachten Befunde von Boring (1907), nach welchen sich sehr bald nach der letzten Spermi-

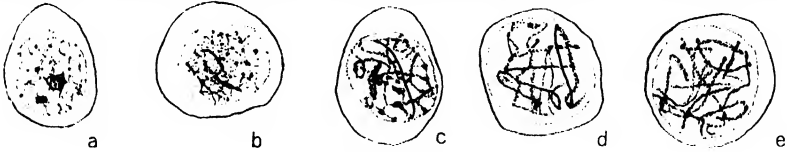


Fig. 125.

Enchenopa binotata Say, Spermiocyten. b—e Entwicklung des Leptotänstadiums; im Ruhekern (a) zwei Chromatinnucleoli. (Nach Kornhauser 1914.)

gonientelophase der Membraciden eine mehr oder weniger dichte Kontraktionsfigur ausbildet. Bei *Ceresa taurina* soll sich das Chromatin dabei zu einer einseitigen flachen Platte ansammeln, aus welcher sich einzelne ebenfalls stark färbare und mehrere schwach färbare Schleifen erheben. Hier haben wir es vermutlich mit einer Art von Schleifenbukett zu tun. Die Chromatinplatte zerfällt später in mehrere Stücke und löst sich in der Prophase auf; in ihr ist das X-Chromosom enthalten. Bei der Cercopide *Clastoptera obtusa* Say entstehen zunächst in den ganz jungen Spermiocyten

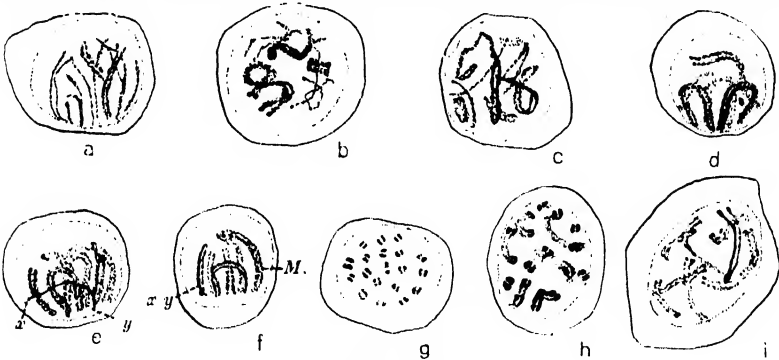


Fig. 126.

Enchenopa binotata Say, Spermiocyten. a—c Konjugation der Chromosome; d—f Bukettstadium in Seitenansicht; g—h in Polansicht; i Pachytänstadium. (Nach Kornhauser 1914.)

einzelne ziemlich kompakte Chromatinkörper, die vielleicht den „massiven Körpern“ von *Oncopeltus fasciatus* Dallas ähnlich sind, wie sie Wilson (1912) beschrieben hat (vgl. S. 917); aus ihnen entsteht ein „kompaktes Spirem“ und danach eine dichte Kontraktionsfigur, neben welcher aber das X-Chromosom als besonderer Chromatinnucleolus erkannt werden kann. Auch bei *Aphrophora quadrangularis* und bei der Fulgoride *Poeciloptera septentrionalis* fand Boring solche synaptischen Knäuelfiguren, aus welchen sich dann bei einigen der genannten Arten ein feines Spirem mit zusammenhängendem Faden entwickelt, und erst dieses zerfällt in die einzelnen Chromosomenfäden. Es läßt sich nach den verhältnismäßig kurzen Angaben und recht kleinen Abbildungen von Boring nicht entscheiden, wie ihre Befunde sich zu den von Kornhauser beschriebenen verhalten, oder ob sie vielleicht durch eine weniger vollkommene Technik vorgetäuscht worden sind.

Im Leptotänstadium verbinden sich bei den von Kornhauser untersuchten Arten je zwei Chromatinfäden unter paralleler Annähe-

rung nach und nach Seite an Seite, wobei auch die für Längskonjugation so charakteristischen Y-Figuren auftreten (Fig. 126 a, b). Die zygotänen Fäden biegen sich dann zu hufeisenförmigen Schleifen um und bilden ein typisches, wenn auch loses „Bukett“ (Fig. 126 a—f). Eine synaptische Kontraktion des Schleifenbuketts fehlt bei *Enchenopa* vollständig. Aber die nunmehr in der haploiden Zahl vorhandenen Zygotänfäden verkürzen und verdicken sich und gehen in das Pachytänstadium über. Eine einzelne größere Schleife dürfte das Makrochromosompaar darstellen (Fig. 126 d—f). Ganz ähnliche Verhältnisse beschreibt auch Shaffer (1920) für die Spermiocyten der Siebzehnjährigen Zikade, so daß vielleicht diese Verhältnisse für die Cicadariae

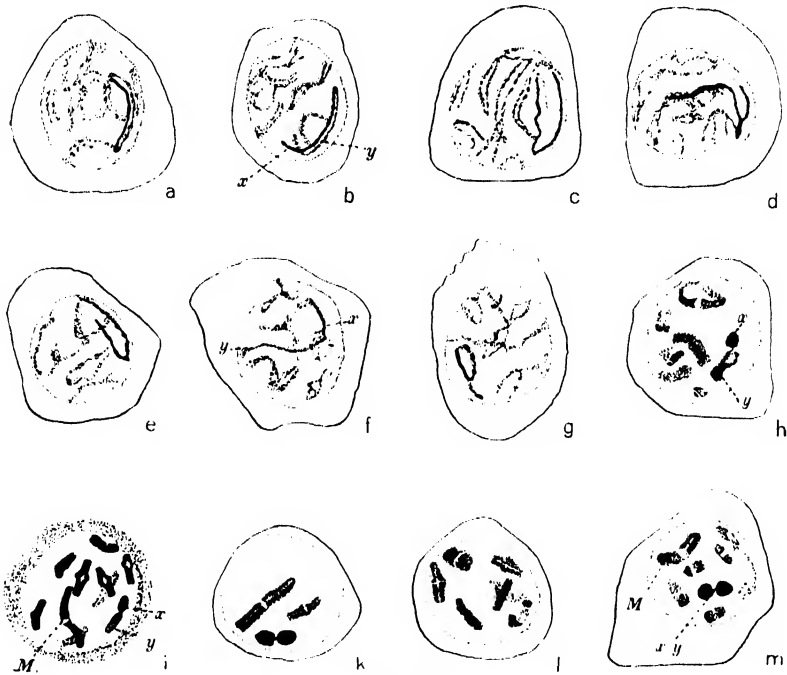


Fig. 127.

Enchenopa binotata Say. Spermiocyten. a—c Diplotän; d—g Strepsitän und Chromatinauflockerung; h—m Prophasen der I. Reifungsteilung; x, y die Heterochromosome; M das Makrochromosom. (Nach Kornhauser 1914.)

typisch sein dürften. Auch die von Boring bei *Ceresa*-Arten beschriebene Chromatinplatte mit ihren Schleifen stellt vermutlich eine Form des Buketts dar. — Als Beweis für die parallele Konjugation der leptotänen Fäden führen sowohl Kornhauser wie Shaffer die Tatsache an, daß die konjugierten Fäden zunächst nicht in bezug auf die Lage und Größe der beiderseitigen Chromiolen übereinstimmen, erst nach der Auflösung des Bukettstadiums liegen sich in den pachytän verkürzten, aber dann wieder verlängerten Fäden gleichgroße Körnchen gegenüber. Auf das Pachytänstadium folgt dann das Strepsitänstadium, in welchem die lose umeinander gewickelten Fäden auch schon den sekundären Spalt erkennen lassen. In diesem Zustand sind die Fäden dünn und schwächer färbbar, bei *Enchenopa curvata* Fabr. wird ihre Substanz sogar so unbestimmt färbbar, daß sie nicht mehr indi-

viduell verfolgt werden können, ähnlich wie in der diffusen Phase in den Spermiocyten vieler Wanzen (Fig. 127 g). Die längskonjugierten Fäden unterliegen dann einer teilweisen oder völligen „Exkonjugation“. Sie bleiben nur an dem einen Ende miteinander verbunden und liefern in der Diakinese unter fortschreitender Verkürzung und Verdickung vorübergehende U- oder V-Formen, die sich schließlich zu kurzarmigen Kreuztetraden und endlich zu hantelförmigen Chromosomen kontrahieren.

Das Makrochromosom von *Enchenopa* bildet zunächst einen Ring, der sich in eine Kreuzform oder Stabform umwandelt. Bei der Fulgoride *Amphiscepa bivittata* und bei *Cicada septemdecim* L. bleibt das Makrochromosom ringförmig, indem seine beiden Dyaden kurze, gebogene Stäbchen werden, die ihre Hohlseiten einander zukehren und sich an den Enden berühren.

Das Heterochromosom der Zikaden ist während der Wachstumsperiode dauernd zu einem kugel-, linsen- oder wurmförmigen Körper kondensiert (Boring 1907).

Genauere Angaben macht nur Kornhauser (1914) für die schon mehrfach erwähnten Membracidenarten *Enchenopa curvata* Fabr. und *E. binotata* Say. Dabei ist an seinen Mitteilungen besonders überraschend, daß diese beiden naheverwandten Arten ganz verschiedene Heterochromosomentypen besitzen. *Enchenopa curvata* Fabr. hat ein Monosom vom Heuschreckentypus, wie alle sonstigen bisher untersuchten Homopteren. *Enchenopa binotata* Say dagegen hat ein Heterochromosomenpaar, dessen Partner gleichgroß sind, wie bei *Oncopeltus fasciatus* Dallas (vgl. Wilson 1912). Jedoch teilen sich die beiden Partner, abweichend von den paarigen Idiochromosomen der Wanzen, erst in der zweiten Reifungsteilung, während sie in der ersten sich ungeteilt nur voneinander trennen und jedes in die eine der beiden Tochterplatten eingeht.

Während der praeleptotänen Phase ist das Monosom von *Enchenopa curvata* Fabr. schon als Chromatinnucleolus sichtbar. Während des Leptotänstadiums liegt es im Bukettstadium in der Nähe des Schleifenpoles, mit dem es durch einen keulenförmigen Fortsatz verbunden ist. Auch bei *Cicada septemdecim* L. liegt während des Bukettstadiums ein kugelförmiger Chromatinnucleolus in der Nähe des Bukettpoles. Bei *Enchenopa curvata* Fabr. befindet sich aber an dem Bukettpol noch eine mit dem Monosom zusammenhängende chromatinähnliche Masse (Kornhauser erörtert nicht, ob diese aus Basi- oder Oxychromatin besteht), die unregelmäßig gelappt ist und später beim Beginn des Strepsitänstadiums in mehrere Teile zerfällt. Diese Teile bleiben mit dem Heterochromosom öfters durch Lininfäden verbunden. Vor der Tetradenbildung verschwinden sie, indem sie sich verkleinern und schwächer färben. Kornhauser neigt zu der Ansicht, daß es sich hier um ein in Rückbildung begriffenes zweites Heterochromosom (Y-Chromosom?) handelt. Das bleibende Heterochromosom erfährt in dem Strepsitänstadium eine Streckung, verkürzt sich aber wieder und erscheint während der Tetradenbildung der Autosome gespalten und frühzeitig verdichtet. — Bei *Enchenopa binotata* Say sind im praeleptotänen Ruhekerne zwei Chromatinnucleoli vorhanden (Fig. 125 a). Beim Beginn des Leptotänstadiums sind sie verschwunden. Doch unter den Leptotänfäden fällt ein stärker verdichteter Faden auf, der mit einem etwas lockerer gebauten, aber auch stärker gefärbten Faden endweise ver-

bunden ist (Fig. 126 e). Dieser ungleich gebaute Doppelfaden nimmt zuerst nicht an der Bukettbildung teil, später heftet er sich mit seinen beiden freien Enden an dem Bukettpol fest, indem sich seine beiden Hälften parallel und eng aneinanderlegen (Fig. 126 f). Dieses merklich dunkler gefärbte Paar bleibt auch im Strepsitänstadium auffallend und verdichtet sich etwas früher als die Autosome (Fig. 127). Seine parallele Aneinanderlagerung löst sich in der Diakinese, so daß es endlich eine Dyade liefert, die aus zwei endweise verbundenen Hälften besteht. Die dichtere und glattere wird als X-Chromosom bezeichnet, während die andere Hälfte etwas lockerer, körniger und rauher ist und als Y-Chromosom bezeichnet wird (Fig. 127 h).

B. Aphididae. Bei den Blattläusen verläuft die Entwicklung der Spermiocyten anscheinend in etwas abgekürzter Form. In dem

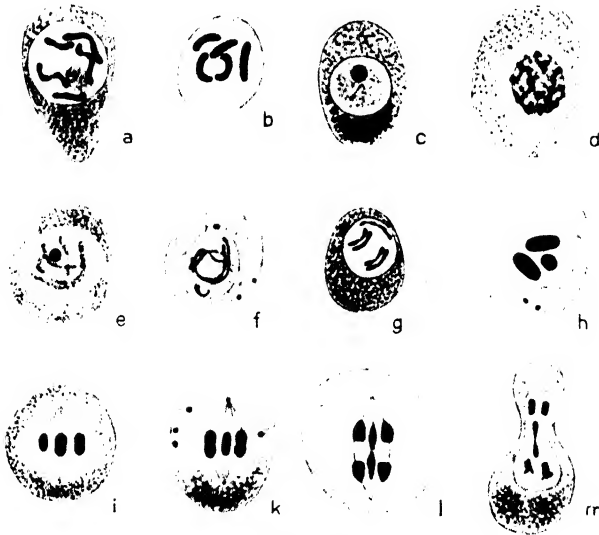


Fig. 128.

Aphis saliceti Kalt. a—b Spermiogonien vor und während der Mitose; c—g Spermiocyten bis zur Prophase; h Polansicht; i Seitenansicht der Metaphase der I. Reifungsteilung; k früheste, l mittlere, m späte Anaphase der I. Reifungsteilung. (Nach v. Baehr 1909.)

Ruhekernstadium ist in verschiedenen Fällen, z. B. bei *Aphis saliceti* Kalt., der Chromatinucleolus des X-Chromosoms vorhanden. Die leptotänen Fäden liegen ungeordnet im Kern zerstreut, das Bukettstadium wird nicht ausgebildet (Stevens 1905, 1906, von Baehr 1909, 1912). Eine synaptische Kontraktionsfigur scheint hier und da aufzutreten, ist wohl aber nicht mit Sicherheit festgestellt. Auch Morgan (1915) will die von ihm bei *Phyllaphis coveni* Cock. abgebildete, einseitige Kontraktion des Chromatins nicht bestimmt als „Synizesis“ definieren (Fig. 132, 1, 2). Jedenfalls kommt hier die Konjugation ohne besondere Erscheinungen zustande und zwar als Parallelkonjugation (von Baehr 1909, 1912), indem sich die Fäden zuzweit parallel nebeneinander legen und vom Pachytänstadium als doppelt erscheinen. Im Strepsitänstadium tritt eine erhebliche Auflockerung der Chromosomfäden ein, doch bleibt die Chromosomengrenze zwischen den konjugierten Partnern sichtbar. Das Monosom ist dauernd verdichtet und

kugelförmig oder etwas gestreckt. Beim Eintritt in die Spindel verkürzen sich die Chromosome bei vielen Arten zu kurzen, hantelförmigen Gebilden (Fig. 128).

3. Die erste Reifungsteilung.

A. Cicadariae. Die Spermiocyteilung der Zikaden folgt im ganzen der Norm, während diejenige der Aphididae so auffallende Erscheinungen zeigt, daß wir sie weiter unten gesondert darstellen müssen.

Schon Stevens (1906) definierte die erste Reifungsteilung von *Aphrophora quadrangularis* als Reduktionsteilung. Dieselbe Feststellung machten dann Boring, Kornhauser und Shaffer für eine größere Zahl von anderen hierher gehörenden Spezies. Die Chromosome richten sich mit ihrer Längsachse parallel zur Spindelachse, nur die beiden größten Chromosome von *Cicada septemdecim* L. (Fig. 129 d) und die Makrochromosomtetrade von *Amphiscepa bivittata* (Kornhauser) liegen quer. Entsprechend ist die Faseranheftung bei der erstgenann-

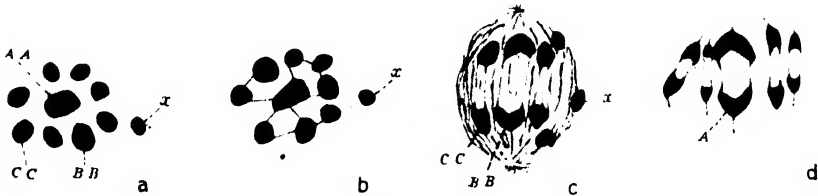


Fig. 129.

Cicada septemdecim L. Erste Reifungsteilung. a—b Äquatorialplatte in Polansicht; c—d desgl. in Seitenansicht nach zwei aufeinander folgenden Schnitten; A, B, C die drei großen Tetraden; x das Monosom. (Nach Shaffer 1920.)

ten Art median. In jedem Falle liegt der als Chromosomengrenze anzusehende Spalt senkrecht zur Spindelachse gerichtet, und es werden daher die ganzen Chromosome voneinander getrennt. In der Äquatorialplatte sind die einzelnen Elemente oft durch dünne Fäden miteinander verbunden. Die Makrochromosomtetrade liegt bei *Cicada septemdecim* L. in der Mitte des von den übrigen Elementen gebildeten Kreises (Fig. 129). Das Heterochromosom dieser Zikade und der von Boring untersuchten Membraciden, Jassiden, Cercopiden und Fulgoriden liegt stets außerhalb des Kreises, nahe an der Außenseite der Spindel. Es ist, im Gegensatz zu den hantelförmigen Autosomtetraden, oft kugelförmig und oft stärker gefärbt. In einzelnen Fällen gelangt es schon vor den Autosomen zu dem einen Zellpol, in der Regel aber schleppt es nach, indem es ungeteilt der einen Tochterplatte folgt. Dies Nachschleppen scheint bei *Enchenopa curvata* Fabr. eine eigenartige Erklärung zu finden. Denn hier ist das Monosom nach Kornhauser mit den benachbarten Autosomen durch stark färbbare Fäden verbunden (Fig. 130), vermutlich sind dies die Überreste der Lininfäden, die in der späteren Wachstumsperiode von dem zerfallenden chromatischen Nucleolus nach dem Monosom verlaufen. Nun gehen aber auch die Spindelfasern von dem Monosom nach jedem der beiden Pole, so daß der wirksame „Zug“, als dessen Versinnbildlichung die Fasern wohl gelten dürfen, von beiden Seiten gleichstark zu wirken scheint. Schließlich erlangt aber die eine Seite das Übergewicht und das Monosom wird ungeteilt zu dem einen Pol

geführt. In selteneren Fällen aber wird es doch geteilt (Fig. 131). — Wir geben diese Auffassung mit allem Vorbehalt wieder, da man bis jetzt noch nichts Endgültiges über die Mechanik der Teilungsspindel sagen kann. Das von Kornhauser bei *Enchenopa binotata* Say aufgefundene XY-Paar zeichnet sich ebenfalls durch stärkere Färbbarkeit aus. Die beiden Partner sind durch einen dicken Verbindungsstrang miteinander verbunden, jeder ist in sich ungespalten. Ohne bei der Anaphase nachzuschleppen oder voranzueilen, trennen sich X und Y voneinander und wandern ungeteilt, jedes mit der zugehörigen Tochterplatte, zu dem entsprechenden Zellpol.

Bei *Aphrophora quadrangularis* hat Stevens (1906) und bei den Fulgoriden *Poeciloptera septentrionalis*, *Poeciloptera pruinosa* und der Membracide *Campylenchia* (= *Enchenopa*) *binotata* Say hat Boring (1907) das Auftreten von Mikrochromosomen festgestellt, die sich in der Wachstumsperiode frühzeitig verdichten und, wenigstens bei *Aphrophora*, eine verfrühte Tetradenbildung zeigen. Dagegen konnte Korn-

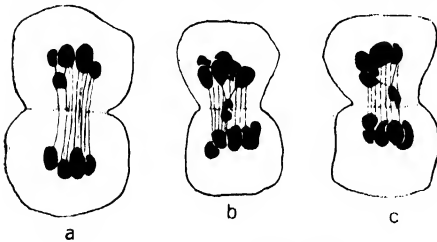


Fig. 130.

Enchenopa curvata Fabr. Erste Reifungsteilung, Seitenansicht. Nachschleppendes X-Chromosom. (Nach Kornhauser 1914.)

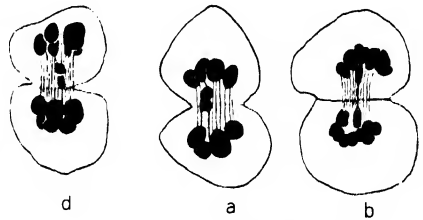


Fig. 131.

Fig. 130.

Fig. 131.

Enchenopa curvata Fabr. Erste Reifungsteilung. Das Monosom wird (in *b*) ausnahmsweise geteilt. (Nach Kornhauser 1914.)

hauser bei *Enchenopa* (= *Campylenchia*) *curvata* Fabr. die Mikrochromosome nicht finden.

B. Aphididae. Die Besonderheit der Spermiocyteilung bei den Blattläusen besteht in dem eigentümlichen Verhalten des Heterochromosoms und in dem Auftreten einer sehr auffallend ungleichen Verteilung des Cytoplasmas in der Anaphase, so daß zwei an Größe sehr verschiedene Praespermiden entstehen, von denen die kleinere nach den übereinstimmenden Berichten der Autoren degeneriert (von Baehr 1908, 1909, 1912, Morgan 1908, 1909, 1912, 1915, Stevens 1909 und Frolowa 1924).

Das Verhalten der Autosome ist bei den Aphiden im ganzen dasselbe wie bei den Zikaden. Bei manchen Arten liegen die Chromosome in der Äquatorialplatte auch hier zu einem Ring angeordnet, und es sind ebenfalls ein oder zwei Makrochromosome festgestellt worden, so von Stevens (1906b) bei mehreren Blattlausarten und von Frolowa (1924) bei *Chermes*. Die Autosome stellen sich in der Spindel derartig ein, daß ihre Trennungsebene senkrecht zur Spindelachse liegt, sei es, daß sie, wie bei *Aphis saliceti* Kalt., stäbchenförmig bleiben, oder sei es, daß sie eine mehr hantelförmige Gestalt annehmen. Die erste Reifungs-

teilung ist demnach eine Reduktionsteilung (Stevens 1905 a, 1906 a, Morgan 1909, von Baehr 1909, 1912).

Das Heterochromosom der Aphiden liegt häufig in der Mitte des von den Autosomen gebildeten Ringes. Beim Beginn der Anaphase entwickelt sich an ihm eine wohl einzig dastehende, sehr merkwürdige Erscheinung. Während die Autosome in normaler Weise auseinander-rücken, dehnt sich das Heterochromosom lang aus, so daß es von der einen Tochterplatte bis in die andere reicht. Dabei ist es entweder hantelförmig eingeschnürt oder nach der kleineren Tochterzelle zu spitz ausgezogen (vgl. Fig. 132). Es hat also den Anschein, als wenn das Heterochromosom einer stark verzögerten Teilung unterworfen wäre, die Stevens

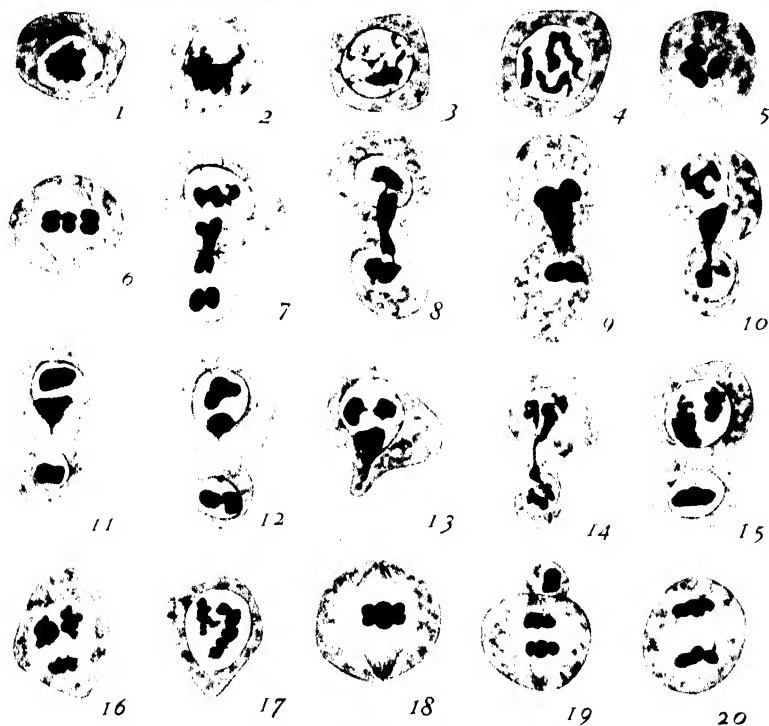


Fig. 132.

Phyllaphis coveni Cock. 1—4 Spermatocyten bis zur Prophase; 5—6 Metaphase; 7—9 Anaphasen; 10—15 Telophasen der I. Reifungsteilung; 16—17 Interkinese; 18—20 II. Reifungsteilung. (Nach Morgan 1915.)

auch anfänglich annahm. Die Verzögerung ist so stark, daß es sich während der Neubildung der Kernbläschen um die Tochterkerne noch von der Grenze des einen Kernes bis zu der des anderen erstreckt. Dabei ist es in vielen Fällen längsgespalten; vermutlich stellt der Spalt die verfrühte Teilung dar. Morgan (1915) beschreibt das eigentümliche Verhalten des Heterochromosoms bei der Bärentraubenblattlaus *Phyllaphis coveni* Cock. als besonders typisch. „Erst in den letzten Stadien der Teilung wird es klar, daß das ganze X-Chromosom in die größere der beiden Zellen gelangt. Wie bei anderen Aphiden ist das X-Chromosom während dieser Teilung in der Mitte oft eingeschnürt, und zwar bei manchen Spezies so stark, daß seine verbreiterten Enden nur durch einen Faden verbunden sind (Fig. 132, 7—10, 14). Durch diese Erscheinung wurde

Miß Stevens in ihrer ersten Arbeit (1906) zu der Annahme veranlaßt, daß das X-Chromosom sich hier wirklich teile. Bei der Bärentraubenblattlaus erscheint die Einschnürung zuerst in der Mitte des Chromosoms. Später gleitet sie mehr und mehr an das eine Ende (Fig. 132 11 u. 13), bis endlich nur ein kleines Stück übrig bleibt, das in den meisten Fällen in den Faden mit einbezogen wird. Doch ein- oder zweimal habe ich Fälle gefunden (Fig. 132, 12), in denen dieses Endstück sich von dem Faden losgelöst hat, der es mit dem Rest verbindet.“ Bei einer Nachuntersuchung an ihrem alten Material hatte auch Stevens (1909) die gleichen Verhältnisse gefunden. Von Baehr (1909, 1912) beschreibt das auffallende Zurückbleiben des Heterochromosoms bei *Aphis saliceti* Kalt. ganz in derselben Weise und braucht dabei den Ausdruck: „das Heterochromosom täuscht den Eindruck einer Teilung vor“. Wie die Abbildung (Fig. 132, 10) zeigt, kann die Einbeziehung des Heterochromosoms in den größeren Kern sich so lange verzögern, daß die Autosome sich unterdessen auflockern und die Abschnürung der beiden Tochterzellen voneinander völlig durchgeführt wird.

Das Heterochromosom kann auch verdoppelt sein, d. h. aus zwei getrennten Körpern bestehen, die sich in der Spermiocyte zusammenlegen und dann wie ein einfaches Chromosom, aber oft deutlich voneinander durch einen Spalt getrennt, in der für das unpaare Heterochromosom beschriebenen Art verhalten. Diesen Fall fand Morgan (1909, 1915) bei *Phylloxera fallax* und Frolowa (1924) bei den Fichtengalläusen *Chermes pectinatae* Chldk. und *Chermes strobilobius* Kalt. Bei *Phylloxera caryaecaulis* findet sich aber außer einem einfachen großen Heterochromosom noch ein zweites sehr kleines, das mit dem großen in einer Reihe von Individuen verschmolzen, in einer anderen Reihe aber neben ihm selbständig auftreten kann. Das kleine Heterochromosom gelangt in beiden Fällen bei der ersten Reifungsteilung in dieselbe Tochterzelle wie das große.

Die erste Reifungsteilung bei den Aphididae, das heißt bei den Chermesinae, Phylloxerinae und Aphidinae, erzeugt aber nicht nur zwei Praespermidenarten von verschiedener Chromosomenzahl, indem nur die Hälfte der Praespermiden das Heterochromosom (bzw. die beiden Heterochromosome) erhält, sondern aus jeder Spermiocyte gehen in der Teilung zwei Praespermiden von sehr verschiedener Größe hervor. Denn wie die Abbildungen Fig. 132 und 133 zeigen, ist die Tochterzelle, welche das Heterochromosom erhält, bedeutend größer als die andere, die häufig kaum halb so groß wird. Vor allen Dingen aber ist die Entwicklung der kleinen Praespermide mit der Telophase der 1. Reifungsteilung beendet. Hier und da dürften sie noch in die zweite Reifungsteilung eintreten (Stevens), aber nach den Berichten der meisten Autoren degenerieren sie schon vorher, ehe die zweite Teilung beginnt, indem ihr Chromatin sich zu stark färbbaren Klumpen zusammenballt und sich ebenso wie das Cytoplasma sehr bald auflöst (Fig. 132, 19, 133 e). In keinem Falle entwickeln sich also die kleinen Praespermiden zu Spermatozoen.

Diese Tatsache ist von größter theoretischer Bedeutung. Denn sie ist die beste Bestätigung für die Theorie der Geschlechtsbestimmung durch das Heterochromosom. Nach der von Wilson begründeten Hypothese entwickeln sich Eier, wenn sie mit einem das X-Chromosom enthaltenden Samenfaden befruchtet werden, zu Weibchen. Wilson schloß dies aus dem Vorhandensein von zwei

X-Chromosomen in den weiblichen diploiden Chromosomensätzen, während die männlichen Chromosomensätze nur ein X-Chromosom enthalten. Bei den Aphididae entwickeln sich nun nur diejenigen Praespermiden, die das X-Chromosom enthalten, zu befruchtungsfähigen Spermatozoen, die andern gehen zugrunde. Die Eier der geschlechtlichen Blattlausgeneration werden also, wenn die Wilsonsche Theorie richtig begründet ist, sich nur zu Weibchen entwickeln dürfen. Und in der Tat, aus diesen Eiern, den Wintereiern, schlüpfen hernach ausschließlich Weibchen, nämlich die sogenannten „Stammütter“ der im folgenden Sommer auftretenden Generationen. — Hierdurch ist die cytologische Basis für den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung gesichert und die vor der Erforschung des Chromosomenzyklus der Aphididae entwickelte Hypothese über die geschlechtsbestimmende Natur des X-Chromosoms hat, wie Goldschmidt (1920) sagt, ihre „Feuer-

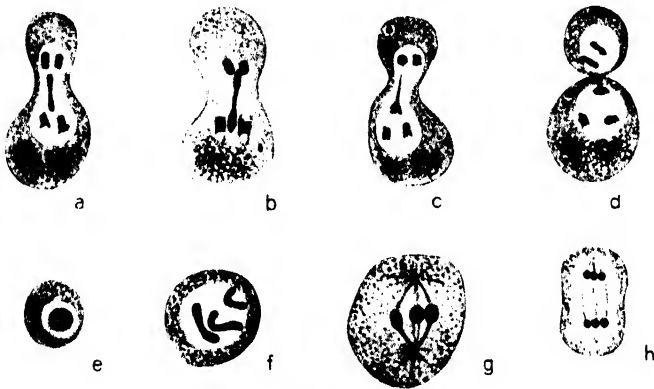


Fig. 133.

Aphis saliceti Kalt. a—c Anaphasen; d Telophase der ersten Reifungsteilung; e kleine Praespermid in Degeneration; f—h zweite Reifungsteilung. (Nach v. Baehr 1909.)

probe in glänzendster Weise bestanden“. — Bei der Darstellung der Eireifung wird auf das Heterochromosom der Blattläuse noch einmal einzugehen sein.

Eine cytologische Frage bleibt allerdings ungelöst, denn es ist nicht einzusehen, warum das Heterochromosom sich stets nur in die größere der beiden Tochterzellen begibt und warum die kleinere hernach degeneriert. Man könnte annehmen, daß die größere Zelle schon vor der Teilung für den Empfang des Heterochromosoms determiniert ist, und für diese Ansicht kann eine Beobachtung von von Baehr (1909, 1912) als Stütze benutzt werden, daß sich nämlich die Mitochondrien schon vor der Metaphase, nach einer seiner Abbildungen sogar schon in der Prophase, auf der einen Seite der Zelle ansammeln. Diese Seite ergibt dann die größere der beiden Tochterzellen und erhält infolgedessen das Heterochromosom (Fig. 133). Aber damit ist das Problem nur verschoben. Denn auch für die einseitige Anhäufung der Mitochondrien ist eine Ursache nicht aufzufinden. Dazu kommt, daß das Heterochromosom bei *Aphis saliceti* Kalt. nach von Baehr mit jedem der Spindelpole durch eine Faser verbunden ist, also beim Beginn der Anaphase von beiden Polen gleichstark „angezogen“ wird. Diese Ungewißheit ist um so mehr zu bedauern, als wir es hier bei der Entstehung der

weibchenbestimmenden Spermatozoen mit einer augenscheinlich recht „zweckmäßigen“ Erscheinung zu tun haben. Ebenso unerklärt ist dann ferner die Degeneration der kleinen Praespermiden, für welche man sowohl die Störung der Kernplasmarelation wie auch den Mangel an Mitochondrien verantwortlich machen könnte. Das Fehlen des Heterochromosoms führt bei den anderen Insekten, deren Samenzellen den Heuschrecken- oder den Protenortyp vertreten, nirgends zur Degeneration der betreffenden Zellen. Bei dem Fadenwurm *Angiostoma nigrovenosum* sind die von der hermaphroditischen Generation erzeugten Spermien ohne X-Chromosom befruchtungsfähig, denn sie erzeugen die Männchen der zweigeschlechtlichen Generation.

3. Die Praespermiden und die zweite Reifungsteilung.

Nach der Telophase der ersten Reifungsteilung tritt bei den Aphididae eine erhebliche Auflockerung der Chromosome ein (Fig. 132, 15—17), die bei *Aphis saliceti* Kalt. schon am Ende der Anaphase durch Vakuolenbildung an den Autosomen vorbereitet wird. Bei dieser Blattlaus tritt auch in der Interkinese eine Art von Kontraktionsfigur auf, wie aus den Abbildungen von Bachrs (1912) zu schließen ist. Das X-Chromosom macht aber nur eine kurze und geringe Auflockerung durch und kondensiert sich bald wieder. Bei den Cicadariae dagegen fehlt die Andeutung eines Ruhekernes in der Interkinese vollständig.

Die zweite Reifungsteilung zeigt keine Besonderheiten. Sowohl die Autosome wie auch das Heterochromosom (bzw. die beiden Heterochromosome von *Enchenopa binotata* Say) teilen sich äquial, wie alle Autoren einhellig berichten (s. Fig. 132, 18, 19, 133 f—h).

c) Die Histogenese.

Soweit die Mitteilungen der Autoren reichen, dürfte die Umbildung der Spermiden zu Spermien sowohl bei den Zikaden wie bei den Blattläusen und Galläusen in den wesentlichsten Punkten mit den gleichen Vorgängen bei den Heteropteren übereinstimmen. Das Heterochromosom bleibt lange Zeit in dem Spermidenkern sichtbar und der Achsenfaden wird von einer aus dem Mitochondrienkörper hervorgehenden Scheide umhüllt.

Anhang:

Die Spermiogenese der *Coccidae*.

Nach den Mitteilungen von F. Schrader (1921, 1923) verlaufen die Cyto-genese und die Histogenese der Samenzellen in der Gattung *Pseudococcus* in ganz eigenartiger Weise. Die diploide Chromosomenzahl beläuft sich in allen drei untersuchten Arten: *Pseudococcus citri* Fern., *Pseudococcus maritimus* Ehrh. und *Pseudococcus nipae* Mask. auf 10 und zwar sowohl in den Äquatorialplatten der Spermiogonien wie der Oogonien und auch der somatischen Zellen beider Geschlechter. In den Spermiogonienmitosen liegen die Chromosome deutlich getrennt nebeneinander, bei *Pseudococcus nipae* zeigt aber das Chromatin die Neigung, zum Teil zu verklumpen. In den Spermio-cyten sondert sich das Chromatin noch während des Ruhe-kernstadiums in eine ganz hell färbbare, lockere und in eine dichtere, stärker färbbare Masse. Außerdem ist auch ein Nucleolus vorhanden, der sich aber allmählich verkleinert, bis er vor der Mitose verschwindet. Das hellere Chromatin vereinigt sich zuerst zu schwach gefärbten Fäden, während das dunkler gefärbte sich in unregelmäßigen Massen ansammelt, die sich an der einen Kernseite in der Nähe der Kernmembran anhäufen. Vorübergehend scheinen die helleren Fäden nach dem vom dunkleren Chromatin eingenommenen Kernpole hin polarisiert zu sein. Nachher sind sie aber ohne Ordnung über den Kern zerstreut. Das dichtere Chromatin sondert

sich schließlich in fünf rauhe, dicke Fäden, die einen Längsspalt zeigen. Dieser Spalt bleibt bis zur ersten Reifungsteilung sichtbar. Es handelt sich nach Schrader zweifellos um Chromosome, die endlich als kurze Stäbchen in die Spindel eintreten. Auch das hellere Chromatin entwickelt sich zu fünf gespaltenen Fäden, die sich in ähnlicher Weise verkürzen und verdicken, aber ihre Umbildung später vollenden. Nirgends ist ein Zeichen von Konjugation oder einer Verschmelzung der beiderseitigen Chromosome angedeutet. Der Längsspalt ist nicht durch die Trennung von leptotänen Fäden entstanden.

In der Spindel der ersten Reifungsteilung sind die Dichtigkeitsunterschiede der Chromosome verschwunden. Alle Elemente sind gleich groß, gleich gestaltet und gleich stark färbbar. Jedoch zeigen die zuerst gebildeten Chromosome die Neigung zu verklumpen oder wenigstens durch Berührung ihrer Enden eine Kette zu bilden. Sie liegen im Innern der Äquatorialplatte und sind von den später verdichteten Chromosomen umgeben. Der Chromosomenspalt liegt quer zur Spindelachse, die Teilung aller zehn Chromosome erfolgt längs der Spalte, ist also äqual.

Ein Ruhestadium fehlt in der Interkinese. In der Äquatorialplatte der zweiten Reifungsteilung tritt dieselbe Anordnung auf wie in der ersten Teilung; auch hier liegen die zusammengedrängten, also vermutlich von dem frühzeitig verdichteten Chromatin gebildeten Chromosome in der Mitte. Die Spindelfasern gehen zunächst nur von dem einen Pol aus, sind nur an den zusammengedrängten Chromosomen befestigt und „ziehen“ diese zuerst nach dem einen Pol. Die loser angeordneten Chromosome werden dann auch von Fasern erfaßt, aber diese nach dem anderen Pol gerichteten Fasern bilden keine Spindel, die von ihnen berührten Chromosome haben die Neigung, sich zu zerstreuen und in der Anaphase unregelmäßig nachzuschleppen. Auf diese Weise werden die ganzen Chromosome jeder Gruppe gemeinsam nach den entsprechenden Kernpolen befördert. Die zweite Reifungsteilung ist also eine Reduktionsteilung. Aber der eine Tochterkern enthält nur die loser angeordneten, der andere nur die dichter angehäuften Chromosome. Auf diese Teilung der Praespermidenkerne folgt aber nicht die Durchschnürung des Cytoplasmas, sondern es entstehen zweikernige, etwas in die Länge gezogene Spermiden. Auch Pierantoni (1914) fand bei *Icerya purchasi* Mask. (Coccidae), daß das Cytoplasma sich nicht völlig teilt.

In den Spermiden zeigen sich zunächst noch deutliche Unterschiede zwischen den beiden Kernen. Der von den loser angeordneten Chromosomen gelieferte Kern bildet zuerst ein Kernbläschen, in welchem das Chromatin bald diffus wird. Die dichter zusammenhängenden Chromosome werden erst später von Kernvakuole und Kernmembran umgeben. In dem Kern bleiben sie als einzelne, stark färbare Elemente erkennbar und in diesen Zustand kehren die Chromosome des Schwesterkernes auch wieder zurück. Schließlich aber verwandelt sich das ganze Chromatin in beiden Kernen in eine gleichmäßig diffuse, stärker färbare Masse, und in diesem Zustande verlängern sich die Spermidenkerne zu spindelartigen Spermienköpfen. Jede Spermiide liefert zwei Spermien, die noch durch das Cytoplasma vereinigt sind. Während dieser Umformung treten in jeder Doppelspermiide auch zwei Nebenkern auf, die nach Schraders Vermutung die Scheide um den jederseitigen Achsenfaden liefern.

Zur Befruchtung gelangen die Spermien jedenfalls stets einzeln, da nach Schraders (1923) Beobachtung bei *Pseudococcus citri* Fern. eine Polyspermie nur in seltenen Ausnahmefällen eintritt. Es scheint aber, als ob die stärkere Verdichtung und Zusammendrängung der einen Chromosomengruppe auch wieder in der Äquatorialplatte des ersten Furchungskernes sichtbar wird (a. a. O.). Der männliche Pronucleus bringt jedenfalls fünf Chromosome mit, da die Oocyte selbst nur fünf Chromosome enthält. Es ist bemerkenswert, daß in den Oocyten die beiden Arten von Chromatin nicht unterschieden werden können und daß sich in dem Ei von *Pseudococcus citri* vor der ersten Reifungsteilung fünf normale, offensichtlich durch Konjugation der Chromosome entstandene Tetraden vorfinden (Schrader 1923a, 1923b).

Über die Geschlechtsbestimmung bei *Pseudococcus* ist bisher nichts bekannt; in der von einem befruchteten Weibchen erzeugten Nachkommenschaft sind Männchen und Weibchen in ungefähr gleicher Zahl vorhanden. Es scheint uns deswegen verfrüht, hier in Spekulationen über die Bedeutung der beiden Chromatinarten der Spermioocyten einzutreten. Allerdings wäre es sehr interessant, wenn die eine Art von Chromosomen sich als das isolierte und ausschließlich in die eine Art von Spermatozoen eintretende X-Chromatin betrachten ließe.

An weiteren Untersuchungen über die Spermiogenese der Cocciden liegen nur diejenigen von Pierantoni (1914) und von F. Schrader und Hughes-Schrader (1926) vor. Diese Autoren haben in den Spermioocyten von *Icerya purchasi* Mask. keine Sonderung des Chromatins in zwei verschieden dichte Arten gefunden.

Der Chromosomenbestand der Männchen ist in allen Zellen stets haploid. In der Spermiogenese kommt nur eine einzige Reifungsteilung vor, die eine Äquationsteilung ist. Derselbe Fall liegt bei *Trialeurodes* vor (F. Schrader 1920). — Die jungen Spermiden enthalten je zwei Kerne, so daß sich, wie bei *Pseudococcus*, immer zwei Spermien in einer Zelle entwickeln. Die ausgebildeten Spermatozoen liegen jedoch isoliert voneinander.

IV. Die Spermiogenese der Zweiflügler.

Die Spermiogenese der Dipteren ist erst verhältnismäßig spät in die cytologische Forschung einbezogen worden. Zuerst hat N. M. Stevens (1907, 1908, 1910, 1911) mehrere Untersuchungen über die Chromosome veröffentlicht, die aber noch viele Lücken offen ließen. Erst den Arbeiten von Metz (1914, 1916b, 1922a, 1926b), Metz und Nonidez (1921, 1922, 1923, 1924), Whiting (1917) und Keuneke (1924) verdanken wir einen tieferen Einblick in die Entstehung der männlichen Keimzellen der Zweiflügler. Jedoch sind unsere Kenntnisse auf diesem Gebiet noch weit zurück hinter dem Grade der Vollständigkeit, der bei anderen Insektenordnungen erreicht ist, da das Studium der Spermiogenese der Dipteren durch technische Schwierigkeiten sehr erschwert wird. Besonders ist es zu bedauern, daß die Spermiogenese der als Objekt zahlloser erbkundlicher Untersuchungen so wichtigen Taufliege *Drosophila melanogaster* Mg. bisher noch nicht geklärt werden konnte. Denn während es genetisch möglich ist, eine „Chromosomenkarte“ für *Drosophila* zu entwerfen, d. h. die relative Lage von mehreren hundert Genen in den verschiedenen Chromosomen graphisch darzustellen¹⁾, fehlen bei dieser Fliege bisher eingehende cytologische Befunde. Zwar ist der diploide und haploide Chromosomenbestand von *Drosophila* genau bekannt, aber die Wachstumsperiode sowohl der Spermioeyten wie der Oocyten konnte, wie auch die Arbeit von Metz (1926b) zeigt, nicht aufgeklärt werden. Daher sind wir für die Erklärung des Faktorenaustausches durch die cytologische Annahme der Chiasmotypie (vgl. Seite 874f.) in bezug auf die Taufliege durchaus auf Analogieschlüsse angewiesen.

Die cytoplasmatischen Bildungen und die Histogenese der Dipterspermien sind noch nicht untersucht worden.

In der Cytogenese zeigen sich bei den Zweiflüglern mehrere eigenartige Erscheinungen. Die auffallendste ist die regelmäßige Paarung der homologen Chromosome, die schon Stevens (1907, 1908) feststellte und die nach Metz (1916) für die Prophasen, Metaphasen, Ana- und Telophasen aller Zellen, nicht nur der Keimzellen, charakteristisch ist. Ferner ist eigentümlich das Fehlen der deutlichen Leptotän- und Pachytänstadien, sowie der syndetischen Erscheinungen in der Wachstumsperiode; auch das Bukettstadium scheint — mit Ausnahme einer gewissen „Polarisierung“ der Chromosomenfäden bei *Asilus notatus* Wied. (Metz u. Nonidez 1923) — ganz zu fehlen. Vermutlich hängt dieser Ausfall mit der dauernden paarigen Vereinigung der homologen Chromosome zusammen. Die Heterochromosome sind in der überwiegenden Mehrzahl der untersuchten Arten ein ungleiches Paar, nur bei *Tephritis arnicae* L. (Keuneke 1924),

¹⁾ Vgl. hierzu: Morgan-Nachtsheim (1921) und Morgan-Bridges-Sturtevant (1925), wo die erbkundliche Literatur nachgewiesen ist.

bei *Dasyllis grossa* F. (Metz 1922) und wohl auch bei *Lasiopogon bivittatus* Lw. (Metz u. Nonidez 1924) ist ein unpaares X-Chromosom vorhanden.

a) Der Bau des Hodens.

Die paarigen, bei einigen Formen von einer gemeinschaftlichen Hüllschicht umgebenen Hoden sind längere oder kürzere Röhren, die bei *Culex* farblos, bei vielen Fliegen aber mit verschiedenen Farben: rot, braun, purpurn, gelblich, violett usw. gefärbt sind. Ihre Wandung ist mehrschichtig und ähnelt nach Cholodkovsky (1905) der Wandung des Lepidopterenhodens. Einzelheiten über die Struktur der Wandung sind von Cholodkovsky (1905), Heimann (1913), Kulagin (1907) und Lomen (1914) mitgeteilt worden. Jeder Hoden stellt nur einen einzigen Follikel dar, wodurch sich die Dipteren von den meisten

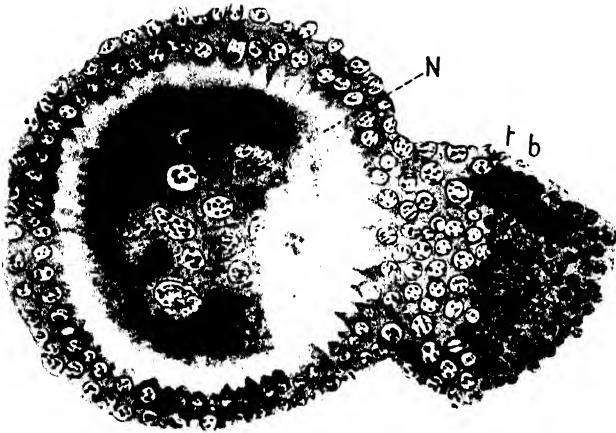


Fig. 134.

Asilus notatus Wied. Apikalzellenkomplex N, tb Zone der Degeneration.
(Nach Metz und Nonidez 1923.)

anderen Insekten unterscheiden. Im Innern ist der Hoden durch vorwiegend quergestellte Scheidewände in Cysten eingeteilt. Bei *Culex pipiens* L. scheinen sich die Cystenwände — wenn die Angaben von Lomen (1914) zutreffen — erst in dem Bereiche der wachsenden Spermiozyten auszubilden; sie entstehen durch Einwachsen des inneren Hodenepithels zwischen die Samenzellen. Dagegen berichtet Keuneke (1924), daß sich, ganz wie bei den Orthopteren, die frühen Spermioyonien von *Tephritis arnicæ* L. zu Rosetten anordnen und daß diese dann von einer gemeinsamen Hülle umgeben werden.

Bei fast allen untersuchten Dipteren findet man noch in dem Hoden der Imagines sämtliche oder annähernd sämtliche Bildungsstadien von den Spermioyonien bis zu den Spermien.

Die Apikalzelle. Es ist auffallend, daß sich die Apikalzelle bei verschiedenen Dipteren noch im Imagostadium in voller Entwicklung vorfindet, während sie bei den Lepidopteren regelmäßig nur im Larvenstadium zu finden ist und bei den übrigen Insekten (vgl. Orthopteren) auch in älteren Larven nur noch geringfügige Größe besitzt. Eine besondere Größe erreicht die Apikalzelle bei den Asiliden *Laphria* und *Asilus* (Cholodkovsky 1905, Metz und Nonidez 1921, 1923); bei den Musciden ist sie in den Imagines nur noch in Spuren zu erkennen.

Sie liegt bei *Asilus* in der Nähe des oralen, blinden Hodenendes und ist von Spermiogonien umringt. Ihre Protoplasamasse ist verhältnismäßig sehr groß und besteht aus einer inneren, dunkler färbbaren und einer äußeren, hellen Zone, von welcher sich stumpfe Fortsätze zwischen die Spermiogonien erstrecken (Fig. 134). Nach der Auffassung von Metz und Nonidez (1921, 1923) handelt es sich wohl nicht um eine einzige Apikalzelle, sondern um einen Komplex von mehreren, riesigen Nährzellen mit deutlichen Zellgrenzen. Genauere Angaben über diesen Nährzellenkomplex fehlen bisher.

b) Die Spermiocyto-genese.

1. Die Spermiogonien und der diploide Chromosomensatz.

In den Ruhekernen der Spermiogonien ist das Chromatin sehr fein verteilt und recht schwach färbbar. In den frühesten Stadien, den „Urspermiogonien“, findet Keuneke (1924) bei *Tephritis arnicæ* L. netzartig verteiltes Chromatin nur an der Kernmembran, während das Innere des Kernes völlig hell bleibt. Zwei oder mehr Nukleolen sind



Fig. 135.

Tephritis arnicæ L. 1–5 Urspermiogonien aus der Puppe; 1–3 Ruhekern; 4–5 Prophasen; 6 Prophase der Spermiogonienteilung aus der Imago. (Nach Keuneke 1924.)

bei verschiedenen Formen erwähnt worden, jedoch ist nirgends klar gestellt, ob diese irgendwie mit den Heterochromosomen etwas zu tun haben (Fig. 135).

Über das Cytoplasma und seine Differenzierungen liegen keinerlei Mitteilungen vor.

In den Prophasen der Spermiogonienmitosen häuft sich das Chromatin zunächst in einzelnen Gruppen an, aus welchen dann, wie Metz und Nonidez (1921) für *Asilus sericeus* Say beschreiben, ebenso viele einzelne Chromosome hervorgehen. Schon in den Prophasen, vor allem aber in den folgenden Zuständen der Kernspindel, liegen die homologen Chromosome paarweise geordnet nebeneinander (vgl. die meisten der folgenden Figuren). Diese Erscheinung wurde schon von Stevens (1907, 1908) erwähnt und ist seitdem durch die Untersuchung von vielen Dipterenarten bestätigt worden. Metz (1916a) hat die paarige Anordnung bei mehr als 80 Arten gefunden und kommt zu dem Ergebnis, daß die Chromosomenpaarung eine wirkliche Vereinigung von homologen Partnern darstellt und nicht etwa durch frühzeitige Längsspaltung der Chromosomenfäden vorgetäuscht wird, wie Lomen (1914) und Taylor (1914) für *Culex* annahmen. Denn die Zahl der Chromosomenpaare ist in den diploiden Zellen dieselbe, wie die Chromosomenzahl in den haploiden Zellen. Ferner liegen in den Metaphasen die beiden Paarlinge nebeneinander und nicht übereinander, wie die Spalthälften eines Einzelchromosoms liegen müßten. Diploide männliche Gruppen, welche ein ungleiches Heterochromosomenpaar besitzen, z. B. *Drosophila melanogaster* Meig. und *Droso-*

phila obscura Fall. (vgl. Fig. 139, S. 966), beweisen durch die morphologischen Differenzen zwischen dem X- und dem Y-Chromosom, daß dieses Paar aus zwei verschiedenen Einzelchromosomen besteht. Keuneke (1924) schließt sich dieser Beweisführung durchaus an und fügt noch hinzu, „daß man oft Äquatorialplatten von Spermatogonien findet, auf welchen einige der homologen Chromosome sowohl gepaart als auch gleichzeitig schon gespalten sind“, z. B. bei *Calliphora* und bei *Sarcophaga* (Fig. 142). Einzelne Verlagerungen der Partner kommen vor, aber auch dann liegen die homologen Chromosome meistens nahe bei einander (Fig. 136). Bei einem tetraploiden Individuum von *Sarcophaga* (Metz, 1922b) und bei einer triploiden Rasse von *Drosophila melanogaster* Mg. (Metz 1925) sind die homologen Chromosome sogar zu Gruppen

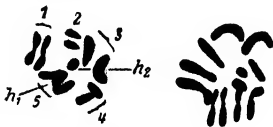


Fig. 136.

Scatophaga stercoraria L., Spermiogonien. Zwei Äquatorialplatten mit sechs Chromosomenpaaren; h_1 und h_2 die Heterochromosome. (Nach Keuneke 1924.)

von vier bzw. drei Partnern vereinigt, woraus auf eine charakteristische Anziehung der aus korrespondierendem Material bestehenden Chromosome zu schließen ist.

In den frühen Spermiogonienteilungen sind die Paare noch deutlich als aus einzelnen Chromosomen zusammengesetzt erkennbar. In den späteren und besonders in den letzten Spermiogonienteilungen wird aber die Aneinanderlagerung vielfach so eng, daß die Chromosomenpaare als einfache Chromosome erscheinen (*Asilus sericeus* Say und *Asilus notatus* Wied. nach Metz und Nonidez 1921, 1923, *Tephritis arnicæ* L. nach Keuneke 1924). Vermutlich sind sowohl Lomen (1914) wie auch Taylor (1914) durch diese Erscheinung irreführt worden, indem sie bei *Culex pipiens* L. die Chromosomenzahl der Spermiogonien gleich der haploiden Zahl, nämlich 3 annahmen, wogegen Metz (1916) und Whiting (1917) mit Bestimmtheit die diploide Zahl 6 in den Spermiogonien und Oogonien feststellen konnten.

Die diploide Normalzahl der Chromosome ist bei den Dipteren nicht groß. Die *Culex*-Arten haben sechs Chromosome, von den etwa 30 untersuchten *Drosophila*-Arten hat die Hälfte acht Chromosome, unter ihnen *Drosophila melanogaster* Mg., die übrigen haben die Normalzahlen 10 und 12. Die letzte Zahl kommt auch den meisten sonstigen Fliegen zu, nur die Bombyliide *Anthrax sinuosus* Wied. hat 18.

Da diese Zahlen überwiegend gerade sind, müssen die etwa vorhandenen Heterochromosome dem XY-Typus angehören. Nur die Fliegen *Dasyllis grossa* F. mit neun Chromosomen (Metz 1922) und *Tephritis arnicæ* L. mit elf Chromosomen (Keuneke 1924) und vermutlich *Lasiopogon bivittatus* Lw. mit elf, gelegentlich aber auch mit zwölf Chromosomen (Metz und Nonidez 1924) haben ein unpaares Chromosom und vertreten den XO-Typus.

Ein besonders interessantes Zahlenvorkommen hat Metz (1926a) in der Gattung *Sciara* beschrieben. In den drei Arten *Sciara similans*, *Sciara pauciseta* Felt und *Sciara prolifica* Felt besitzen die Männchen zehn, die Weibchen aber nur acht Chromosome. Bei *Sciara similans* sind die beiden zusätzlichen Chromosome nicht einander gleich wie die Partner der übrigen vier Paare, sondern das eine ist V-förmig und das andere J-förmig. In den Spermiocyten finden sich sechs Chromosome, woraus hervorgeht, daß nur vier Paare sich syndetisch vereinigen, das zusätzliche Paar jedoch nicht konjugiert. Erst nach weiteren Mitteilungen des Autors kann an eine Diskussion dieser auffallenden Erscheinung herangegangen werden.

Die Chromosome der Dipteren zeigen ebenfalls gewisse charakteristische Unterschiede in der Gestalt und Größe, wobei die beiden Partner

jedes Autosomenpaares praktisch als gleich angesehen werden dürfen. Die Verschiedenheiten der Paare drücken sich aus in der Form und in der Größe. Sehr häufig sind die V-förmigen Chromosome mit weit auseinander gespreizten Schenkeln (Fig. 137), einer merklichen Einschnürung in der Mitte und mäßig verdickten Enden. Sie haben in der Mitose mediane Faseranheftung. Ebenso häufig treten stabförmige Chromosome mit terminaler Faseranheftung auf und etwas seltener die Chromosome mit einseitig umgebogenem Ende und subterminaler Faseranheftung (vgl. Fig. 137, 138). Endlich treten noch, am häufigsten in der Gattung *Drosophila*, kleine kugelförmige Chromosome auf, die jedoch nicht mit den Mikrochromosomen der Coreiden zu verwechseln

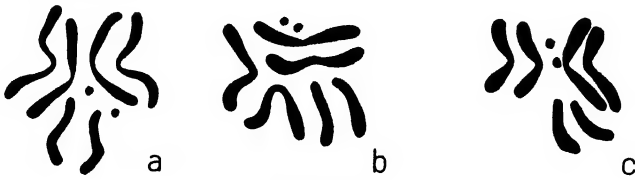


Fig. 137 A.

Drosophila melanogaster Mg. Diploide Chromosomengruppen aus Oögonien. (Nach Bridges 1916.)

sind; sie liegen in der Regel in der Mitte der Äquatorialplatte. Die Größenunterschiede zwischen den V-förmigen und den stabförmigen Paaren sind merklich, aber meist geringer als die Unterschiede zwischen den Chromosomenpaaren der Sortimente von Hemipteren oder gar Orthopteren.

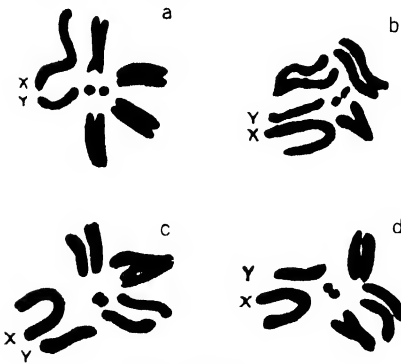


Fig. 137 B.

Fig. 137 B.

Drosophila repleta Woll. (a), *Drosophila affinis* Stt. (b) und *Drosophila obscura* Fall. (c—d), Äquatorialplatten der Spermiogonien. (Nach Metz 1916.)

Fig. 138.

Drosophila melanogaster Mg. Schematisierte Äquatorialplatten. a weiblich mit zwei X-Chromosomen (unteres Paar), b männlich mit X- und Y-Chromosom (unteres Paar). (Nach Bridges 1916.)

Der Chromosomensatz von *Drosophila melanogaster* Mg. beansprucht besonderes Interesse wegn der erbkundlichen Erforschung der in ihm verteilten Gene. Er ist durch die Arbeiten von Metz (1914, 1926 b), Bridges (1916) und anderen genau bekannt und wird in dem Werk von Morgan, Bridges und Sturtevant (1925) folgendermaßen beschrieben. „Beim Weibchen sind zwei stabförmige oder schwach gebogene X-Chromosome vorhanden, zwei große V-förmige Autosome

(Chromosom III) und zwei andere fast ebenso große V-förmige Chromosome (II). Außerdem sind noch zwei kleine runde Chromosome (IV) vorhanden, die in der Regel in der Mitte der Metaphasenplatte liegen. Beim Männchen findet sich dieselbe Chromosomengruppe, nur daß hier die Geschlechtschromosome dargestellt werden durch ein X-, welches den beiden X-Chromosomen des Weibchens gleicht, und ein Y-Chromosom, welches ein wenig länger ist als das X und ein V mit ungleichen Armen darstellt (Fig. 137).“ — „Setzt man die Größe des X-Chromosoms gleich 100, so ist die Länge des kleineren Paares von gebogenen Chromosomen gleich 145 und des größeren Paares der gebogenen Chromosome 175. Das kleinste Chromosom (IV) ist 10, das Verhältnis der beiden Arme des Y-Chromosoms ist 40 zu 70“ (vgl. Fig. 137, 138).

Die absolute Größe der Dipterenchromosome ist nur gering. Zur Charakterisierung der Größenordnung ihrer Längen seien die Zahlen für *Drosophila melanogaster* Mg. angeführt, wie sie sich aus den Abbildungen

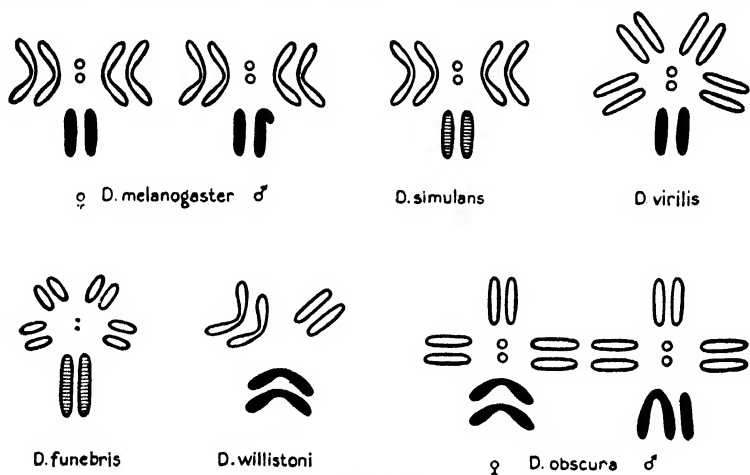


Fig. 139.

Schematisierte Äquatorialplatten von sechs erbkundlich bearbeiteten *Drosophila*-Arten. Die Autosome weiß; die schwarz ausgefüllten Chromosome sind erbkundlich als Heterochromosome gesichert, die schraffierten nur vermutlich Heterochromosome. (Nach Metz, Moses und Mason 1923.)

von Bridges (1916) und den obigen Verhältniszahlen ergeben: X-Chromosom: $1,8 \mu$ lang, Chromosom II: $2,7 \mu$, Chromosom III: $3,2 \mu$ und Chromosom IV: $0,2 \mu$. Die Länge der Chromosome ist bei den meisten Dipteren nur unwesentlich größer und übertrifft die mitgeteilten Werte wohl nirgends um das Doppelte.

In diesen Zusammenhänge mag erwähnt werden, daß Morgan, Bridges und Sturtevant (1925) den Versuch gemacht haben, die Größenordnung für den Durchmesser eines Gens abzuschätzen, wenn eine körperliche Natur der Gene angenommen wird. Aus den Crossingover-Werten und aus der Länge des zweiten Chromosoms bei *Drosophila melanogaster* Mg. ergibt sich, daß ein Gen einen Raum von $0,02 \mu$ Durchmesser einnehmen dürfte, also nicht mehr als höchstens zehn Hämoglobin-Moleküle beanspruchen.

Innerhalb der Gattung *Drosophila* kommen nach Metz elf verschiedene Typen von Chromosomengruppen vor, die sich durch die Zahl und durch die Form der Chromosomenpaare unterscheiden. Die genetisch untersuchten sind in Fig. 139 zusammengestellt. Metz leitet sie von einem Grundtypus ab, in der Annahme, daß sich die

V-förmigen Chromosome an der mittleren Einschnürung durchgeteilt und Stäbe geliefert haben und daß das kleinste Chromosomenpaar z. B. bei *Dr. willistoni* verschwunden ist. Näheres hierüber findet sich bei Metz (1916a, 1916b), Metz und Moses (1923) und Metz, Moses und Mason (1923).

Typische Zerlegungen von Chromosomen. Bei *Tephritis arnicae* L., *Calliphora erythrocephala* Mg. und *Scatophaga stercoraria* L. hat Keuneke (1924) die Neigung einzelner Chromosome zu einer Zerlegung durch einen oder mehrere Querspalte festgestellt (Fig. 140). Diese quere Durchteilung tritt bei einzelnen Fliegenindividuen verschieden

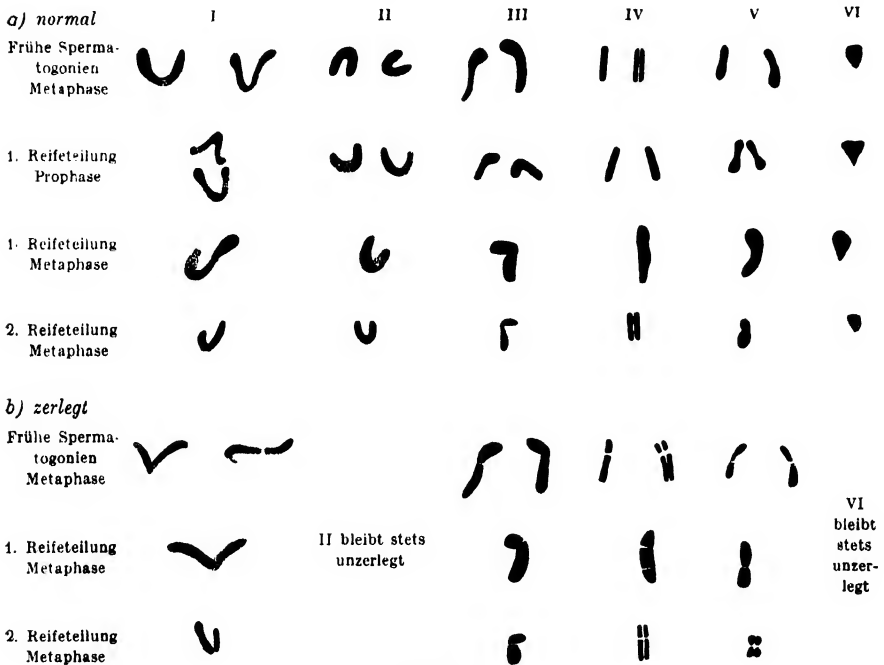


Fig. 140.

Tephritis arnicae L. Übersicht über die Chromosomenformen der gesamten Spermiogenese. a normale, b zerlegte Chromosome. Wagerechte Reihe: die einzelnen Chromosome einer Äquatorialplatte, senkrechte Reihe: ein und dasselbe Chromosom in den verschiedenen Zellgenerationen. (Nach Keuneke 1924.)

stark auf, es finden sich aber auch Chromosome, die nie zerlegt werden (bei *Tephritis* das II und das VI). Die Zerlegungsstücke können auch in einzelnen Fällen weit voneinander rücken, so daß die Äquatorialplatten eine bedeutend größere Anzahl von Chromosomen zu enthalten scheinen als die diploide Zahl. „Da die Zerlegung an den genau entsprechenden Stellen nicht nur bei den homologen Chromosomen derselben Äquatorialplatte, sondern sowohl in Spermatogonien- als auch in beiden Reifeteilungen bei gleichen Chromosomenformen (nämlich I, III, IV und V) mit außerordentlicher Regelmäßigkeit auftritt, während andere (II und VI) niemals eine solche zeigen, liegt es nahe, hierin eine konstitutive Eigenschaft der betreffenden Chromosomen zu sehen“ (Keuneke a. a. O.). Der Autor zieht aus dieser Erscheinung folgenden für die Erbkunde wichtigen Schluß: „Eine unabhängig und rein zufällig

erfolgende Verteilung der häufig gebildeten Zerlegungsstücke der homologen Chromosomen kann möglicherweise zur Erklärung des von der Vererbungsforschung festgestellten Austausches von Erbfaktorengruppen herangezogen werden.“

Bei verschiedenen Dipteren haben Metz (1925) und Metz und Nonidez (1924) das Vorhandensein von hyalinen bzw. „gelatinösen“ Hüllen oder Scheiden beschrieben, die von den Prophasen bis zur Telo-phase die Chromosome umgeben, wie sie auch von McClung (1914, 1917), von Wenrich (1916) und von Eisentraut (1926b) bei einigen Orthopteren gefunden wurden. Diese Hüllen oder Höfe sind nicht färbbar und etwa ebenso dick wie die Chromosome. Bei *Lasiopogon bivittatus* Lw. treten sie nicht nur in den Spermiogonien, sondern auch in den Spermiocyten auf, ihr regelmäßiges Vorkommen spricht gegen die Auffassung, daß es nur zufällige Artefakte wären.

Die Heterochromosome sind in der weitaus größten Zahl von



Fig. 141.

Tephritis arnicæ L. Äquatorialplatte einer frühen Spermiogonienteilung. Paarung der homologen Chromosome. Nr. VI ist das X-Chromosom. (Nach Keuneke 1924.)

Dipterenarten paarig. Einige wenige Arten besitzen ein unpaares Heterochromosom X.

Das unpaare Heterochromosom kommt vor bei *Dasyllis grossa* F., wo es Metz (1922a) gefunden hat, und bei *Tephritis arnicæ* L., wo es Keuneke (1924) eingehend untersucht hat (Fig. 141). In beiden Fällen ist es das kleinste Chromosom. Bei *Tephritis* erfährt es nie die bei Autosomen vorkommende Zerlegung. Bei *Lasiopogon bivittatus* Mg. (Metz und Nonidez 1924) ist sein Vorkommen nicht ganz gesichert.

Die paarigen Heterochromosome vom XY-Typus, die sich also morphologisch unterscheiden lassen, sind bei einer größeren Anzahl von Dipteren festgestellt worden (vgl. die Arbeiten von Metz, Metz und Nonidez und Keuneke). Daß bei *Musca domestica* L., *Calliphora vomitoria* L. und einigen anderen Fliegen, vor allem bei *Drosophila*, ein ungleiches Paar von Heterochromosomen vorkommt, zeigte Stevens 1908. Genauer wurden die XY-Chromosome von Metz 1914, 1916 untersucht. Vor allem wurde der noch nicht ganz klare Fall von *Drosophila melanogaster* Mg., bei welcher Spezies Bridges (1913), auf die Ausführungen von Stevens (1908) gestützt, ein unpaares X annahm, durch Metz (1914) und Bridges (1916) aufgeklärt und das Vorhandensein eines ungleichen Paares gesichert (Fig. 137, 138). Später wurde das XY-Paar bei verschiedenen anderen *Drosophila*-Arten, ferner bei *Asilus bivittatus* (Metz und Nonidez 1923) und bei *Calliphora erythrocephala* Meig., *Lucilia caesar* L., *Sarcophaga carnaria* L., *Musca domestica* L. und *Scatophaga stercoraria* L. von Keuneke (1924) eingehend dargestellt und vor allem durch sein Verhalten in den Reifungsteilungen bestimmt als Heterochromosomenpaar definiert. In den meisten dieser Fälle ist es das kleinste Paar, oder wenigstens ist der kleinere Partner zugleich das kleinste Chromosom. Bei *Drosophiliden* sind allerdings die kleinen kugelförmigen Autosome noch bedeutend kleiner.

Bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila obscura* Fall. ist das Vorhandensein der Heterochromosome sowohl cytologisch wie auch genetisch völlig gesichert. Bei *Drosophila melanogaster* gaben erst die Ar-

beiten von Metz (1914) und vor allem von Bridges (1916) die klare Unterscheidung des etwas kürzeren X-Chromosoms von dem etwas längeren und an einem Ende umgebogenen Y-Chromosom. Das X-Chromosom ist bei dieser Spezies ein schwach gebogener oder gerader Stab, an dem die Spindelfaser terminal ansetzt; das Y-Chromosom dagegen ist ein J oder ein V mit ungleich langen Armen, an das die Spindelfaser subterminal ansetzt (Fig. 137, 138).

Endlich gibt es noch eine nicht geringe Zahl von Fällen, in denen sich morphologisch die Geschlechtschromosome nicht von den Autosomen unterscheiden lassen, so z. B. bei *Asilus sericeus* Say (Metz und Nonidez 1921), bei *Culex pipiens* L. (Whiting 1917), bei *Sphaerophoria scripta* L. (Keuneke 1924) und bei den Drosophiliden *Drosophila simulans*, *virilis* und *funbris* F. Da bei diesen Formen auch die Wachstumsperiode keinen Anhalt für die Bestimmung eines Heterochromosomenpaares liefert, könnte man bei ihnen das Fehlen der Geschlechtschromosome vermuten. Jedoch ergab die genetische Untersuchung bei *Drosophila virilis* (Metz, Moses und Mason 1923) das Vorkommen von 18 geschlechtsgebundenen Merkmalen und damit die Heterogamete der

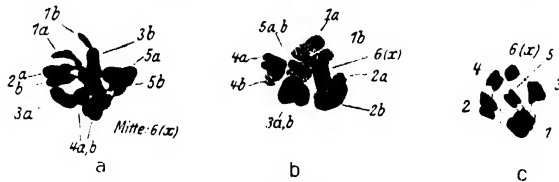


Fig. 142.

Tephritis arnicæ L. Frühe Spermiogonienteilungen. Enge Paarung der Chromosome. a–b Prophasen; c Metaphase, in welcher die Einzelchromosome der Paare 1 und 2 schon gespalten sind. (Nach Keuneke 1924.)

Männchen. Eins der Chromosomenpaare muß also ein völlig gleiches Paar von Heterochromosomen sein (vgl. Fig. 139). Somit gewinnt der Analogieschluß eine gewisse Berechtigung, daß auch bei den sonstigen Dipteren mit gerader Chromosomenzahl der XY-Typus vertreten sei, selbst wenn es hier nicht möglich ist, wie bei *Oncopeltus* (Wilson 1912), das aus gleichen Heterochromosomen bestehende XY-Paar cytologisch zu erkennen.

2. Die Mitosen der Spermiogonien.

Nach den Beobachtungen an *Asilus sericeus* und *Asilus notatus* (Metz und Nonidez 1921 und 1923) sowie an verschiedenen Fliegen, vor allem an *Tephritis arnicæ* L. (Keuneke 1924) unterscheiden sich die Teilungsfiguren der früheren und der späteren Spermiogonien voneinander. In den frühen Spermiogonien ist die Paarung der homologen Chromosome weniger eng, jedoch in den Prophasen bereits angedeutet. „In der Anaphase gehen die längsgeteilten Chromosome paarweise nebeneinander, aber sonst deutlich gesondert zu den Polen“ (Keuneke). In der Telophase ist die Verklumpung bald sehr stark, jedoch läßt sich an der Zahl der noch freien Enden oder der in dem Chromatinklumpen erkennbaren Chromosomenfäden deutlich feststellen, daß sich die Tochterchromosome ganz eng aneinander gelegt haben. In den späteren Spermiogonien, die an den erheblich kleineren Kernen zu erkennen sind, erscheinen die Chromosome schon beim Beginn der Prophase deutlich ge-

paart, so daß angenommen werden darf, sie seien auch in dem Ruhekern in irgendeiner Weise gepaart. Die Aneinanderlagerung wird in der Metaphase auffallend eng, sie verursacht, daß die Paare nicht mehr als zusammengesetzt erkannt werden können und täuscht daher die haploide Chromosomenzahl vor (Fig. 142). „Bei *Tephritis* erhält man den Eindruck, daß die ausgesprochene Tendenz zur gegenseitigen Anziehung der homologen Chromosome in den ganz jungen Spermatogonien noch nicht sehr stark ist, im Verlauf der aufeinander folgenden Teilungen aber immer mehr hervortritt“ (Keuneke 1924). Dementsprechend sind dann auch die in der Ana- und Telophase zu den Polen gehenden Chromosome zu „Bivalenten“ vereinigt.

Es ist bemerkenswert, daß die Paarung der ungleichen Heterochromosome, z. B. bei *Lucilia caesar* L. und *Musca domestica* L., niemals so eng ist wie der der Autosome. Andererseits wird berichtet, daß sie sich bei verschiedenen Arten beide immer in der Mitte der Äquatorplatte vorfinden, z. B. bei *Asilus notatus* Wied. (Metz u. Nonidez 1923).

3. Die Wachstumsperiode.

In diesem Entwicklungsstadium weisen die männlichen Keimzellen der Dipteren einen ganz eigentümlichen und von denjenigen aller anderen Organismen abweichenden Verlauf der Umbildung auf. Das Chromatin

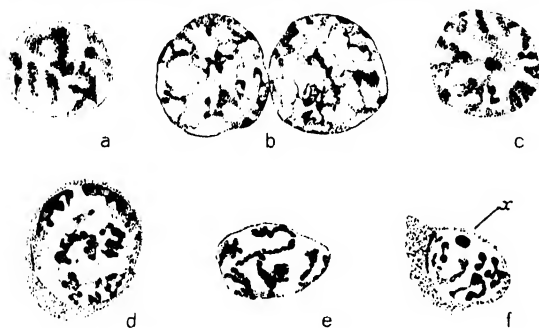


Fig. 143.

Tephritis arnicæ L. Spermiocyten. a—b Auflockerungsphase; c—f Verdichtungsphase.
(Nach Keuneke 1924.)

nimmt in keinem der bisher untersuchten Fälle die Gestalt der leptotänen, diplotänen und frühen pachytänen Fäden an. Es bildet sich nirgends ein deutliches Bukettstadium aus und es fehlen die sonst auftretenden Erscheinungen der Synapsis oder Chromosomenkonjugation. Auf einige Ausnahmen von diesen Regeln wird weiter unten hingewiesen.

Nach der letzten Spermiogoniotelophase erfährt das Chromatin eine starke Auflockerung, indem es sich in dem Kerninnern verteilt; die Kerne ähneln daher den Ruhekernen der Spermiogonien. Bei *Tephritis arnicæ* L. und *Calliphora erythrocephala* Mg. folgt dann eine „Zerstäubungsphase“ (Keuneke 1924), in welcher sich das Chromatin in Form von kleinsten Körnchen an der Kernoberfläche verteilt (Fig. 143a). Jedoch ist es meist noch in Form von kleinen Streifen und Strängen angehäuft. In diesem Zustand erfährt der Kern seine größte Volumvermehrung. In anderen Fällen (*Asilus sericeus* Say, *Asilus notatus* Wied., *Musca domestica* L., *Sphaerophoria scripta* L., *Lucilia caesar* L.) bilden sich nach der ersten Auflockerung einzelne Chromatinballen, die in günstigen Fällen in der haploiden Anzahl beobachtet werden; sie sind also als Bezirke der einzelnen Chromosomenpaare anzusehen (Fig. 143, a—f). Bei *Dasyllis grossa* F. (Metz 1922a) erscheinen aber gleich bestimmte

Chromosomenfäden in der haploiden Zahl, die sich tief färben. Das Wachstum der Zelle beginnt bei den genannten Formen erst in diesem Stadium, das also wohl an Stelle der Zerstäubungsphase auftritt. Wegen des Vorhandenseins der mehr oder minder deutlich abgegrenzten Chromatinaggregate kann es nach Metz und Nonidez (1923) mit dem Stadium b von *Oncopeltus* verglichen werden. Jedoch muß betont werden, daß bei den Wanzen sich aus den Chromatinansammlungen, die Wilson die „dichten Körper“ nennt (vgl. S. 917), später die univalenten Chromosome in diploider Zahl herausbilden, während bei den Dipteren aus ihnen gleich die bivalenten Chromosome in haploider Zahl entstehen. Vermutlich ist auch die „Zerstäubungsphase“ von *Tephritis* diesem Zustande ähnlich, nur daß hier die Chromatinansammlungen, d. h. die „Straßen und Inseln“, wie sie Keuneke nennt, aus viel feineren Körnchen bestehen und auch weniger deutlich abgegrenzt sind, so daß ihre Zahl nicht mit Sicherheit festgestellt werden kann.

Einzelne Andeutungen der Polarisierung und auch der Kontraktion der Chromosome fanden Lomen (1914) bei *Culex*, Metz u. Nonidez (1921) bei *Asilus sericeus* Say und *Asilus notatus* Wied., sowie Metz (1922a) bei *Dasyllis grossa* F., wogegen sich bei den von Keuneke untersuchten Fliegen aus den Chromatinmassen der Wachstumsperiode gleich die zackigen Chromosomenfäden der Prophase der ersten Reifungsteilungen entwickeln. Bei *Asilus sericeus* Say bilden sich zunächst aus den Chromatinaggregaten der früheren Wachstumsperiode bei dem Übergang in die spätere Wachstumsperiode lange Chromatinfäden in haploider Zahl, die sich allmählich an den Nucleolus anheften und sich von ihm aus „wie Finger“ ausdehnen. Ein ähnliches Stadium bildet auch Lomen (1914) bei *Culex* ab. Die Fäden sind jedoch nicht einfach, sondern doppelt. Bei *Asilus notatus* Wied. sind diese Fäden viel feiner ausgesponnen und überdecken sich teilweise. Auch hier sind sie meist an einer Seite des Kernes angesammelt und „polarisiert“, indem sie eine schirmartige Figur bilden. Es muß jedoch fraglich bleiben, ob diese Figuren mit den typischen Bukettstadien anderer Insektenordnungen gleichgesetzt werden dürfen, zumal sie erst in einem späteren Stadium der Spermiocytenentwicklung auftreten und die bereits gepaarten Chromosome enthalten. Etwas später tritt bei *Asilus sericeus* Say, *Asilus notatus* Wied. und bei *Lasiopogon bivitatus* Lw. (Metz u. Nonidez 1921, 1923, 1924) ein mehr oder weniger deutliches Kontraktionsstadium auf, entsprechend der zweiten Kontraktion bei den Hemipteren.

Bei *Dasyllis grossa* F. (Metz 1922a) bilden die Chromosomenpaare der Wachstumsperiode lockere Fäden, die aber nur an den Enden miteinander verbunden sind, wogegen sie sich in ihren mittleren Teilen weit auseinander biegen. Während der ersten Wachstumsperiode stellen sie unregelmäßig gekörnte Aggregate dar, die sich dann weiter ausstrecken und durcheinander wirren. Dabei können einzelne und doppelte Fäden unterschieden werden, die doppelten bilden oft jene für die Längskonjugation charakteristischen Y-Figuren. Sie ähneln dann den leptotänen Schleifen vieler anderer Organismen. Wenn es erlaubt ist, hier eine Analogie zu dem Leptotänstadium anderer Tiere zu finden, würde der Schluß gezogen werden dürfen, daß die das Leptotänstadium bewirkenden Kräfte unabhängig von der Chromosomenkonjugation tätig sind. — In jedem Falle sind alle diese Erscheinungen nur angedeutet, vielleicht stellen sie einen bei einzelnen Dipteren wie den letztgenannten Formen weniger, bei anderen mehr zurückgebildeten Vorgang dar.

Man wird vielleicht nicht fehl gehen, wenn man diese Rückbildung aller mit dem Bukettstadium verbundenen Kernerscheinungen zurückführt auf die Tatsache, daß die Chromosome in den Keimzellen der Dipteren bereits paarweise vereinigt, also parallel konjugiert sind, wenn sie in die Metaphase der letzten Spermiogonienteilung eintreten und daß sie die ganze Wachstumsperiode hindurch diesen Konjugationszustand beibehalten. Man kann bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse zwar noch nicht positiv behaupten, daß die eigentümlichen Chromatinveränderungen der Wachstumsperiode mit dem Vorgange der Konjugation in ursächlichem Zusammenhange stehen, aber die Regelmäßigkeit, mit der sonst das Leptotänstadium, das Bukett — oder die erste Kontraktion — die Konjugation und das Diplotänstadium aufeinander folgen, weist doch daraufhin, daß hier eine gewisse Gesetzmäßigkeit vorliegt.

Es sei auch hier noch einmal betont, daß bei *Drosophila* in der Wachstumsperiode keine deutlichen Einzelheiten an dem Chromatin erkannt werden können. Der Inhalt des Kerns löst sich zu einer ganz schwach färbbaren Masse auf, die keine Andeutung von Chromosomen oder Chromosomenbezirken aufweist, bis die Chromosome erst vor den Prophasen wieder sichtbar werden. Wir sind daher gerade bei dieser Gattung, deren Genetik besser bekannt ist als die irgendeiner anderen Gruppe, für die Vorgänge der Chromosomenkonjugation und für eine etwa mögliche Chiasmotypie durchaus auf Analogieschlüsse angewiesen, deren Unsicherheit immerhin bedenklich stimmen kann. --- Demgegenüber darf man aber nicht die ständige und in allen Mitosen sehr enge paarige Vereinigung der homologen Chromosome der Dipteren vergessen. Sie macht es doch denkbar, daß ein Materialaustausch zwischen den beiden Partnern auch ohne die Erscheinung der immerhin noch problematischen Chiasmotypie stattfindet. Man kann auch die von Keuneke beschriebene typische Zerlegung der Chromosome in einzelne Stücke für den Stoffaustausch und damit den Faktorenaustausch verantwortlich machen. Jedoch sind die Teilstücke der Chromosome in den von dem genannten Autor beobachteten Fällen relativ groß und daher gering an Zahl, nämlich höchstens drei (Fig. 140). Der Austausch könnte dann nur ganz wenige Gruppen von Faktoren umfassen, in jeder Gruppe müßte jedoch eine große Zahl von Genen fest gekoppelt sein. Ein doppeltes Crossingover würde bei denjenigen Chromosomen ausgeschlossen sein, die sich nur in zwei Teilstücke zerlegen. Kein Faktorenaustausch dürfte z. B. für *Tephritis arnicæ* L. bei den geschlechtsgebundenen Merkmalen auftreten, da das Geschlechtschromosom niemals Zerlegungen zeigt.

Wir sind schon an dieser Stelle auf die cytologische Erklärung des Faktorenaustausches eingegangen, obwohl derselbe nur beim Weibchen stattfindet. Aber die von den Autoren bisher herangezogenen Erscheinungen der Chromosomenkonjugation und der Chiasmotypie entstammen ebenfalls der Spermiogenese verschiedener Tiere (Amphibien, Orthopteren). Bei der Eibildung sind die entsprechenden Entwicklungsstadien, besonders bei *Drosophila*, noch weniger gut zu beobachten als in der Spermiogenese, und wie im voraus bemerkt sei, sind die Chromatinverhältnisse in der wachsenden Oocyte von *Drosophila* für Chromosomenuntersuchungen noch ungünstigere Objekte als in den Spermiocyten.

Die Nucleolen und die Heterochromosome. Stevens hatte (1908, 1911) bei *Musca domestica* L., *Calliphora vomitoria* L., *Lucilia caesar* L., *Sarcophaga sarraceniae* Ril., *Phorbia brassicae* Bouch., *Eristalis tenax* L. und *Anopheles punctipennis* Say während der Chromatinauflockerung des Wachstumsstadiums ebenso typische Chromatinnucleoli (meist zwei) gefunden, wie sie aus der Spermiogenese der Heteroptera bekannt

sind. Sie erklärt deswegen diese Nucleoli — außer welchen auch bei einigen Formen noch ein schwächer gefärbtes „Plasmosom“ vorkommt — als das heteropyknotisch verdichtete Heterochromosomenpaar. Nach den eingehenderen Untersuchungen von Metz und Nonidez (1921, 1923, 1924) an *Asilus* und *Lasiopogon*, von Metz (1922) an *Dasyllis grossa* F. und besonders von Keuneke (1924), der zum Teil dieselben Spezies wie Stevens untersucht hat, besteht nirgends die volle Sicherheit, daß diese Nucleoli mit dem oder den beiden Heterochromosomen identisch sind. Bei *Tephritis arnicæ* L., *Dasyllis grossa* F. und *Lasiopogon bivittatus* Lw., also bei den Arten mit Monosom, liegt noch ein gewisser Grad von Wahrscheinlichkeit vor, daß sich der Chromatinnucleolus in das X-Chromosom der ersten Reifungsteilung umwandelt. Bei *Drosophila ampelophila* Lw. (= *melanogaster*?) ist während der Wachstumsperiode kein Chromatinnucleolus vorhanden, jedoch teilt Metz (1926b) mit, daß die Geschlechtschromosome von *Drosophila melanogaster* Mg. in der Wachstumsperiode etwas stärker verdichtet bleiben.

Die Definition der bei den Dipteren vorkommenden Heterochromosome ist daher vorwiegend beschränkt auf den Dimorphismus eines Chromosomenpaares XY in den Äquatorialplatten der Spermiogonien, auf die Heterokinese in den Reifungsteilungen und bei dem unpaaren X-Chromosom auf die ungerade diploide Chromosomenzahl und die Verzögerung oder das Ausbleiben der Teilung in einer der beiden Reifungsteilungen.

4. Die Reifungsteilungen.

Bei den meisten Dipteren, deren Reifungsteilungen untersucht sind, erscheinen in den Prophasen die während der Wachstumsperiode mehr oder weniger diffus gewordenen Chromosome als Bivalente in der haploiden Anzahl wieder. Die bei vielen anderen Organismen so bezeichnenden Tetradenformen, als da sind Kreuze, Ringe, Hantelformen usw., fehlen meistens. Nur bei *Culex pipiens* L. sind sie von Whiting (1917) beschrieben und eingehender analysiert worden. Eine abweichende Herausbildung zeigen die Chromosome in den Prophasen der Spermiocyten von *Tephritis arnicæ* L. und zum Teil von *Calliphora erythrocephala* Mg. (Keuneke 1924). Bei *Tephritis* entstehen aus den diffusen Chromatinbezirken der Wachstumsperiode ebenso viele einzelne Chromosomenfäden wie die diploide Zahl (11) beträgt; doch liegen die homologen Chromosome nahe beieinander. „Im weiteren Verlaufe der Prophase nähern sie sich aneinander, legen sich parallel Seite an Seite (falls sie nicht schon vorher so liegen) und verschmelzen schließlich in der Metaphase völlig miteinander.“ Diese parallele Vereinigung ist sehr eng, so daß der Längsspalt bis zum Beginn der Anaphase unsichtbar ist. Bei *Calliphora erythrocephala* Mg. entstehen in der einen, der „diploiden“ Reihe von Individuen ebenfalls einzelne, diploide (12) Chromosomfäden, die dann am Ende der Prophase sich paarweise vereinigen. In einer anderen, der „haploiden“ Reihe liegen die Chromosomenfäden schon bei ihrem Erscheinen ganz eng nebeneinander und sind vollständig bis zur Umeinanderwicklung konjugiert. Der Konjugationsspalt ist auch noch in der Metaphase sichtbar, in einem Falle fand sich außer ihm der ebenfalls der Längsachse des Fadens parallel gerichtete Teilungsspalt. — Zwischen den beiden Entwicklungsreihen gibt es Übergänge.

Im übrigen weicht der Charakter der ersten Reifungsteilung von dem sonst bei anderen Insekten bekannten Verhältnissen nicht ab. Die

Teilung ist, soweit die Untersuchungen reichen (Metz und Nonidez 1921, 1923, Metz 1922a, 1926b, Keuneke 1924), als Reduktionsteilung anzusehen. Bei *Musca domestica* L. konnte Keuneke den Paarungsspalt der homologen Chromosome bis in die späte Metaphase verfolgen und

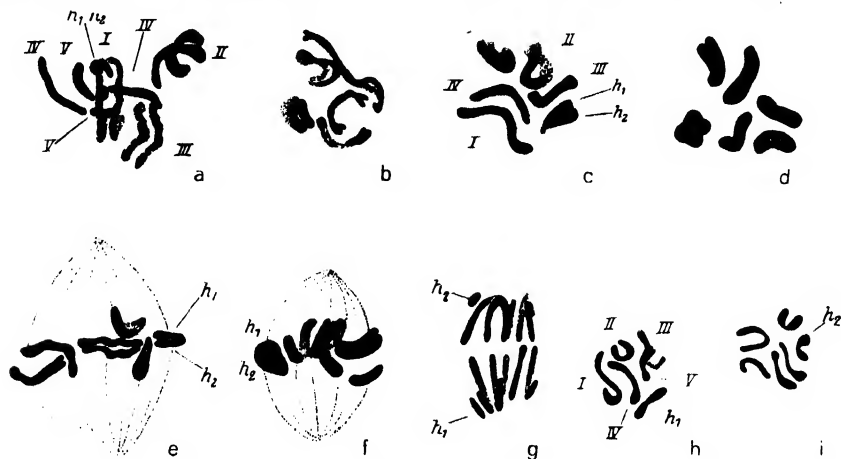


Fig. 144.

Musca domestica L. a Spermiogonien-Äquatorialplatte (h_1 , h_2 die Heterochromosome); b Prophase und c Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung; d dasselbe wie c, Chromosome stark verdichtet; e Seitenansicht der ersten Reifungsmitose, die Chromosome werden nach dem Konjugationsspalt getrennt; f dasselbe wie e, stärkere Verdichtung der Chromosome, g Anaphase der ersten Reifungsteilung, die Heterochromosome h_1 und h_2 gehen zu verschiedenen Polen, h und i zweite Reifungsteilung, Äquatorialplatten mit dem großen bzw. dem kleinen Heterochromosom. (Nach Keuneke 1924.)

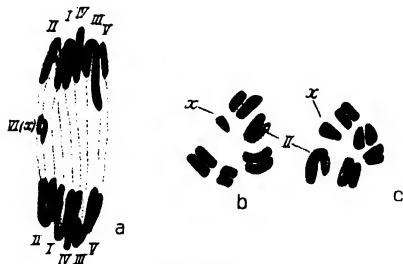


Fig. 145.

Fig. 145.

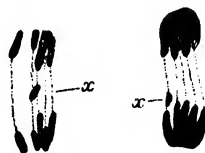


Fig. 146.

Tephritis arnicæ L. Erste Reifungsteilung. a späte Anaphase mit verzögerter Teilung des Heterochromosoms, b und c zwei Tochterplatten, jede mit einem X-Chromosom. (Nach Keuneke 1924.)

Fig. 146.

Tephritis arnicæ L. Zweite Reifungsteilung. Das X-Chromosom bleibt ungeteilt. (Nach Keuneke 1924.)

die glatte Trennung der Paarlinge voneinander feststellen. Hier ist also die erste Reifungsteilung sicher die Reduktionsteilung (Fig. 144).

Die Heterochromosome verhalten sich in der ersten Reifungsteilung nicht gleichförmig. Die ungleichen paarigen Geschlechtschromosome weichen ungeteilt auseinander, unterliegen also der Reduktion (Fig. 144). Dementsprechend enthalten die Tochterplatten entweder

das größere oder das kleinere Heterochromosom (Keuneke). Bei den beiden Arten, die ein unpaares X-Chromosom besitzen, ist das Verhalten des Heterochromosoms verschieden. Bei *Dasyllis grossa* F. teilt sich das X-Chromosom nach Metz (1922b) in der ersten Reifungsteilung nicht, folgt also dem Heuschreckentypus. Bei *Tephritis arnicæ* L. dagegen wird es nach Keuneke in dieser Teilung geteilt, und zwar mit erheblicher Verspätung, da es noch in der späten Anaphase sich in der Äquatorialgegend der Spindel befindet (Fig. 145). Es folgt also dem Protenortypus.

Ein ausgesprochenes Ruhestadium bildet sich in der Interkinese nur bei *Asilus notatus* Wied. aus. Im übrigen bleiben die Chromosome während dieses Stadiums deutlich voneinander getrennt.

Die zweite Reifungsteilung zeigt bei den Dipteren keine Besonderheiten. Sie ist, soweit man urteilen kann, äquational. Auch die ungleichen Heterochromosome teilen sich. Dagegen bleibt bei *Tephritis arnicæ* L. das „unpaare“ Heterochromosom ungeteilt und gelangt nur in den Kern der einen Spermiide (Fig. 146).

Die Differenzierungen des Cytoplasmas sind bei den Dipteren nirgends verfolgt worden. Nur Metz und Nonidez (1924) erwähnen bei *Lasiopogon bivittatus* Lw. fadenförmige Mitochondrien in den Spermiocyten. Aus den Abbildungen der genannten Autoren kann man schließen, daß die Mitochondrien sich hier nicht anders verhalten als bei den heteropteren Hemipteren.

Die Spermioghistogenese der Dipteren ist bisher noch nicht untersucht worden.

c) Die reifen Spermien.

Über die ausgewachsenen Samenfäden der Dipteren liegen bisher nur zwei Arbeiten vor (E. Ballowitz 1916a, 1916b). Die Spermien sowohl der Haarmücken wie auch der Stubenfliege sind nach seinen Beschreibungen lang gestreckte geißelförmige Gebilde, nicht unähnlich den Spermien der Hemipteren. Das vordere Ende ist nadelförmig zugespitzt. Etwa $\frac{1}{7}$ (bei *Musca domestica* L.) oder $\frac{1}{3}$ (bei *Bibio marci* L.) des ganzen Fadens ist etwas verdickt und stärker färbbar, der Rest ist dünner und schwächer färbbar. Durch die von Ballowitz angewendeten Macerationsmethoden zerteilt sich das vordere, dunkler gefärbte Stück in zwei stärkere und — wenigstens bei den Haarmücken — in eine dünne Fibrille auf. Der hintere Teil zerfällt in drei zarte Fasern, von denen die eine sich noch weiter in drei ganz feine Fäserchen teilt. Am vorderen Ende des Spermiums ist ein schwächer gefärbter Spieß zu erkennen, der bei *Musca* noch an seiner äußersten Spitze dunkler gefärbt ist. Es geht aus den Beschreibungen nicht mit Sicherheit hervor, welche Abschnitte des Fadens als Acrosom, als Kopf, Mittelstück und Schwanz anzusehen sind. Nur eine sorgfältige Untersuchung der Spermioghistogenese kann uns darüber aufklären. Die Mitteilungen und Abbildungen von Ballowitz zeigen jedenfalls, daß auch hier noch cytologische Probleme zu lösen sind. Besonders würde es wissenswert sein zu erfahren, durch welche Zellbestandteile das im Innern des vermutlich als Kopf anzusehenden, verdickten Vorderteils nachgewiesene zarte Fibrillenbündel der Haarmückenspermien geliefert wird und ob wirklich das stärker entfärbbare Vorderteil des Muscidenspermiums den Kopf oder aber ein besonders weit ausgewachsenes Perforatorium darstellt. Die Morphologie des reifen Spermiums gibt auf diese und

andere Fragen keine Antwort. Analogieschlüsse sollte man hier nicht anwenden, wenn man sich nicht erheblichen Irrtümern aussetzen will.

V. Die Spermiogenese der Schmetterlinge.

Die verhältnismäßig kleinen Samenbildungszellen der Schmetterlinge besitzen fast bei allen Arten eine recht große Anzahl von ebenfalls recht kleinen Chromosomen. Daher ist bei ihnen die Untersuchung der Chromosomenverhältnisse nur in einzelnen Punkten ergiebiger gewesen, so für das Verhalten der Chromosome bei Mischlingen (Federley 1913ff., Seiler 1917ff.) und die Homogametrie der Männchen (Doncaster 1914, Seiler 1914), wogegen die Untersuchung der Reifungsvorgänge keine entscheidenden Gesichtspunkte geliefert hat. Im ganzen sind wir durch die Arbeiten von Toyama (1894), Munson (1906), Dederer (1907), Cook (1910), Federley (1913), Seiler (1914), Buder (1915) und Kernewitz (1915) über den Verlauf der Spermiocyto-genese hinreichend unterrichtet. Den Arbeiten von Seiler (1914ff.) verdanken wir den Nachweis, daß bei *Phragmatobia fuliginosa* L. das größere der beiden ungleichen Heterochromosome des Weibchens beim Männchen doppelt vertreten ist, ebenso wie das bei den Weibchen von *Talaeoporia tubulosa* Retz und *Fumea casta* Pall. vorhandene unpaare Heterochromosom.

Die Spermiogoniose ist schon in mehreren älteren Arbeiten behandelt worden, von denen hier die Untersuchungen von Bütschli (1871), von La Valette St. George (1887, 1897) Platner (1889) und Verson (1889, 1894) genannt werden mögen. Gleichwohl ist sie aber unter dem Einfluß der neueren Fragestellungen bis in die letzten Jahre immer wieder studiert worden, besonders seitdem Meves (1898, 1900, 1902) das von Platner entdeckte Mitosoma und den von von La Valette St. George benannten „Nebenkern“ als aus Mitochondrien bestehend erkannt und vorbildlich beschrieben hatte. Die Arbeiten von Gatenby (1917 bis 1922) und von Bowen (1922, 1924) haben unsere Kenntnisse von den Umwandlungen der Mitochondrien und des Golgi-Kopschapparates erheblich vertieft. — Sehr aufschlußreich sind die Beobachtungen Goldschmidts (1917) über die Spermiogenese von *Samia cecropia* L. in Gewebekulturen (vgl. auch Takakusu 1924).

Meves (1900, 1902) entdeckte als erster, daß die bis dahin nur bei Prosobranchiern bekannte Ausbildung von chromatinlosen oder apyrenen Spermien auch bei Schmetterlingen vorkommt. Seine Feststellungen sind in der Folgezeit vielfach bestätigt, erweitert und diskutiert worden.

a) Der Bau des Hodens.

Da der Bau des Schmetterlingshodens an anderer Stelle dieses Handbuches (Band I, S. 472—475 und S. 495—498) bereits ausführlich besprochen worden ist, erübrigt sich an dieser Stelle eine nochmalige Darstellung. Auch die Apikalzelle ist dort eingehend beschrieben. Als Ergänzung sei noch folgendes hinzugefügt. Kernewitz (1915) glaubt, daß die Apikalzelle, entsprechend der Auffassung von von La Valette St. George und Grünberg, ein verändertes Spermiogonium darstellt. Sie entsteht, indem ein Spermiogonium in das Innere einer blastulähnlichen Lage von Ursamenzellen hineinwächst. Zick (1911) und Buder (1915) betonen auf Grund ihrer ein-

gehenden Untersuchungen, daß für die Ernährung der Keimzellen außer der Apikalzelle auch die Hüllmembran des Hodens beteiligt sei. Goldschmidt (1917) konnte zeigen, daß der spätere Teil der Spermiogenese „in vitro“ auch in den lose in der Hämolymphe umher liegenden Cysten vor sich geht. Diese Beobachtung spricht gegen eine unersetzbare Nährtätigkeit der Apikalzelle. Es scheint nach dieser durch Takakusu (1924) bestätigten Erfahrung fraglich, ob die weitere Deutung von Zick noch berechtigt ist, nämlich daß die Apikalzelle einen hemmenden Einfluß auf die Entwicklung der in ihrer unmittelbaren Nähe liegenden Keimzellen ausübe, so daß die von ihr entfernter liegenden schneller reifen. Vielmehr deuten die Ergebnisse von Goldschmidt und von Takakusu darauf hin, daß die Cystenwand einen maßgebenden Einfluß auf die Ernährung der Keimzellen hat. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung wären sehr erwünscht, zumal wenn sie sich der experimentellen Methodik bedienen. Die morphologische Methode hat uns jedenfalls in den letzten 30 Jahren keine endgültige Erklärung für die Funktion der Apikalzelle gebracht.

Die Entwicklung und Reifung der Keimzellen erfolgt, je nach den Einflüssen von Temperatur und Nahrungsaufnahme, verschieden rasch. Im allgemeinen findet man in den frisch geschlüpften Räupchen nur Spermiogonien, vor der Verpuppung aber sämtliche Stadien, von den primären Spermiogonien an bis zu fast vollendeten Spermien. Während der Puppenruhe schreitet die Spermiogenese weiter fort. Die ausgeschlüpften Schmetterlinge besitzen vorwiegend oder ausschließlich reife Spermien im Hoden, während bei ihnen die Anfangsstadien der Samenbildungszellen der Degeneration verfallen.

b) Die Spermiocytogenese.

1. Die Spermiogonien.

Die Spermiogonien sind schon vor der Apikalzelle vorhanden (Grünberg 1903, Zick 1911), jedoch findet in der nächsten Umgebung der Apikalzelle eine lebhafte Zellvermehrung statt, durch welche die sekundären Spermiogonien aus den primären entstehen. Denn nach Kernewitz (1915) liegt bei einem 7 mm langen Räupchen von *Arctia caja* L. die Apikalzelle innerhalb von zwei konzentrischen Ringen von Spermiogonien, an die sich dorsalwärts ein Halbring von Spermiogonien angelagert hat. „Die Neubildung von Spermiogonien schreitet von dem neuangelegten Halbring aus fort durch fortwährende Teilung nach der Dorsalseite zu.“ Aus den Teilungsprodukten des Halbringes entstehen dann Zellenpaare, die als die erste Generation der sekundären Spermiogonien anzusehen sind, so daß die Zellen des Halbringes primäre Spermiogonien darstellen. Die paarweise eng aneinander liegenden Zellen liefern dann Gruppen von vier Zellen, und indem sich nunmehr um jede Gruppe eine Cystenhülle ausbildet, entstehen die mehrzelligen Cysten. Die Cystenhülle enthält kleine, meist abgeflachte Kerne. Nach der — sonst nicht weiter bestätigten — Ansicht von Munson (1906) treten die Cystenwandzellen aus der Apikalzelle heraus, während sie nach Zick und Buder umgewandelte Urkeimzellen sind.

Die Cysten sind im Innern der Follikel regellos verteilt. Nur die Spermiogonienzysten befinden sich in der Nähe der Apikalzelle zu einem dichteren Haufen angesammelt. Im Wachstumsstadium

und in der Reifungsperiode erfolgt die Weiterentwicklung der Keimzellen nicht mehr ganz synchron, so daß man häufig in derselben Cyste die Prophasen, Metaphasen und Anaphasen der ersten Reifungsteilung nebeneinander findet. Jedoch zeigt immer eine größere Zahl von nebeneinanderliegenden Zellen den gleichen Entwicklungszustand.

Die Spermiogonien (Fig. 147) sind ziemlich kleine Zellen mit einem kugelligen oder ovalen Kern, der im Verhältnis zum Cytoplasma groß ist. Die zu dem Syncytium der Apikalzelle gehörenden primären Spermiogonien zeigen einen kegelförmigen, nach dem Zentrum jener Zelle gerichteten Cytoplasmafortsatz. Das Chromatin der Ruhekern ist unmittelbar unter der Kernmembran in Form feinsten Fadens auf dem Lininnetzwerk verteilt. Außerdem sind ein

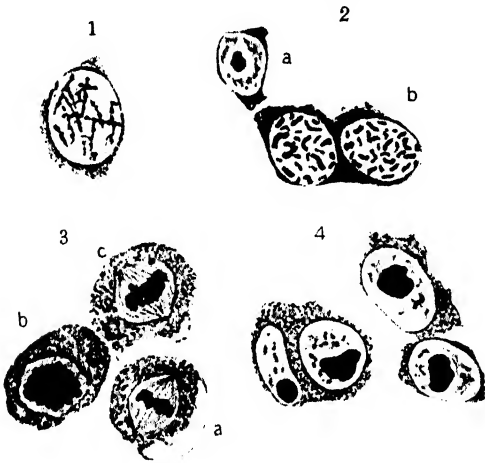


Fig. 147.

Pygaera anachoreta F., Spermiogonien. 1 frühe Prophase: 2a Ruhestadium; 2b späte Prophase; 3 Metaphase in Seitenansicht (a und c) und in Polansicht (b), 4 degenerierende Spermiogonien. (Nach Federley 1913.)

oder zwei sehr stark färbbare Nucleolen vorhanden, die nach der Ansicht von Federley (1913) und Buder (1915) einen Speicher für das Chromatin darstellen sollen. Diese Deutung der Nucleolen als Chromatinspeicher hat zwar einiges für sich, da dieselben in den „ruhenden“ Kernen eine erhebliche Größe erreichen, sich aber während der Prophasen der Mitose auflösen. Sie steht jedoch im Widerspruch zu der sonst gut begründeten Ansicht, daß die Nucleolen aus einer besonderen Stoffmasse bestehen und vorzugsweise an dem Stoffwechsel des Kernes beteiligt sind.

Von den Prophasen der Spermiogonienkerne läßt sich feststellen, daß das Chromatin sich in Spiremfäden ansammelt, die nach Federley und Buder nicht einen zusammenhängenden Faden bilden, wie Munson annahm (Fig. 147, 1). Diese einzelnen, zuerst noch mit rauher Oberfläche ausgestatteten Chromosome verkürzen sich und bilden in der Teilungsspindel glatte Stäbchen oder fast kugelförmige Gebilde. Ihre Zahl ist in den Spermiogonien oft nicht mit Sicherheit festzustellen, da sie dazu neigen, miteinander zu verklumpen (Fig. 147, 3). Deswegen fehlen für viele Arten die Zählungen an Spermiogonien. Jedenfalls ist die diploide Normalzahl der Chromosome verhältnismäßig groß, meist liegt sie zwischen 30 und 60. Wenige Formen haben unter 30, wie *Philosamia cynthia* Dru. (Dederer 1907, Cook 1910), die größte Chromosomenzahl stellte Doncaster (1914) bei *Nyssia* (= *Ithysia*) *zonaria* Schiff. mit 112 fest.

Bei nicht wenigen Schmetterlingen konnte eine Variation der Normalzahl der Chromosome festgestellt werden, so z. B. von Doncaster (1910—14) bei *Abraxas grossulariata* L. und *Lycia* (= *Biston*) *hirtaria* Cl., von Kernewitz (1915) bei *Arctia hebe* L., von Federley

(1913) bei *Pyguera anachoreta* L., von Buder (1915) bei *Deilephila euphorbiae* L. und von Seiler (1914) bei *Phragmatobia fuliginosa* L. Später hat Seiler (1917, 1921, 1922, 1923, 1925), zuerst bei *Talaeporia tubulosa* Retz und bei *Phragmatobia fuliginosa* L., dann aber auch bei anderen Arten das Vorkommen von Sammelchromosomen festgestellt. Zwei oder mehr Chromosome vereinigen sich zeitweise und in einzelnen Rassen miteinander, während sie in anderen Rassen getrennt auftreten. Zwar wurden diese Feststellungen nicht an Spermiogonien-Äquatorialplatten gemacht, aber sie sind hier erwähnt, da sie vielleicht auch geeignet sind, das Auftreten von verschiedenen Chromosomenzahlen in derselben Art zu erklären.

Die Form der Chromosome ist nahezu übereinstimmend, sie sind kurze Stäbchen oder Kugeln. Jedoch sind ihre Größen bei manchen Arten deutlich unterscheidbar. Auf die mehrfach durch besondere Größe ausgezeichneten Geschlechtschromosome der Schmetterlinge kommen wir weiter unten zurück.

Die Mitosen der Spermiogonien laufen ohne bemerkenswerte Vorgänge ab. Durch die verschiedenen Vermehrungsteilungen steigt die Zahl der in einer Cyste enthaltenen Zellen auf etwa 150 (Munson 1906). Genaue Zählungen fehlen, sie sind auch nicht leicht, da man es schwer vermeiden kann, die eine oder die andere Zelle auf zwei Schnitten doppelt zu zählen. Bei *Pieris brassicae* L. zählten wir etwa 70 Zellen. Wenn man diese Zahlen auf die ihnen am nächsten liegenden Potenzen von zwei reduziert, würden also bei *Papilio rutulus* Bsdv. 128, bei *Pieris* 64 Spermiocyten vorhanden sein müssen, so daß sich dort sieben und hier sechs Vermehrungsteilungen ergeben. Federley nimmt bei *Pyguera* deren sechs bis sieben, Buder bei *Deilephila* aber nur fünf bis sechs an.

Nicht selten finden sich degenerierende Spermiogonien, deren Chromatin während des Ruhestadiums zu auffallend großen, stark färbbaren Klumpen verdichtet ist (Fig. 147, 4). Diese Zellen erleiden dann bald einen körnigen Zerfall (Röpke 1909, Federley 1913, Buder 1915, Kernewitz 1915). Ob sie den normalen als Nährmaterial dienen, wie Buder annimmt, oder ob ihr Auftreten durch das Aufhören der Spermiogenese verursacht wird, läßt sich noch nicht entscheiden. Die letztere Ansicht wird durch Befunde von Kernewitz gestützt, nach welchen die Degeneration bei *Arctia cava* L. vorwiegend in älteren Raupen auftritt.

2. Die Spermiocyten.

Nach der letzten Spermiogonienteilung, die auch noch unweit von der Apikalzelle vor sich geht, bleiben die Chromosome zunächst noch kompakt. Bald nach der Wiederherstellung der Kernmembran verteilt sich aber das Chromatin in Form von sehr feinen Körnchen auf einem Netz von Lininfäden. Nach Seiler (1914) tritt nun das Leptotänstadium auf, in welchem sehr viele dünne Chromatinfäden oder Schleifen den Kern erfüllen. Ein charakteristisches Bukettstadium fehlt den Lepidopteren. Dafür folgt nun das Kontraktionsstadium, das allerdings bei den verschiedenen Spezies ungleich stark auftritt (Fig. 148, 149). Die ganze Chromatinmasse zieht sich an dem inneren, dem Zentrum der Cyste zugekehrten Pol des Kernes zu einem dichten, fast unentwirrbaren

Knäuel zusammen, der aber aus Fäden bestehen dürfte, da einzelne Fadenenden oder Schleifen aus ihm in den freien Kernraum hervorragen (Fig. 148). An lebenden Spermiocyten konnte Goldschmidt (1917) diese „Synapsis“ zwar nicht feststellen, aber er sah eine einseitige Anhäufung von vielen stark lichtbrechenden Körnchen im Kern. Nach einiger Zeit lockert sich der synaptische Knäuel, die Chromosomfäden werden einzeln sichtbar und verteilen sich ziemlich gleichmäßig über den ganzen Kern, ohne jedoch zählbar zu sein. Seiler (1914) fand die Fäden jetzt doppelt so dick als vor der Synapsis, zweiteilig und in haploider Zahl vorhanden (Fig. 149). Demnach haben wir es in dem nun folgenden Pachytänstadium mit parallel konjugierten Fäden zu tun. — Von den mannigfaltigen, zum Teil einander widersprechenden, zum Teil unklaren Mitteilungen, die die Literatur über die Konjugation der Chromosome bei den Lepidopteren enthält, sind die hier erwähnten von Seiler am klarsten und wegen der Analogie mit anderen gesicherten Feststellungen am einleuchtendsten. Wir können dem-

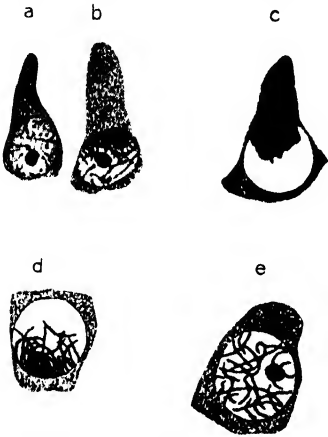


Fig. 148.

Fig. 148.

Pygaera curtula L., Spermiocyten. a kurz nach der letzten Spermiogonienteilung; b Beginn der Synapsis; c Synapsis; d Auflockerung des Knäuels; e Prophase. (Nach Federley 1913.)

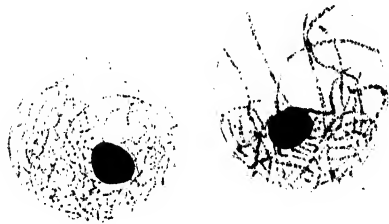


Fig. 149.

Fig. 149.

Phragmatobia fuliginosa L., Spermiocyten. Synizesis und Chromosomenkonjugation, rechts erstes Pachytänstadium. (Nach Seiler 1914.)

nach mit Seiler die parallele Konjugation der Chromosome für die Lepidopteren spermiogenese als gesichert annehmen.

Nach der Auflösung des Kontraktionsknäuels beginnt das hauptsächlichste Wachstum der Spermiocyten, die infolgedessen an die Peripherie der Cyste verlagert werden; das leere Innere der Cyste füllt sich jetzt mit Flüssigkeit. Das Protoplasma beginnt stark zu wachsen, so daß die Spermiocyten schließlich acht- bis zehnmal größer sind als die letzten Spermiogonien. Der Kern wächst etwas weniger. Sein Chromatin verteilt sich wieder auf dem stark vergrößerten Lininnetz, und es erscheint jetzt, oder auch schon während der Chromatinkontraktion, ein recht beträchtlicher, stark färbbarer Nucleolus; auch zwei Nucleolen treten auf. Die Annahme von Stevens (1906), Dederer (1907) und Cook (1910), daß die Nucleolen als heteropyknotische Heterochromosome „vom Nezara-Typus“ angesehen werden dürfen, hat sich als irrtümlich herausgestellt, wie

Doncaster (1912, 1914), Federley (1913), Seiler (1914) und Kernewitz (1915) nachgewiesen haben.

In diesem Stadium haben sich die Spermiocyten-Cysten aus der eng gedrängten Anhäufung um die Apikalzelle losgelöst und liegen nunmehr frei, aber regellos in dem Lumen der Hodenfollikel umher.

Am Anfang der Wachstumsperiode (Federley 1913) oder doch während der oben beschriebenen „Ruheperiode“ der Spermiocytenkerne werden die hier zuerst von Meves (1897, 1900) richtig beschriebenen Centriole sichtbar. In jeder Zelle liegen ihrer zwei hart an der dem Innern der Cyste zugekehrten Zellwand. Bei den *Pygaera*-Arten, bei *Deilephila euphorbiae* L. und vielen anderen Spezies stellen sie stark gekrümmte Häkchen dar, die ihre Spitze dem Kern zukehren. Bei *Galleria mellonella* L. sind sie dagegen kugelförmig (von

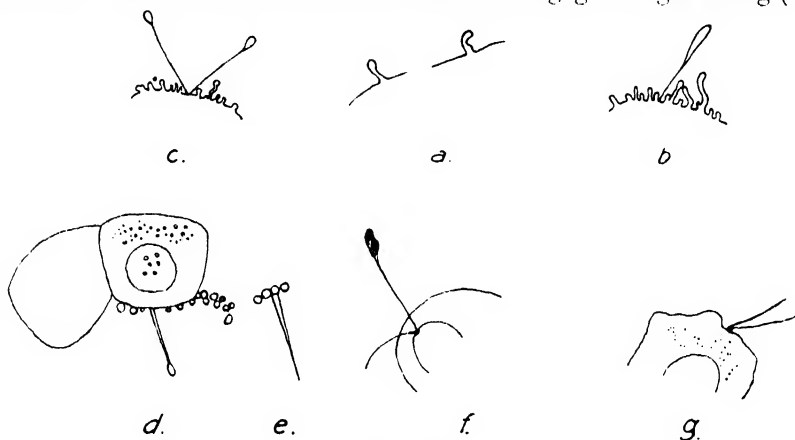


Fig. 150.

Samia cecropia L. Spermiocyten, Wachstum des Achsenfadens nach Beobachtungen an den lebenden Zellen. a–b Beginn der Pseudopodienbildung; d–e Auswachsen des Achsenfadens (e ist 15 Minuten nach d skizziert); c starre Achsenfäden mit Plasmakügelchen; f–g dieselbe Zelle wie d–e, fünf Stunden später, das Centriol ist sichtbar geworden. (Nach Goldschmidt 1917.)

Kemnitz 1914). Von jedem Centriol aus wachsen zwei feine, etwas starre Fäden in die Cystenöhle hinein, die künftigen Achsenfäden der Spermiden (Meves). Goldschmidt (1917) konnte beobachten, wie sie aus der lebenden Zelle zunächst nach der Art von Pseudopodien herauswachsen (Fig. 150 a, b). Denn an der inneren Wand der Spermiocyten bilden sich mehrere oder viele pseudopodienartige Fortsätze, die in die Cystenöhle hineinragen (Meves, Goldschmidt). Das Hinauswachsen der Achsenfäden ähnelt zunächst dem der Pseudopodien. Bald jedoch zeigen sich die Achsenfäden sehr viel dünner und starrer, an ihren Enden bleibt ein kleines Plasmatröpfchen bestehen (Fig. 150 c, d, f).

Die Prophasen der ersten Reifungsteilung beginnen damit, daß sich das Chromatin wieder stärker verdichtet, und indem der Nucleolus verschwindet, „erscheinen auf dem Reticulum kleine Chromatinklümpchen; sie sammeln sich zu Gruppen, und allmählich werden die Bildungsterritorien der Prophasenchromosome kenntlich“ (Seiler 1914; vgl. Fig. 151 b). Gegenüber der Angabe von mehreren

Autoren (Federley 1913, Buder 1915), daß erst jetzt die Konjugation der Chromosome stattfindet, scheint die Auffassung von Seiler die bessere, nach welcher die Chromosome schon am Ende des leptotänen Stadiums konjugieren. Seiler stellte auch fest, daß die allmählich auftauchenden Chromosome in haploider Zahl, nie auch nur annähernd in der diploiden vorhanden sind. Die Prophasenchromosome sind zunächst lange, gerade Stäbchen, häufig geschlängelt oder gebogen und endlich auch V-förmig. Ihre Bivalenz ist selten deutlich erkennbar, doch in einzelnen Fällen (Fig. 151 c, 8) sieht

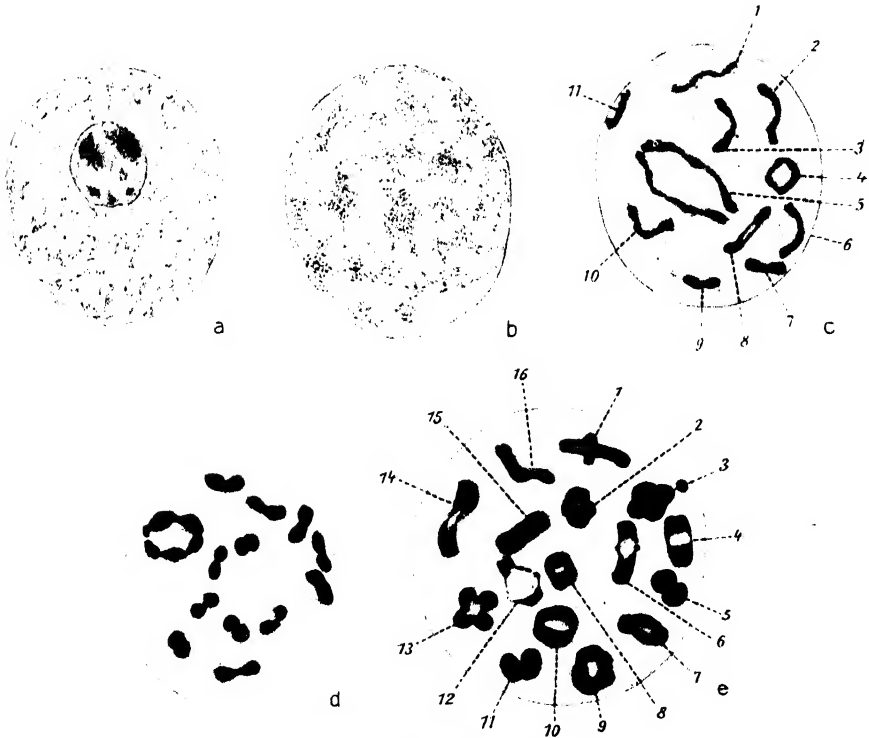


Fig. 151.

a—d *Phragmatobia fuliginosa* L., Spermiocyten. a Auflösung des Nucleolus; b erstes Auftauchen der Prophasenchromosome; c verschiedene Typen der Prophasenchromosome; 5 ist das bivalente Geschlechtschromosom; d Kompaktwerden der Prophasenchromosome mit dem großen ringförmigen Geschlechtschromosom. e *Lymantria japonica* Motsch., verschiedene Typen von Prophasenchrosomen. (Nach Seiler 1914.)

man, daß sie aus zwei parallelen Fäden bestehen, die auch wohl einen Ring bilden können (Fig. 151 c, 4). Nicht klar ist die Deutung für die in jedem Faden auftretende Querkerbe. Durch die fortschreitende Verkürzung der Fäden entstehen dann schließlich semmel-förmige Doppelchromosome, die nie die sonst typischen Tetraden-formen zeigen, sondern sehr kurze Stäbchen oder Würfel darstellen. In der Diakinese liegen sie vorwiegend an der Kernmembran. Wegen ihrer Kleinheit und sehr starken Verdichtung ist bisher eine ganz einwandfreie Feststellung über ihre Einstellung in der Spindel und den Modus ihrer Teilung nicht mitgeteilt worden. Federley (1913)

und Seiler (1914) nehmen an, daß die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung ist. — Im übrigen zeichnen sich die Teilungsspindeln dieser Mitose durch große Klarheit aus (Fig. 152 e). Die Chromosome liegen gut getrennt nebeneinander und ihre Größen

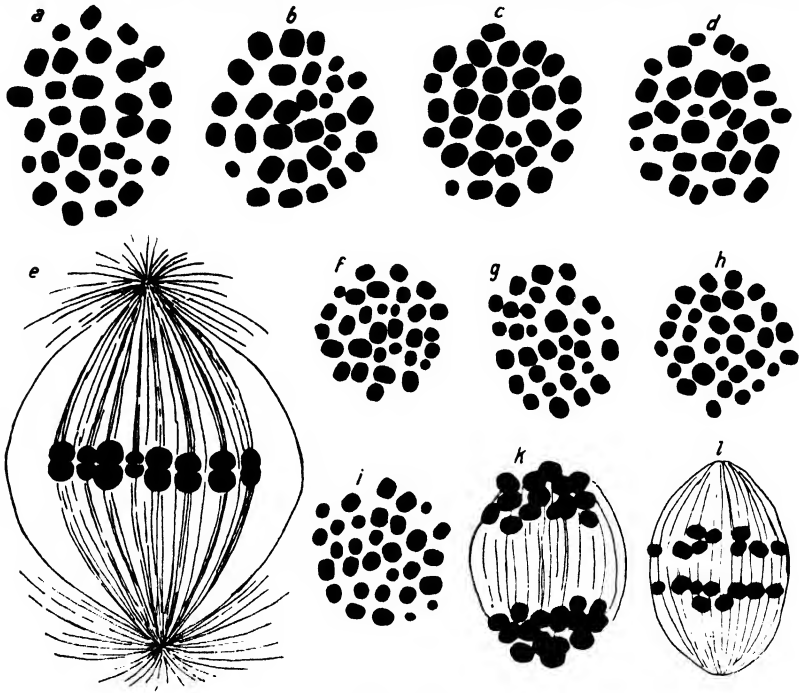


Fig. 152.

Lymantria dispar L. und *L. japonica* Motsch., Spermiocyten. Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung; a—b von *L. dispar*; c—d von *L. japonica*; e Metaphase; f, g Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilung von *L. dispar*, h, i von *L. japonica*; k Anaphase der ersten, l der zweiten Reifungsteilung. (Nach Seiler 1914.)

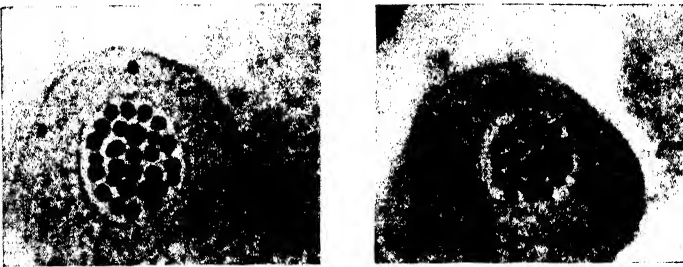


Fig. 153.

Lymantria monacha L. Äquatorialplatten der ersten (1) und der zweiten (2) Reifungsteilung. (Nach Seiler und Haniel 1921.)

sind deutlich verschieden (Fig. 153). Zur Zählung der Chromosome eignen sich die in den Hodenfollikeln recht häufigen ersten Reifungsteilungen daher sehr gut. — Die Centriolen sind meistens recht deutlich (Meves). Bei *Pygaera* und vielen anderen trägt jedes von ihnen zwei Achsenfäden.

Nach erfolgter Spermiocyteneteilung fehlt auch bei den Schmetterlingen ein eigentliches Ruhestadium, die Chromosome verklumpen nur zu einem kernähnlichen Gebilde. Bei *Pygaera* tritt aber doch eine Kernmembran auf.

In der zweiten Reifungsteilung ist wieder dieselbe Zahl von Chromosomen vorhanden wie in der ersten, ihre Größenverschiedenheiten sind wieder deutlich (Fig. 153). Ob sie sich nun nach dem Querspalt oder dem Längsspalt teilen, steht nicht sicher fest.

3. Die Geschlechtschromosome.

Wie oben kurz erwähnt wurde, hat Seiler (1913, 1914) bei *Phragmatobia fuliginosa* L. das Vorhandensein eines ungleichen Paares

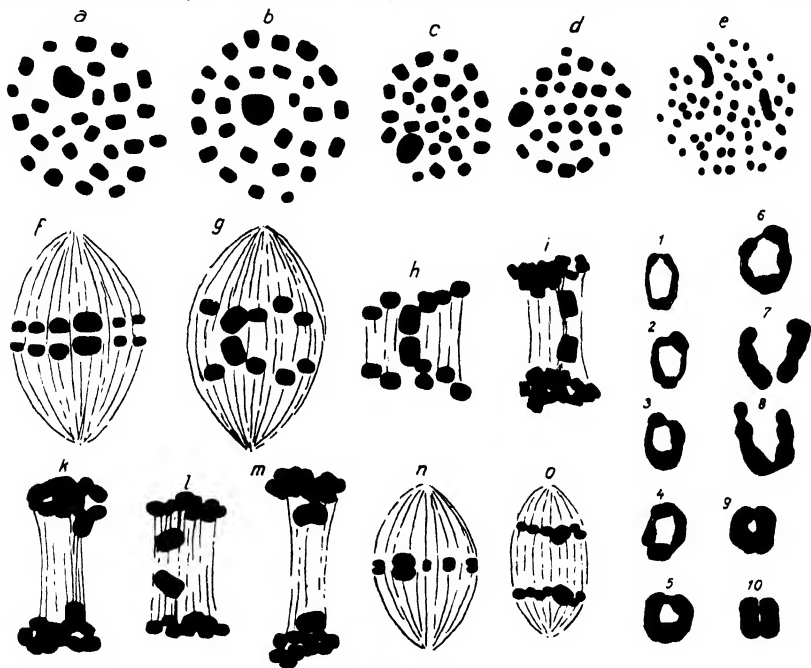


Fig. 154.

Phragmatobia fuliginosa L. Spermiocyten. *a, b* Äquatorialplatten der ersten, *c, d* der zweiten Reifungsteilung; *e* Spermiogonienäquatorialplatte; *f—m* Anaphasen der ersten, *n, o* der zweiten Reifungsteilung. 1—10 das Kompaktwerden des Geschlechtschromosomenpaares. (Nach Seiler 1914.)

von Heterochromosomen beim Weibchen (XY-Chromosome) und von zwei X-Chromosomen beim Männchen festgestellt. In den Spermiogonien ist von diesen während der Ruhestadien nichts zu sehen. In den Äquatorialplatten der Spermiogonien zeigen sich aber zwei besonders große, einander gleiche Chromosome, die genau so geformt sind, wie das X-Chromosom der Eier. Auch die somatischen Äquatorialplatten der Männchen zeigen diese beiden großen Chromosome (Fig. 154 *e*). Im Wachstumsstadium der Spermiocyten sind die beiden X-Chromosome nicht von den Autosomen verschieden. Der Nucleolus kann nicht aus den Heterochromosomen bestehen, er ist nur in der Einzahl vorhanden und verschwindet kurz vor dem Wiederauftauchen der Prophasenchromosome oder bald danach.

Der Nucleolus scheint aus mehreren Teilen zusammengesetzt zu sein, die in einem gemeinsamen Plasmosom liegen. In diesem komplexen Körper verschwinden zuerst die Nucleolen, so daß ein blasses Plasmosom übrig bleibt, das sich alsdann auch auflöst. Mit den etwas später auftauchenden Heterochromosomen hat der Nucleolus also nichts zu tun. Seiler findet auch keine Beziehungen zwischen der Auflösung des Nucleolus und der Verdichtung der Chromosome (gegen Federley und Buder).

Die Heterochromosome werden erst sichtbar, wenn die Autosome aus dem Reticulum des Wachstumsstadiums auftauchen. Sie zeigen also keine Heteropyknose. Meistens erscheinen sie in Form eines großen Ringes, der mehrere unregelmäßige, knotige Verdickungen besitzt (Fig. 154, 1—6, 9—10). Diese Ringe sind nach Seiler (1914) entstanden durch Parallelkonjugation der beiden Heterochromosome, „hierauf weichen die Paarlinge in der Mitte auseinander, oder aber die Ringe sind Anfangsstadien der Parallelkonjugation; diese vollzieht sich vor unsern Augen in den Prophasen und beginnt damit, daß die Enden der Paarlinge sich nähern und verkleben“. Für wahrscheinlicher aber hält es Seiler, daß sie schon während der Synizesis konjugieren und in dem Diplotän- und Ruhestadium auseinanderweichen. Jedenfalls ist ihre Konjugation nicht so innig wie die der Autosome. Der Trennungsspalt bleibt während der Prophase deutlich bestehen.

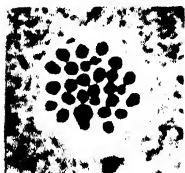
In der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung bilden sie eine große Dyade (Fig. 154 a, b), deren Querspalt senkrecht zur Spindelachse liegt (Fig. 154 f). Ihre Größe übertrifft auch hier diejenige der Autosome um das Vierfache. Bei der Anaphase werden die beiden X-Chromosome voneinander getrennt und wandern mit deutlicher Verspätung zu den Spindelpolen (Fig. 154 g—m). Für die Heterochromosome ist demnach die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung.

In der zweiten Reifungsteilung sind sie nur durch ihre Größe gekennzeichnet (Fig. 154 c, d und n, o). Sie teilen sich dabei wie die Autosome und gleichzeitig mit diesen, ohne nachzuhinken. — Die zweite Reifungsteilung ist also auch für die Heterochromosome eine Äquationsteilung. Es entstehen auf diese Weise bei *Phragmatobia fuliginosa* L. lauter gleiche Spermatozoen, das männliche Geschlecht ist monogametisch.

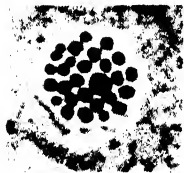
Bei *Fumea casta* Pall. und *Talacporia tubulosa* Retz ist jedoch im weiblichen Geschlecht nur ein unpaares X-Chromosom vorhanden, dagegen haben die Männchen zwei X-Chromosome. Hier verläuft die Teilung der Heterochromosome in den Spermiocten in der Regel ebenso wie oben beschrieben. Ausnahmsweise jedoch kommt es vor, daß die beiden Heterochromosome vor der ersten Reifungsteilung nicht konjugieren. Die Äquatorialplatten enthalten dann nicht 30 Chromosome, wie es normal ist, sondern 31 (es wurden z. B. 563 Platten mit 30 und 9 mit 31 Chromosomen gezählt). Die univalent bleibenden Heterochromosome verbleiben aber fast immer im Plasma der sich durchschnürenden Spermiocten liegen, ohne in die Tochterplatten aufgenommen zu werden. Dadurch entstehen dann Spermatozoen mit 29 Chromosomen ohne X-Chromosom. „Befruchten sie ein Ei mit 30 Chromosomen, so entsteht ein Ausnahmeweibchen mit 59 Chromosomen, dessen X-Chromosom von der Mutter stammt (matro-

clines ♀); gelangen sie in ein Ei mit 29 Chromosomen, so entsteht ein Ausnahmeweibchen mit 58 Chromosomen ohne X-Chromosom“ (Seiler 1921).

Seiler hat (1917 a, 1925) bei *Phragmatobia* auch noch eine andere sehr wichtige Erscheinung gefunden, nämlich, daß sich das X- und das Y-Chromosom mit je einem Autosom Z zu einem Sammelchromosom vereinigen können. Es können entweder beide Heterochromosome frei sein, oder eins frei und das andere mit Z verbunden, oder beide mit Z verbunden (vgl. Fig. 155, 156). Dadurch ergeben sich verschiedene Chromosomenzahlen in den Spermatozoen und da ein und dasselbe Männchen in allen Zellen stets das gleiche Chromosomensortiment besitzt, mehrere nur durch die Chromosomenzahlen unterschiedene Rassen. Da diese sich unter entsprechender Kombination der Chromosomensortimente miteinander kreuzen lassen, sind die betreffenden Chromosomenverhältnisse erblich. Genauere Angaben darüber finden sich in den Arbeiten von Seiler (1917 a, 1917 b, 1921 und 1925).



a



b

Fig. 155.

Fig. 155.



Fig. 156.

Phragmatobia fuliginosa L. Rückkreuzung der Rasse mit 29 Chromosomen mit der Rasse mit 28 Chromosomen. Praespermiden von F_2 : a Rasse mit 29 Chromosomen, das große Chromosom ist mit einem kleinen verklebt; b Rasse mit 28 Chromosomen. (Nach Seiler 1917 a.)

Fig. 156.

Phragmatobia fuliginosa L. Erste Reifungsteilung eines Bastards (F_1 einer Kreuzung 28 Chromosome \times 29 Chromosome). In der Anaphase geht nach rechts ein großes, nach links gehen zwei kleinere Chromosome. (Nach Seiler 1917 a.)

In diesem Zusammenhang muß auch auf die Erscheinung der Chromosomenkoppelung hingewiesen werden, die Seiler (1922, 1923) bei *Solenobia pineti* Z. und Seiler und Haniel (1923) bei *Lymantria monacha* L. beschrieben haben. Ohne daß sich bei diesen Arten Geschlechtschromosome nachweisen ließen, konnte doch eine Koppelung von zwei bis vier Chromosomen miteinander festgestellt werden. Es treten dadurch bei *Solenobia pineti* Z. drei Rassen mit den in Spermioeyten, also haploid gezählten Chromosomenzahlen 30, 31 und 32 auf (Fig. 157). Durch die Koppelung und Lösung dieser Sammelchromosome sind verschiedene von der Chiasmatype unabhängige Möglichkeiten eines Faktorenaustausches gegeben, auf welche die zitierten Arbeiten des näheren eingehen. Über das Sammel-

chromosom von *Lymantria* und die Heterochromosome der Weibchen ist weiter unten bei der Eireifung berichtet worden.

Endlich soll noch erwähnt werden, daß Doncaster (1914a, 1914b) bei *Abraxas grossulariata* L. ebenfalls ein unpaares Hetero-

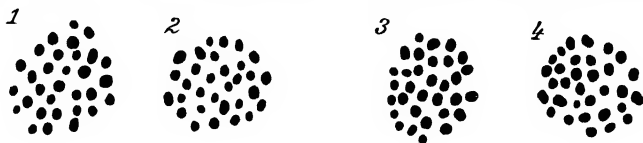


Fig. 157.

Solenobia pineti L., Äquatorialplatten der ersten Reifungsteilung. 1 und 2 aus einem Männchen mit 31 Chromosomen, 3 und 4 aus einem Männchen mit 32 Chromosomen. (Nach Seiler 1922.)

chromosom beim Weibchen gefunden hat. Doch zeigen die beiden X-Chromosome der Männchen keine cytologisch besonders hervorzuhebenden Eigenschaften.

c) Die Spermiohistogenese.

Wir beginnen mit der Darstellung der Histogenese der typischen oder eupyrenen Spermien.

Der Kern der Spermiden bleibt noch lange Zeit hindurch kugelförmig und streckt sich erst, nachdem die Umlagerung der übrigen

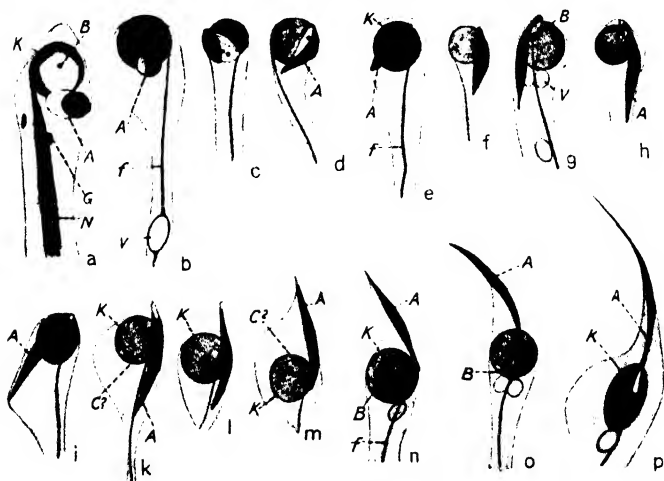


Fig. 158.

Pygaera bucephala L., Eupyrene Spermiden. Umwandlung des Acroblasts A zum Spitzenstück. In a. ein Golgikörper G. Ferner bezeichnen: B ein Chromatinkörperchen unbekannter Bedeutung; C Centriol; K Kern; N Mitochondrien; V bläschenförmige Gebilde der Mitochondrien; f Achsenfaden. (Nach Bowen 1922d.)

Zellteile vollendet ist (Fig. 158). Sein Chromatin liegt zuerst in größeren Brocken an der Kernwand verteilt, so daß das Innere hell bläschenartig aussieht. Später verteilt es sich feiner, um sich dann wieder stärker zu verdichten. Es bildet darauf einen stark färbbaren, zuerst kugelförmigen Klumpen, der an der Anheftungsstelle des Centriols liegt. Später nimmt es vorübergehend die Form einer Kugel-

kappe an (Fig. 158 *c, d*) und läßt ein etwa den dritten Teil des Kerns umfassendes Segment ganz frei, das ungefärbt bleibt. Vor Beginn der Streckung des Kopfes füllt aber das Chromatin den Inhalt des Kerns bei vielen Arten wieder vollständig an (Fig. 158 *d—p*). In dem Maße, in welchem sich endlich der Kopf zu einer langen dünnen Spindel ausstreckt, nimmt seine Färbbarkeit erheblich zu (Fig. 162).

Die Zentralkörner sind, wie zuerst Meves (1897, 1900) entdeckt hat, von der Wachstumsperiode an in den Spermiocyten sichtbar. Während sich der Kern im „Ruhestadium“ befindet, liegen sie an der dem Innern der Cyste zugewendeten Zellwand. Bei *Pygaera*, *Deilephila* und anderen Formen bilden sie stark gekrümmte Häkchen oder V-förmige Doppelstäbchen, welche mit ihrer Konkavität der Zellwand zugekehrt sind. Die Enden der Stäbchen

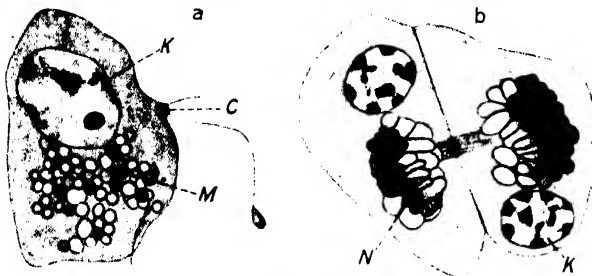


Fig. 159.

Callosamia promethea Dru. *a* Spermiocyte; *C* Centriol mit Achsenfäden; *K* Kern; *M* Mitochondrien; *b* junge Spermiden kurz nach der zweiten Reifungsteilung; *K* Kern; *N* Mitochondrien, die chromophile und die chromophobe Substanz trennen sich. (Nach Bowen 1922d.)

berühren die Zellwand. Von beiden Enden des Doppelstäbchens geht je ein feines Fädchen aus, das an seinem Ende ein Protoplasmatröpfchen trägt (Fig. 150 *b—d, f*, Fig. 159 *a*). Dies sind die künftigen Achsenfäden der Spermien. Bei der Wachsmotte *Galleria mellonella* L. sind die Centriole kugelig und auf dem Stadium der frühen Kernprophasen bereits in je zwei Körnchen geteilt, die nunmehr an der Kernmembran liegen.

Während der beiden Reifungsteilungen bleiben die Achsenfäden an den Zentralkörnern festgeheftet (Meves, Federley, Buder). Die hakenförmigen Centriole von *Pygaera* u. a. mehr teilen sich nach Schluß der ersten Reifungsteilung in zwei Stäbchen, und so erhält in der zweiten Reifungsteilung jede Spermiide ein stäbchenförmiges, inzwischen verkürztes Centriol mit angeheftetem Achsenfaden (Fig. 165 *a—d*).

Es ist also bei den Lepidopteren sicher, daß das dunkel gefärbte Körnchen am proximalen Ende des Achsenfadens das Centriol der Präspermide darstellt. Während der Histogenese ist jedoch die weitere Entwicklung noch nicht befriedigend aufgeklärt worden, da es auf den früheren Stadien der Spermidenentwicklung schwer hält, das oder die Centriole zu verfolgen. Es ist nicht sicher, ob und wann sich das zunächst einfache Zentralkorn in zwei Körner teilt. Nach Gatenby (1917) soll eins von den Centriolen ausgestoßen werden. Jedenfalls befindet sich an der Stelle, wo der Achsenfaden

an den Kern ansetzt, ein dunkel gefärbtes Körnchen, das mit Recht als das Centriol angesprochen werden darf. Allerdings liegt in seiner Nähe oft ein chromatoider Körper von ähnlicher Größe, aber unbekannter Natur, der leicht mit ihm verwechselt werden kann (Fig. 158, 161). Die Ansatzstelle des Achsenfadens befindet sich zunächst an der dem Mitochondrienkörper entgegengesetzten Seite. Später scheint sie von hier an die Basis des Kopfes zu wandern (Fig. 161 *h*). Doch ist diese Wanderung nicht immer ganz sicher, vielleicht handelt es sich auch um eine Umlagerung des Kopfes, der in den mittleren Spermiden eine eigenartige Umbiegung mit nachfolgender Streckung zeigt (Fig. 158, 161).

Die Mitochondrien sind in den Samenzellen der Schmetterlinge überaus kräftig entwickelt, so daß sie sogar bei sonst für ihre Darstellung ungeeigneten Fixierungen hervortreten. Ihre Beteiligung am Aufbau des Samenfadens wurde daher schon von Platner, von La Valette-St. George und anderen frühzeitig erkannt, jedoch war ihre Unterscheidung von anderen, oft ebenfalls als „Nebenkern“ zusammengefaßten Differenzierungen, wie Spindelrestkörper usw., noch unsicher. Heute findet sich der Name „Nebenkern“ wohl nur noch auf den Mitochondrienkörper angewendet. Die erste gründliche Untersuchung über die Bildung des Nebenkerns aus den Mitochondrien in den Samenzellen der Schmetterlinge verdanken wir Meves (1900). Die von diesem Autor sehr klar und überzeugend entwickelten Anschauungen sind erst in neuerer Zeit durch Gatenby (1917) und Bowen (1922 g, 1924) erweitert worden.

In den Spermiocyten füllen die Mitochondrien den Zellkörper ziemlich gleichmäßig an, jedoch sammeln sie sich später zu einem Körnerhaufen, der auf der einen Seite des Kerns liegt. Sie sind kleine Bläschen, die aus einer mit Eisenhämatoxylin färbbaren Schale und einem hellen Inhalt bestehen (Fig. 159 *a*). Gatenby, Bowen und Nath (1925) nennen die äußere, stark färbbare Schale die „chromophile“, den hellen Inhalt die „chromophobe“ Substanz. Während der Zellteilung häufen die Mitochondrien sich etwas mehr an der Außenwand der Spermiocyte an. Ihre Zahl nimmt ab, aber die Größe der einzelnen Bläschen nimmt zu. Während der Mitose umgeben sie die Teilungsspindel und bilden kettenähnliche Reihen, indem sie durch Fäden, die aus der Schalensubstanz gebildet werden, zusammenhängen. Dann fließt die hellere Innensubstanz an den polaren Enden zu größeren Bläschen zusammen, während die auf diese Weise stark aufgetriebenen Kettenenden durch einen dünnen, ausschließlich aus Schalensubstanz bestehenden Strang verbunden sind. Der Verbindungsstrang schnürt sich während der Anaphase der Mitose endlich ganz durch. In ähnlicher Weise verläuft auch die Teilung der Mitochondrien in der zweiten Reifungsteilung.

In den Spermiden setzt nun eine weitere Umwandlung der Mitochondrien ein. Sie bilden einen runden Haufen von beträchtlicher Größe, dessen Durchmesser denjenigen des Kernes oft um das Mehrfache übertrifft, so daß hier die Bezeichnung „Nebenkern“ recht einleuchtend ist. Da sie während der späteren Anaphase und der Telophase den Spindelkörper umhüllen, konnte früher die irrtümliche Ansicht entstehen, daß der Nebenkern aus dem Spindelrestkörper hervorginge. Der Mitochondrienkörper zeigt dann bald eine Umlagerung seiner beiden Substanzen. Zunächst sondern sich

die Schalensubstanz und die helle Innensubstanz voneinander, indem sie zu einer dunklen und zu einer hellen Hälfte des Nebenkerns zusammenfließen (Fig. 159 b). Etwas später bildet die chromophobe Substanz einen Ring von Bläschen um die chromophile Substanz.

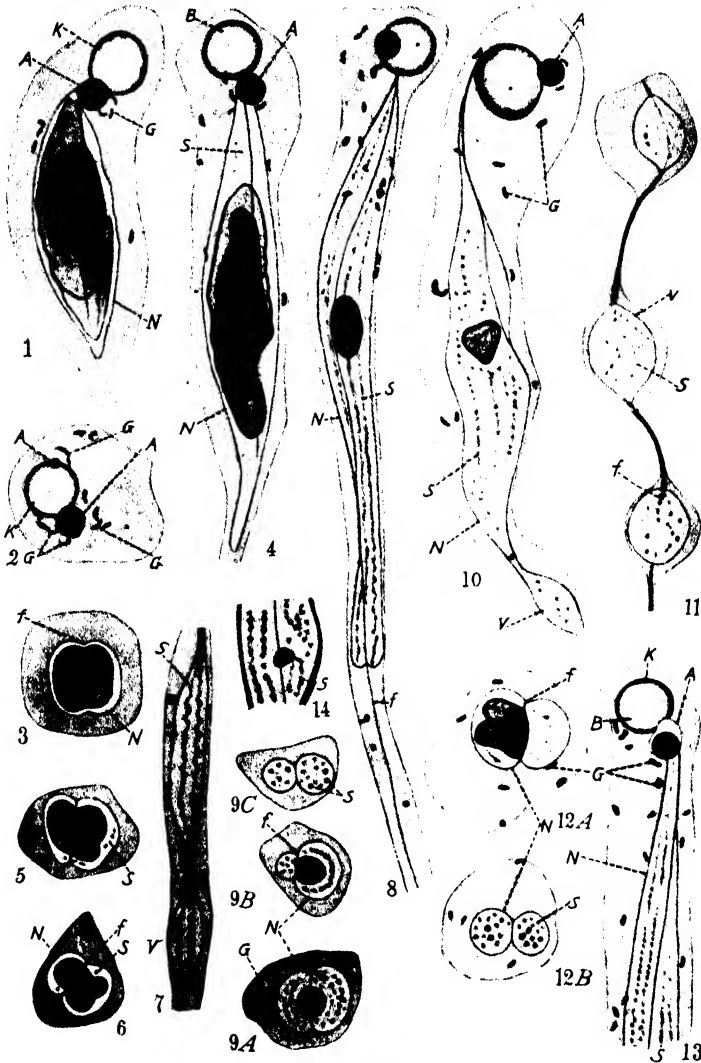


Fig. 160.

Pygaera bucephala L.. Eupyrene Spermatiden während der Umwandlung der Mitochondrien (siehe Text). A Acroblast; B Chromatinkörnchen, G Golgikörper; K Kern; N Mitochondrienkörper (Nebenkern); S Scheidensubstanz; V Mitochondrienbläschen; f Achsenfaden. Die Figuren 2—6, 9, 12 sind Querschnitte, die übrigen Längsschnitte. (Nach Bowen 1922d.)

Indem dann die Grenzen der Bläschen verschwinden, entsteht eine helle äußere Zone, in welcher der von dunklen Strängen oder gebogenen Platten durchzogene Innenkörper liegt (Fig. 160, 1—6). Inzwischen beginnt die Spermatide sich zu strecken (Fig. 160, 1), und der Mitochondrienkörper verlängert sich zu einem ellipsoiden Ge-

bilde, das vorn — meist mit dem Achsenfaden zusammen — an den Kern angeheftet ist (Fig. 160, 1). Gleichzeitig wird dieser „Neben-

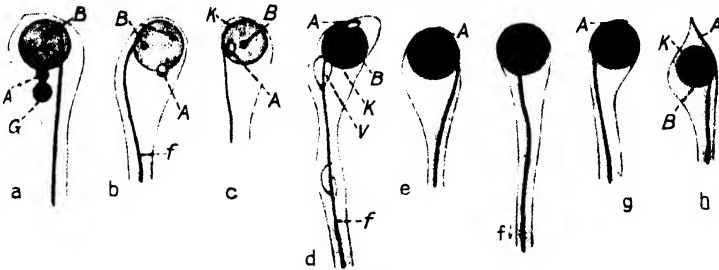


Fig. 161.

Callosamia promethea Dru., Eupyrene Spermatiden. Entstehung und Umlagerung des Acrosoms. Bedeutung der Buchstaben wie in Fig. 160. (Nach Bowen 1922d.)

kern“ durch zwei einander gegenüberliegende Längsfurchen eingeschnürt. In der einen Furche liegt der Achsenfaden (Fig. 160, 3, 5, 6). Allmählich aber treten dann in seiner helleren Außenzone viele kleine, schwach färbbare Körnchen oder Bläschen auf, die zu mehreren längs verlaufenden Strängen angeordnet sind (Fig. 160, 4, 7, 8). Sie liefern die sogenannte „Scheidensubstanz“ (Nath 1925). Während sich der gesamte Mitochondrienkörper immer weiter längs des Achsenfadens in der nunmehr stark gestreckten Spermatide ausdehnt, verliert sein dunkler Innenkörper immer mehr an Umfang, bis er sich endlich auflöst (Fig. 160, 5, 10, 14). Das Cytoplasma mit der chromophoben Substanz bildet oft die auch bei anderen Insekten auftretenden perlschnurartigen Bläschen längs des Schwanzes (Fig. 160, 7, 11), und indem deren Bläschen immer mehr an Umfang abnehmen, fließt ein Teil des Cytoplasmas vom Schwanz ganz ab. Die „Scheidensubstanz“ umhüllt aber den Achsenfaden unter Bildung der Schwanzscheide (Gatenby, Bowen, Nath, vgl. Fig. 160, 11, 13).

Das Spitzenstück entsteht nach Gatenby und Bowen bei den Lepidopteren in ähnlicher Weise wie bei den Hemipteren aus dem vom Golgi-Apparat gelieferten Acroblast, nur daß hier der stark färbbare Teil des Acroblasts das Acrosom liefert (Fig. 158, 161). Die eigentümliche Umlagerung des Acrosoms bei *Pygaera* und seine bedeutende Längsstreckung sind aus Fig. 158 und 162 zu ersehen.

Die Umbildung der Spermatiden zu Spermien verläuft bei den Lepidopteren unter Ausbildung einer besonderen Nährzelle. Denn indem sich die Spermatiden in die Länge strecken, richten sie sich in ihrer Cyste alle parallel zu-

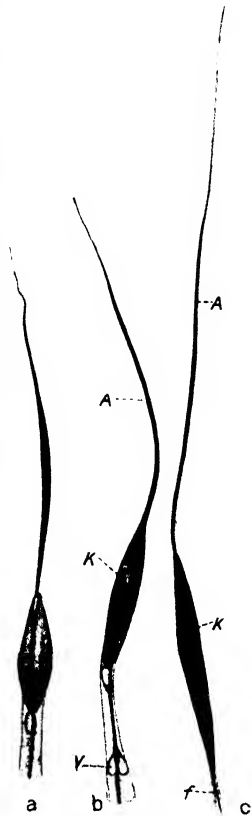


Fig. 162.

Pygaera bucephala L.,
Eupyrene Spermien.
Letzte Entwicklung des
Spitzenstücks.
(Nach Bowen 1922d.)

einander aus und treten durch dünne Plasmafäden mit einer zu erheblicher Größe herangewachsenen Cystenwandzelle in Verbindung, die offenbar als Nährzelle dient. Auch die übrigen Wandzellen der Cyste vermitteln die Ernährung, jedoch werden die wachsenden Spermiden offenbar nur von dieser einen Nährzelle aus versorgt, die daher den ähnlichen Nährzellen in den Spermioeyten der Käfer oder den Basalzellen der Mollusken gleich zu achten ist.

Die apyrenen Spermien.

Die eigentümliche Ausbildung von chromatinlosen, sogenannten apyrenen Spermien hat zuerst Meves (1900, 1901, 1903) bei den

Schmetterlingen festgestellt. Er beschrieb sie ausführlicher bei *Pygaera bucephala* L. und *Dicranura vinula* L. Bald darauf fand sie Voïnov (1903) bei mehreren Arten der Gattungen *Colias*, *Macroglossa*, *Papilio* und *Vanessa*, etwas später dann Doncaster

(1911) bei *Abraxas grossulariata* L. und Federley (1913) bei *Pygaera anachoreta* F., *curtula* L. und *pigra* Hufn. Kernewitz (1915) konnte sie bei fast allen von ihm untersuchten über 30

Schmetterlingsarten feststellen, nur bei den Noctuiden *Cucullia argentea* und *Dianthoecia capsicola* konnten sie nicht mit Sicherheit gefunden werden, bei *Agrotis triangulum* und *Agr. praecox* fand er sie in sehr geringer Menge. Buder (1915) erwähnt sie bei *Deilephila euphorbiae* L. nicht, wo sie auch Meves vermißt hatte, dagegen konnte Kernewitz sie bei dieser Art und, abwei-



Fig. 163.

Pygaera bucephala L., Apyrene Spermioeyten. a vor, b—d während, e nach Abschluß der ersten Reifungsteilung. (Nach Meves 1902.)

chend von Meves, bei *Sphinx ligustri* L. und *Pieris brassicae* L. feststellen. Demnach ist das Vorkommen der apyrenen Spermien bei den Schmetterlingen recht häufig und vielleicht überhaupt allgemein.

Die Entwicklung der apyrenen Samenzellen unterscheidet sich von derjenigen der eupyrenen mit Bestimmtheit von der Wachstumsperiode an, indem die atypischen Spermioocyten nach der „Synapsis“ ein weit geringeres Wachstum zeigen als die typischen. Daher sind auch die aus atypischen Zellen gebildeten Cysten erheblich kleiner. Typische und atypische Cysten kommen nebeneinander in demselben Follikel vor, niemals aber liegen beide Arten von Zellen in ein und derselben Cyste. Auch die Chromosome der atypischen Spermioocyten sind erheblich kleiner als die der normalen (Federley 1913). Bei den *Pygaera*-Arten scheint auch die Konjugation der Chromosome in den atypischen Spermioocyten auszufallen, während sie Doncaster bei *Abraxas grossulariata* L. beobachtete. Die Reifungsteilungen verlaufen bei den atypischen Spermioocyten schon ganz abweichend, indem die Chromosome ziemlich regellos auf den Spindelfasern liegen (Fig. 163), jedenfalls wird keine Äquatorialplatte gebildet (Meves, Federley). Die Chromosome wandern wohl zu den Polen, aber sie werden nicht gleichmäßig auf beide Tochterzellen

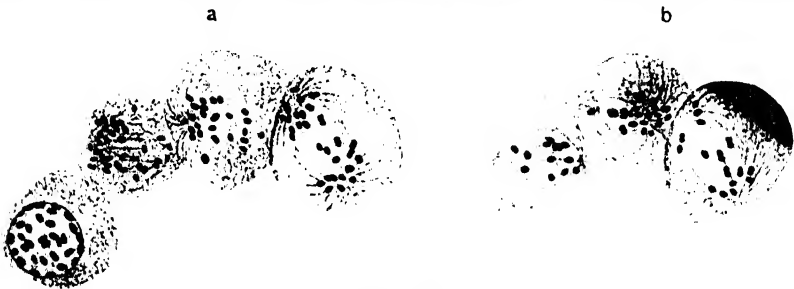


Fig. 164.

Pygaera pigra Hufn., apyrene Spermioocyten während der ersten Reifungsteilung. In *a* und *b* sind drei Zellen nach zwei aufeinanderfolgenden Schnitten gezeichnet. (Nach Federley 1913.)

verteilt. So zeigt die Fig. 164, in welcher *a* und *b* zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch drei Spermioocytenmitosen von *Pygaera pigra* wiedergeben, daß bei der ersten von links gerechneten Teilungsspindel 25 Chromosome zu dem einen und 20 zu dem anderen Pol gehen. Bei der dritten Mitose (Fig. 164 *a* und *b*, rechte Seite der Zeichnungen) gehen 19 Chromosome nach links und 26 nach rechts. Es ist jedoch nicht immer möglich zu entscheiden, wohin ein Chromosom gehört. In ähnlicher Weise verläuft die zweite Reifungsteilung (Fig. 165 *b*). Nach der letzteren treten die Chromosome nicht mehr zu einem Kern zusammen, sondern indem sich jedes einzelne oder mehrere zusammen mit einer Vakuole umgeben, entsteht eine größere Zahl von Kernen (Fig. 165 *c*, *d*), wie auch schon in der Interkinese bei *Pygaera bucephala* L. (Fig. 163 *e*). In der Spermiide behalten diese Kernchen das für den ruhenden eupyrenen Kern bezeichnende Aussehen, sie bestehen aus einer hellen Kernsaftvakuole, an deren Rand mehrere Chromatinbrocken verteilt liegen (Fig. 165). Von Kemnitz (1914) beobachtete, daß sich bei *Galleria mellonella* L. mehrere Chromosome in der Interkinese und in den Spermiden nicht mit einem Bläschen umgeben, sondern immer kleiner werden und schließlich ganz verschwinden. Die Umwandlung der übrigen Zellbestandteile: Centriol mit Achsenfaden, Mitochondrien und Acroblast, verläuft normal.

Der die bläschenförmigen Kernchen enthaltende Plasmaballen gleitet aber an der Spermidie nach erfolgter Streckung weit nach hinten und wird abgestoßen, wobei ihm nach Gatenby (1917) der Acroblast folgt. Die entstehenden Spermien (Fig. 166) sind dann also gänzlich chromatinlos (Meves) und bei *Galleria* etwa nur $\frac{1}{3}$ so lang wie die eupyrenen (von Kemnitz 1914).

Die Bedeutung der apyrenen Spermien ist umstritten. Für die Befruchtung scheinen sie nicht in Frage zu kommen (Doncaster 1911, Gatenby 1917), wie auch die Beobachtungen von Goldschmidt (1920) und von Goldschmidt und Saguchi (1922) lehren. Während seiner Versuche über die Intersexualität beim Schwammspinner erhielt Goldschmidt stark intersexuelle Männ-

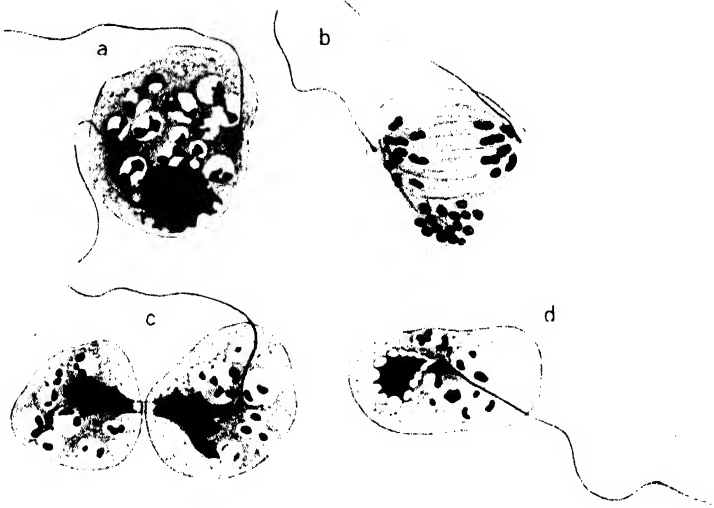


Fig. 165.

Pygaera bucephala, apyrene Präsperrniden. a vor, b während der zweiten Reifungsteilung; c zwei Spermiden gleich nach der Teilung; d Beginn der Histogenese. (Nach Meves, 1902.)

chen, deren Hoden sich schon vor Ablauf der Spermiogenese, nämlich in der Raupe, in Ovarien umwandelten. „Während sich von nun ab die Urgeschlechtszellen zu Eiern umbilden, vollendet ein Teil der Samenfollikel¹⁾ — andere zerfallen — ihre Spermatogenese zu atypischen Spermien. Ein solcher Hoden enthält dann, wenn der intersexuelle Falter ausschlüpft, neben degenerierenden Zellgruppen und Eizellgruppen Bündel typischer Spermien, die oft zusammengerollt und degenerierend erscheinen, und hauptsächlich atypische Spermien. In den stärksten Fällen von männlicher Intersexualität fehlten aber die typischen Spermien völlig und der ganze Hoden war gefüllt mit riesigen Bündeln atypischer Spermien.“ Soweit solche intersexuellen Männchen noch kopulationsfähig waren, wurden sie mit Weibchen gepaart. „Waren die höchsten Grade kopulationsfähiger intersexueller Männchen, deren Hoden mit atypischen Spermien gefüllt waren, benutzt worden, so schlüpfte in keinem Falle ein Räupchen aus, die Eier erwiesen sich alle als unbefruchtet.“

¹⁾ Gemeint sind hier die sonst als Cysten bezeichneten Zellgruppen.

Goldschmidt schließt aus seinen Versuchen über die Spermiogenese in vitro (1917), daß die Ausbildung der apyrenen Spermien durch physikalisch-chemische Änderungen in der Cystenhaut, oder in der Lymphe des Hodenfollikels, oder beides, verursacht wird, da die Spermiocyte eine Zelle ist, die äußerst fein auf osmotische Veränderungen reagiert.

Diese Änderungen im Hoden, durch welche die Entstehung der apyrenen Spermien hervorgerufen wird, sind offensichtlich mit dem Aufhören der Spermiogenese verknüpft. Doncaster (1911) und mit ihm Kernewitz (1915) weisen darauf hin, daß die apyrenen Sper-

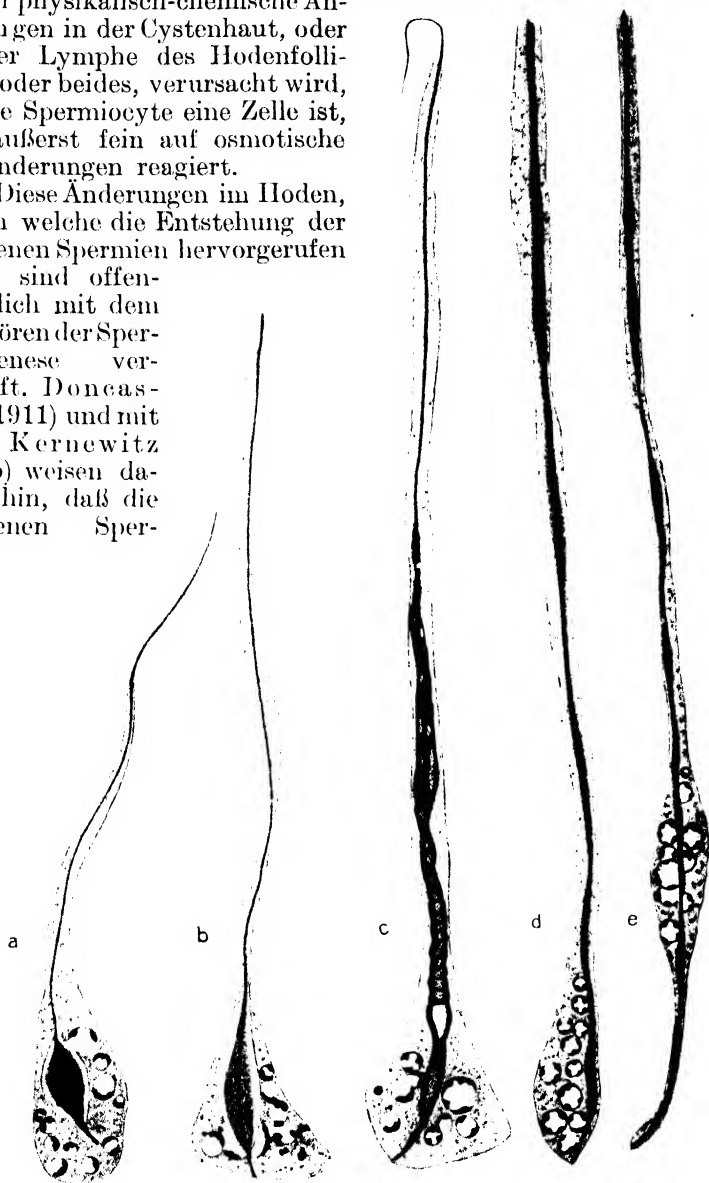


Fig. 166.

Pygaera bucephala L., apyrene Spermiden während der Histogenese. In *e* Beginn der Abwanderung des chromatinhaltigen Cytoplasmas. (Nach Meves 1902.)

mien am häufigsten in den älteren Puppen auftreten. Dieselbe Beobachtung teilt auch Goldschmidt (1917) mit, der einer Änderung in der chemischen Beschaffenheit der als Kulturflüssigkeit verwendeten Hämolymphe oder auch der Cystenwand den ent-

scheidenden Einfluß zuschreibt. Er weist dann an anderer Stelle (1920) darauf hin, daß die apyrenen Spermien nicht nur in dem in Umwandlung zum Ovar begriffenen Hoden der intersexuellen Männchen entstehen, sondern auch nach Meisenheimer in den auf Weibchen transplantierten Hoden. So ist es verständlich, daß der Störungsfaktor beim Altern des Hodens und bei seiner Umwandlung auftritt. Ob er in einer allgemeinen Änderung der Ernährung besteht oder nur mit der Degeneration der Apikalzelle verknüpft ist, wie Kerne-witz meint, läßt sich nicht entscheiden. Ebenso ungewiß bleibt es, ob die apyrenen Spermien den übrigen Samenzellen als Nährmaterial dienen, da hierüber nur Vermutungen, aber keine positiven Beobachtungen vorliegen. Jedoch scheint uns das Problem der apyrenen Spermien bei den Schmetterlingen einfacher zu liegen als bei den Prosobranchiern, für welche W. E. Ankel (1924)¹⁾ vermutet, daß die atypischen Spermien nur phylogenetisch zu erklären seien.

IV. Die Spermiogenese der Hautflügler.

Unsere Kenntnisse über die Samenbildung der Hymenopteren sind noch lückenhaft und beschränken sich vorwiegend auf die Vorgänge der Reifungsteilungen mit der sehr auffallenden „Richtungskörperbildung“ bei Bienen, Wespen, Gall- und Schlupfwespen. Die Arbeiten von Meves (1903, 1907), Mark und Copeland (1906), Doncaster (1906, 1907, 1909), Lams (1908), Granata (1910, 1913), Wieman (1915), Patterson und Porter (1917), Jegen (1920) u. a. beschäftigen sich fast nur mit der Untersuchung dieser interessanten Bildung.

a) Der Bau des Hodens.

Die stets paarigen Hoden bestehen bei den Bienen, Wespen und Hummeln aus einer recht verschiedenen Zahl von Schläuchen oder Follikeln, die Meves, weil ihnen ein Hohlraum fehlt, richtiger als Fäden bezeichnet wissen will. Doch ist auch nach den Zeichnungen von Meves (1907) bei der Honigbiene ein kleines Lumen im Innern vorhanden. Bei der Honigbiene ist die Zahl dieser Follikel sehr groß, bei *Osmia cornuta* Latr. sind es sechs, während die Schlupfwespen einen nur aus zwei bis drei Follikeln bestehenden Hoden besitzen.

Die Bildung und Anordnung der Cysten sind die gewöhnlichen. Die Cystenwandzellen sind bei *Apis* groß und mit beträchtlichen Kernen ausgestattet, in denen mehrere große Chromatinbrocken auf-fallen.

b) Die Spermiocytogenese.

1. Die Spermiogonien.

Sämtliche Zellen einer Cyste stammen von einem Urspermio-gonium ab. Die Spermiogonien sind zunächst rosettenförmig an-geordnet, indem die kegelförmigen Zellen mit ihren nach innen zu-gewendeten Spitzen zusammenhängen. In diesen Spitzen liegen die besonders auffallenden Spindelrestkörper. Zwischen dem Kern und der Spitze befindet sich der ansehnliche, aus zahlreichen Kügelchen zusammengesetzte Mitochondrienhaufen (Fig. 167 a). Die Spermio-

¹⁾ Ztschr. f. Zellen- u. Gewebelehre, Bd. 1, 1924.

gonienkerne befinden sich in dem verbreiterten Teil der Zellen. Sie sind von einem auffallend spärlichen Gerüstwerk erfüllt und enthalten einen oder zwei größere Chromatinklumpen (Fig. 167 *a, b*).

Die Zahl der Vermehrungsteilungen ist nicht genau festgestellt, doch fand Armbruster (1913) bei der Biene *Osmia* Cysten

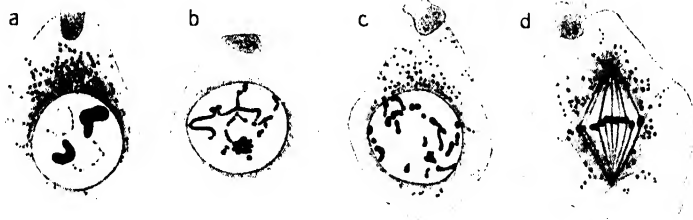


Fig. 167.

Apis mellifica L., Spermiogonien. *a* im Ruhezustande; *b—c* Prophasen; *d* Teilungsspindel. Am zugespitzten Zellende der Spindelrest. In *a, c, d* Mitochondrien. (Nach Meves 1907.)

mit 64 Spermiogonien, so daß also mindestens sechs Teilungen auftreten dürften. Die Chromosome der Spermiogonienmitosen sind bei Bienen, Wespen und verschiedenen Gallwespen recht klein und bilden kurze Stäbchen oder Kugeln (Fig. 167 *d*). Nur bei *Paracipidosomopsis floridanus* Ashmead (Chalcididae) sind von Patterson und Porter (1917) stäbchenförmige Chromosome gefunden worden (Fig. 168 *a*).

Die Zahl der spermiogonialen Chromosome ist mäßig und beläuft sich auf 8 bis 16. Sie scheint in den bisher untersuchten Fällen stets die haploide Zahl darzustellen. Mit Sicherheit läßt sich diese Angabe aber nur dort machen, wo der gesamte Chromosomenzyklus der Männchen und Weibchen bekannt ist. Aber daran fehlt es in der Mehrzahl der Fälle. Nur für die Honigbiene hat Nachtsheim (1913) die Chromosomen Geschichte eingehend untersucht. Bei *Apis* findet man in somatischen Zellen, z. B. auch in den Follikelzellen des Hodens, eine weit größere Chromosomenzahl als in den Spermiogonienmitosen; Petrunkevitch (1903) zählte in den Blastodermispindeln 64 Chromosome. Aus den Verhältnissen bei der Befruchtung und Furchung ist zu schließen, daß die Chromosome bei der Biene (und wohl auch bei anderen Hymenopteren) in gewissen Stadien der Zellentwicklung zu Sammelchromosomen zusammentreten und in an-

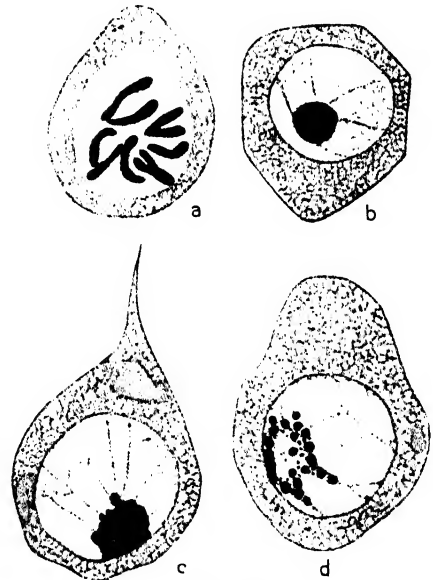


Fig. 168.

Paracipidosomopsis floridanus Ashmead. *a* Äquatorialplatte einer Spermiogonienteilung; *b—d* Spermiocyten mit charakteristischer Chromatinansammlung, die in späteren Stadien (*d*) in kleine Kugeln zerfällt. (Nach Patterson und Porter 1917.)

deren wieder zerfallen. Als die Normalzahl der Honigbiene betrachtet Nachtsheim die Zahl 32, wie sie in der Embryonalentwicklung auftritt. Jedoch können diese 32 Chromosome noch weiter zerfallen und 64 liefern. Die Chromosomenkoppelung findet in den Oogonien statt, indem sich die 32 Chromosome zu 16 vereinigen. Die Reduktion bei der Eireifung liefert somit reife Eier mit 8 Chromosomen. Im Furchungskern der unbefruchteten Drohnen-eier zerfallen die 8 Sammelchromosome in 16. Die Spermiogonien von *Apis mellifica* L. enthalten ebenfalls 16 Chromosome (Meves 1907, Nachtsheim 1913, 1921, Jegen 1920), die aber auch noch als Sammelchromosome anzusehen sind, da sie nach der Befruchtung ebenso wie die mütterlichen noch weiter zerfallen können. Es besteht also kein festes Kriterium für die Erklärung einer bestimmten Zahl als Normalzahl, deshalb sagt Nachtsheim (1913): „Bei der Honigbiene wechselt die Chromosomenzahl, aber sie beträgt immer acht oder ein Vielfaches dieser Zahl, 32 können wir als die Normalzahl betrachten.“ Bei anderen Hymenopteren, z. B. bei der Schlupfwespe *Paracopidosomopsis*, ist die Zahl der spermiogonialen Chromosome sicher die haploide; vgl. Fig. 168 a.

2. Die Spermiocyten.

Die Zellen verlieren beim Beginn der Wachstumsperiode ihre kegelförmige Gestalt und werden kugelförmig. Sie bleiben aber noch miteinander verbunden und zwar durch ihre etwas zugespitzten Enden, in denen die Spindelrestkörper oder Zellkoppeln liegen (Meves, Patterson und Porter).

Die Mitochondrien bilden bei der Biene wellig verlaufende, anfangs dünne, später dickere Fäden (Chondriomiten), die zuerst an einer Stelle der Kernperipherie angehäuft sind, ihn aber allmählich wie eine Halbkugel umgeben. Bei *Paracopidosomopsis* scheinen sie nach Patterson und Porter (1917) zeitweise zu rundlichen Klumpen an der Zellperipherie angehäuft zu sein. Bei der Honigbiene durchziehen körnige Mitomfäden die Zellsubstanz. Am Spindelrestkörper befindet sich ein ringförmiger „Zwischenkörper“ (Meves), der sich von jenem löst und bei der Abschnürung der Knospe wieder auftritt (Fig. 169 b, d, 170 h). Die Centriole sind wenigstens bei der Honigbiene schon frühzeitig sichtbar. Sie liegen zu zweit an der Zellwand, rücken aber bald auseinander und erzeugen eine Polstrahlung. Vorübergehend gehen von ihnen feine, mit Bläschen endende Fäden nach außen aus, ähnlich wie bei den Lepidopteren. Später erscheinen auch Nebencentriole in größerer Zahl.

Der Kern der jungen Spermiocyten besitzt nur wenig färbbares Chromatin (Fig. 169 a); bei *Paracopidosomopsis*, bei *Camponotus herculeanus* L. u. a. m. ist aber außer dem feinen Netzwerk ein großer, stark färbbarer Chromatinklumpen vorhanden (Fig. 168 b), der jedoch nicht mit dem „Chromatinnucleolus“ der Hemipteren verwechselt werden darf, denn er löst sich sehr bald unter zunehmender Auflockerung in eine größere Anzahl von Chromatinkügelchen auf, wie bei *Paracopidosomopsis* nachgewiesen werden konnte (Fig. 168 c, d).

Während der ganzen Wachstumsperiode fehlt bei den Hymenopteren ein Kernzustand, der als „Synapsis“ oder als Bukettstadium aufgefaßt werden könnte. Nur bei der Gallwespe *Dryophanta erina-*

cea, bei welcher die Spermiogenese sonst ähnlich verläuft, wie bei *Vespa*, hat Wieman (1915) vorübergehend eine buketttschleifenartige Anordnung der Chromatinfäden gefunden, die den pachytänen Schleifen der Orthopterenspermiocyten sehr ähnlich sehen. Aber da ihre Serierung nicht ausreichend möglich war, wollte Wieman keine weiteren Schlüsse anknüpfen.

3. Die Reifungsperiode.

Die Reifungsteilungen der Spermiocyten verlaufen bei den Hymenopteren abweichend. An Stelle der ersten Reifungsteilung findet nur die Abschnürung eines kernlosen, aus Cytoplasma bestehenden „Richtungskörpers“ statt, wie zuerst Meves 1903 feststellte. Die zweite Teilung dagegen verläuft regelrecht und liefert zwei gleichgroße kernhaltige Spermiden. Nur bei der Honigbiene entstehen, trotz symmetrischer Kernteilung, zwei verschieden große Spermiden, von denen die kleinere, ohne ein Spermium zu bilden, zerfällt.

Im einzelnen sind die nachfolgend beschriebenen Vorgänge beobachtet worden (vgl. Fig. 169 und 170).

Die zuerst kugelförmige Zelle wird in der Richtung der Zellachse etwas kegelförmig ausgezogen. Der eine der beiden Kegel ist erheblich spitzer (Fig. 169 *a*), in ihm sammeln sich auch die zu starken Fäden verdichteten Mitochondrien. Unterdessen differenzieren sich die Chromosome im Kern. Von dem am stumpferen Zellpol liegenden Centriol erstreckt sich die Polstrahlung durch die Zelle und um den Kern herum. Die Nebencentriole sammeln sich am spitzeren Zellpol, jedoch ohne eine Strahlung zu bedingen. Auch die von dem hier befindlichen Hauptcentriol ausgehende Strahlung ist weniger deutlich. Der Kern wird oval und birnförmig. Die Chromosome sammeln sich in seiner Mitte (Fig. 169 *c*), und indem sich in seinem Innern eine Faserstrahlung ausbildet, bildet sich eine Art von Äquatorialplatte. Doch sind die Chromosome nicht exakt in einer Ebene gelegen (Fig. 169 *d*). Die Kernmembran bleibt dauernd erhalten, und die Polstrahlung außerhalb derselben entwickelt nur eine einseitige Spindel, eine „Halbspindel“. Allmählich wird die Anordnung der Chromosome unregelmäßiger, und unter gegenseitiger Verklebung unterliegen sie einer gewissen Auflösung und Verlagerung in das eine Ende des noch birnförmigen Kernes (Fig. 169 *e, f*). Wir haben es hier also nur mit dem Beginn einer Mitose zu tun, die schon vor dem Eintritt in die Metaphase der Rückbildung anheimfällt, d. h. die erste Reifungsteilung wird zwar begonnen, aber nicht durchgeführt.

Während dieser Vorgänge am Kern spielt sich am Cytoplasma eine andere, sehr merkwürdige Bildung ab. Das spitzere Zellende, in welchem das eine Hauptcentriol mit den Nebencentriolen und auch der ringförmige Zwischenkörper liegen, wächst zu einer fingerförmigen Knospe aus, an deren Spitze sich das Hauptcentriol befindet (Fig. 169 *c—f*). Diese Knospe schnürt sich früher oder später vollständig von der Mutterzelle ab. Sie ist, was nach den oben gemachten Angaben klar ist, vollkommen kernlos. Bei der Honigbiene entsteht nach Meves (1907) in den Strahlen der Halbspindel an dem Hals

der Knospe aus kleinen körnchenartigen Verdickungen ein neuer ringförmiger Zwischenkörper.

Die Knospen mehrerer Spermiocten fließen bei *Apis mellifica* L. zu einem längeren plasmatischen Verbindungsstrang zusammen.

Während also die Kernteilung nur begonnen, aber nicht vollendet wird, erfährt doch das Cytoplasma eine Durchteilung. Allerdings ist diese Teilung verzögert und ergibt nur die Abschnürung einer verhältnismäßig kleinen Knospe. Sie ist, außer von Meves (1903, 1907) bei der Honigbiene, mit annähernd oder völlig gleichem Verlauf bei verschiedenen anderen Hautflüglern beschrieben worden.

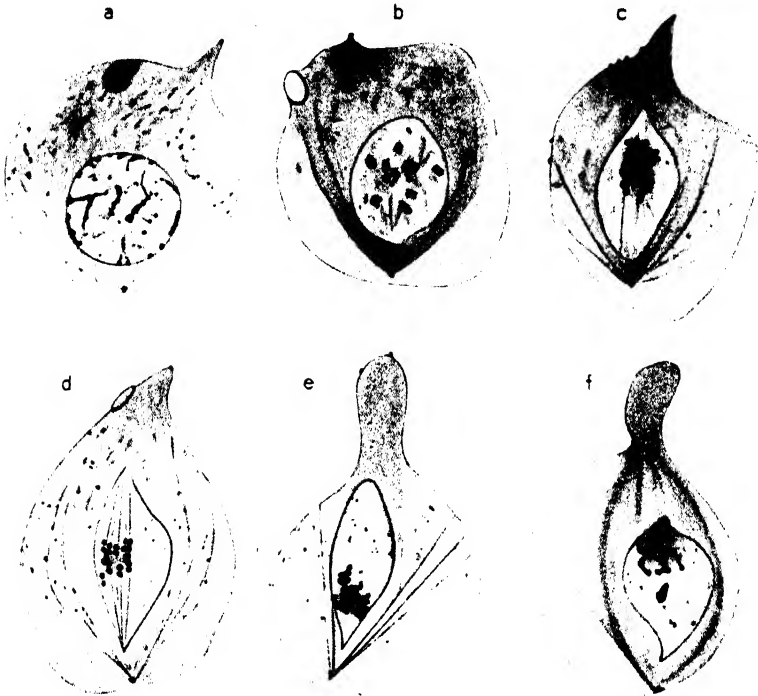


Fig. 169.

Apis mellifica L., Spermiocten. a sehr frühe Prophase; b—c spätere Prophasen; d Spindelbildung; e—f Rückbildung der Spindel, Abschnürung der Cytoplasmaknospe. (Nach Meves 1907.)

Mark und Copeland (1906) fanden sie ebenfalls bei *Apis mellifica* L. und bei *Vespa maculata* L. (1907), Meves und Duesberg (1908) bei *Vespa crabro* L. und *Vespa germanica* F., Lams (1908) bei *Camponotus herculeanus* L., Granata (1910, 1913) bei *Xylocopa violacea* L., Doncaster (1906, 1907, 1909) bei *Neuroterus lenticularis* Ol., Wieman (1915) bei *Dryophanta erinacea*, Patterson und Porter (1917) bei *Paracopidosomopsis floridanus* Ashmead und Jegen (1920) wieder bei der Honigbiene. Demnach ist diese Knospenbildung, die Meves mit der Ausstoßung des Richtungskörpers im Ei vergleicht, bei den staatenbildenden und den solitären Bienen, bei Wespen, Ameisen, Gall- und khlupfwespen nachgewiesen. Bei der Mauerbiene *Osmia cornuta* Latr. Sonnte Armbruster (1913) sie nicht ganz sicher beobachten, doch

ist sie dort wahrscheinlich auch vorhanden. Bei den aus Arbeiterinnen-eiern der Honigbiene entstandenen „anormalen“ Drohnen ist die erste Reifungsteilung kaum erkennbar. Die Spindel der zweiten Reifungsteilung enthält ganz ungeordnete, zerfallende Chromosome. Die nicht regelmäßig auftretende Knospe und die Mutterspermide gehen beide zugrunde. Solche Drohnen sind nicht zeugungsfähig (Jegen 1920). Nachtsheim (1921) führt die Zeugungsunfähigkeit der „anormalen“ Drohnen — gegen Jegen — zurück auf deren Entwicklung in den engen Arbeiterinnenzellen, wo speziell die Hoden in ihrer Entfaltung behindert werden.

Nach der Rückbildung der ersten Kernteilungsfigur ballen sich bei *Apis* die Chromosome an dem einen Kernende zusammen, ohne sich aufzulösen. Die von dem in der Zelle verbleibenden Centriol ausgehende achromatische Strahlung bleibt erhalten, und die Spindel für die zweite Teilung wird nur von diesem einen Centriol aus gebildet, während sich bei *Vespa*, *Neuroterus* und *Paracopidosomopsis* das Centriol teilt und seine Tochtercentriole dabei eine vollständige, durch Teilung aus der ersten hervorgegangene Strahlung hervorbringen. Bei *Neuroterus* und *Paracopidosomopsis* geht auch der Kern in ein regelrechtes Ruhestadium über. Die Chromosome werden nach dessen Ablauf vollständig neugebildet.

Bei der Honigbiene und wahrscheinlich auch bei der Mauerbiene geschieht nun die zweite Reifungsteilung zwar in der Weise einer ordnungsgemäßen Kernteilung, aber die Teilungsprodukte sind sehr ungleichmäßig. Das allein zurückgebliebene Centriol sendet zunächst eine Halbspindelstrahlung aus (Fig. 170 a), deren Fasern die Kernmembran durchbohren. Von der Basis der Knospe aus beginnt unter Auflösung der Kernmembran sich eine zweite Halbspindel ohne Centriol zu bilden. Beide schließen sich zu einer Vollspindel zusammen (Fig. 170 b, c), in deren Äquatorialebene sich die Chromosome einstellen. Die Teilung der Spindel führt nun zu einer regulären Anaphase, und in jeden Tochterkern gelangt die Hälfte der geteilten Chromosome. Die beiden Tochterkerne sind also gleich (Fig. 170 d). Das Cytoplasma wird aber wieder sehr ungleichmäßig geteilt, indem der in der Richtung der ersten Knospe gelegene Kern wieder nur von einer Cytoplasmaknospe umgeben und abgeschnürt wird (Fig. 170 e, f). Diese kernhaltige Knospe erhält nur wenig Cytoplasma und fast gar keine Mitochondrien. Sie geht alsbald zugrunde, ohne sich in ein Spermatozoon umzuwandeln, während sich die große Spermide in einen Samenfaden umbildet.

Bei der Honigbiene entstehen also aus einer Spermiocyte nicht vier Spermien, sondern nur eins. Genau so verhält es sich bekanntlich mit der Entstehung des Reifeies aus der Oocyte bei der Richtungskörperbildung der Eier, weswegen Meves (1903) diese beiden Knospen auch als „Richtungskörper“ bezeichnete. Nach den Mitteilungen von Jegen (1920) sollen sich aber die chromatinhaltigen Richtungskörperchen der zweiten Reifungsteilung doch in Spermien verwandeln.

Bei den übrigen Hautflüglern, also bei Wespen, Ameisen, Gall- und Schlupfwespen dagegen bildet sich zunächst unter Beteiligung von zwei Centriolen eine Vollspindel aus, deren Teilung (Fig. 171) nicht nur zwei gleiche Tochterkerne, sondern auch zwei völlig gleichgroße Spermiden hervorbringt (Fig. 171 b, c), welche sich

beide in Spermatozoen umwandeln. In diesem Falle kann also nicht von einer Richtungskörperbildung gesprochen werden.

Die Reduktionsfrage. Bei der Honigbiene ist die Entscheidung nicht leicht zu treffen, ob eine Chromatinreduktion eintritt oder nicht. Sie wird kompliziert durch die schon oben erwähnte Bildung und Zerlegung von Sammelchromosomen. Die Zusammenlegung kann auch in den Spermiocyten erfolgen (vgl. Fig. 169 b),

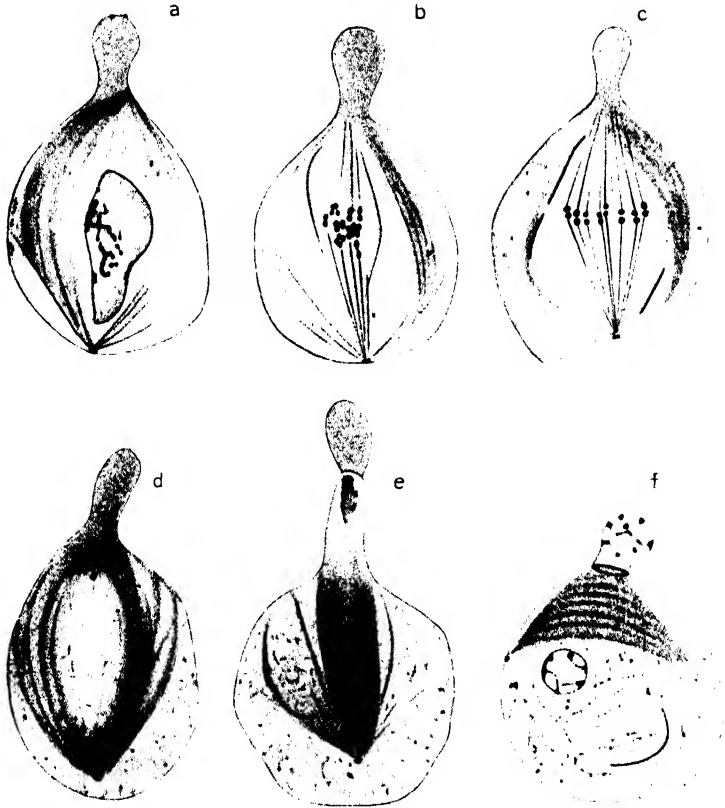


Fig. 170.

Apis mellifica L., zweite Reifungsteilung. a Interkinese; b späte Prophase; c Metaphase; d späte Anaphase; e Telophase mit Abschnürung der kernhaltigen zweiten Knospe; f die beiden ungleichen Spermiden. (Nach Meves 1907.)

so daß die ursprüngliche Zahl 16 auf 8 vermindert wird (Fig. 170 c). Nach der Auffassung von Meves (1907) findet in der Spermiocyten- teilung von *Apis* keine Reduktion der Chromosomenzahl statt, und Nachtsheim (1913) betont, daß die 16 oder 8 Chromosome stets nur längsgeteilt werden, „die einzige in der Spermatogenese der Hymenopteren erfolgende Kernteilung ist also eine Äquations- und keine Reduktionsteilung“. Es kann aber die Längsspaltung der Chromosome schon frühzeitig stattfinden.

Besser als bei der Honigbiene mit ihren kurzen, fast kugelförmigen Chromosomen kann die Teilung bei Formen mit stäbchenförmigen Chromosomen beobachtet werden. Die Spermiocytenteilung von *Paracopidosomopsis floridanus* Ashm. zeigt mit aller Deutlichkeit, daß die

haploiden acht Chromosome der Länge nach gespalten werden (Fig. 172 b—d). Hier haben Patterson und Porter die Äquation mit Sicherheit nachweisen können.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß bei allen Hymenopteren mit parthenogenetischer Männchenerzeugung nur eine echte Reifungsteilung stattfindet und daß die erste Reifungsspindel bis auf die Abschnürung einer kernlosen Plasmaknospe zurückgebildet ist. Bei der Honigbiene und wahrscheinlich auch bei der Mauerbiene *Osmia cornuta* Latr. entsteht in der zweiten Reifungsteilung ebenfalls nur eine kleine Knospe, die zwar den Tochterkern der vollständig ablaufenden zweiten Reifungsteilung erhält, aber sich vermutlich nicht zum Samenfaden entwickelt. Bei den übrigen Hautflüglern sind die Teilungsprodukte der zweiten Reifungsteilung im Chromosomenbestand und in der Cytoplasmamenge gleich. Sie liefern jedes einen reifen Samenfaden.

Die Spermien der bis heute untersuchten Hymenopteren enthalten das haploide Chromosomensortiment. Im Gegensatz zu den übrigen Metazoen ist es aber ohne spermiogenetische Reduktion entstanden, da schon die Spermiogonien die haploide Zahl aufweisen und die einzige Reifungsteilung eine Äquation der Chromosome darstellt.

Bei *Apis mellifica* L. ist die Geschlechtsbestimmung klar. Die

Drohnen entstehen aus unbefruchteten Eiern, also aus Eiern, die infolge der Eireifung nur den haploiden Chromosomenbestand besitzen. In anderen Fällen, z. B. bei Gall- und Schlupfwespen, ist das gleiche durch Untersuchung des Befruchtungsvorganges festgestellt, und auch dort haben die somatischen Zellen der Männchen nur den haploiden Chromosomenbestand, während die Weibchen überall den diploiden besitzen. Zwar ist dies nicht für alle Hymenopteren vollständig sichergestellt, aber im ganzen scheint in dieser Ordnung allgemein die Geschlechtsbestimmung durch die Befruchtung oder Nichtbefruchtung des Eies zu erfolgen.

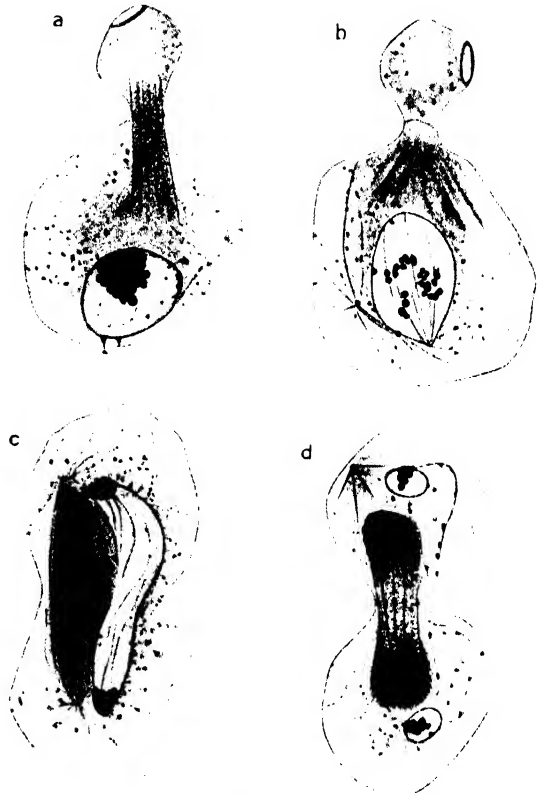


Fig. 171.

Vespa crabro L., zweite Reifungsteilung. a Interkinese mit der in der ersten Teilung abgeschnürten Cytoplasmaknospe; b späte Prophase; c späte Anaphase; d Telophase der zweiten Reifungsteilung. (Nach Meves und Duesberg 1908.)

Nach Jegen (1920) findet sich bei *Apis mellifica* L. in den Spindeln der zweiten Reifungsteilung „relativ häufig“ ein unpaares, siebzehntes Chromosom, das anscheinend in die chromatinhaltige Knospe gelangt, so daß diese mit neun, die große Spermiide dagegen mit acht Chromosomen ausgestattet wird. Sollte es sich dabei um ein X-Element handeln, so würden die nach Jegens Angabe aus den kleinen Spermiden — entgegen der Auffassung anderer Autoren — sich entwickelnden Spermien ebenso männchenbestimmend sein wie alle sonstigen mit dem X-Chromosom gebildeten Samenfäden. Nachtsheim (1921) bezeichnet diese Angaben als irrig. Jegens Ansicht

steht auch im Widerspruch zu der Dzierzonschen Theorie, daß die Drohnen sich aus unbefruchteten Eiern entwickeln, die durch viele Nachuntersuchungen gesichert ist.

Jedenfalls sind weitere Untersuchungen auf diesem Gebiet sehr vonnöten und bei der Mannigfaltigkeit der Ökologie der Hymenopteren sehr vielversprechend.

Wenn wir bisher wissen, daß die Männchen vieler Hautflügler aus unbefruchteten Eiern hervorgehen und wenn wir daher behaupten können, daß ihr ohnehin haploider Chromosomenbestand in der Spermiogenese einer Reduktion nicht bedarf, so darf man doch nicht verkennen, daß diese Erklärung nur teleologisch ist. Als kausale Erklärung

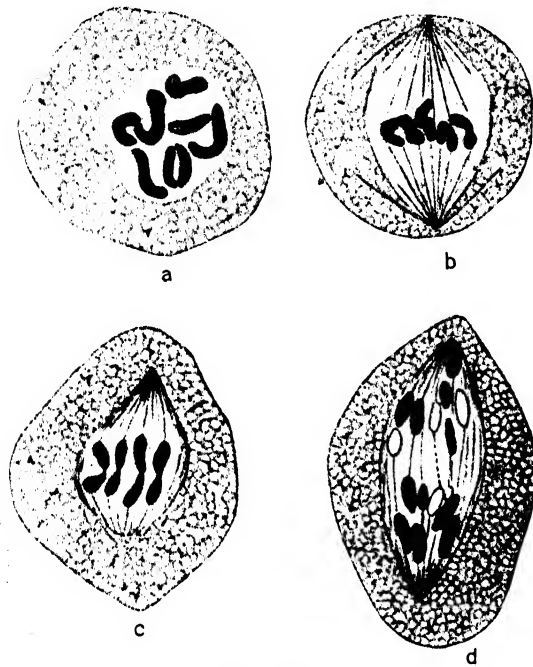


Fig. 172.

Paracopidosomopsis floridanus Ashmead, zweite Reifungsteilung. a—b Metaphase; c frühe Anaphase; d späte Anaphase. (Nach Patterson und Porter 1917.)

klärung wagen wir sie nicht zu bezeichnen. Ebenso ist die Rückbildung der ersten Reifungsteilung zu einer abortiven Plasmaknospe nur teleologisch erklärt, nicht minder die Entstehung einer kernhaltigen, aber dann zerfallenden Knospe in der zweiten Reifungsteilung der Biene. Man kann selbstverständlich sagen, daß die Bildung dieser „Richtungskörper“ einen phylogenetischen Rückbildungsvorgang darstellt, der bei der auch biologisch am höchsten differenzierten Honigbiene am weitesten fortgeschritten ist. Aber ist diese phylogenetische Annahme nicht auch auf die Erwägung gestützt, daß die Reduktion überflüssig sein muß, also ebenfalls eine teleologische Erklärung?

4. Die reifen Spermien.

Die Histogenese der Samenfäden ist bei den Hautflüglern noch nicht untersucht worden.

Die reifen Samenfäden von *Apis mellifica* L. und von *Formica rufa* L. hat Toedtmann (1914, 1923) beschreiben. Sie bestehen aus einem ovalen Kopfstück mit spitzem Perforatorium und einem Geißelteil. Der letztere setzt sich aus einer Stützfaser und einer undulierenden Membran zusammen. Die undulierende Membran wird von einer Randfaser begrenzt und durch eine Mittelfaser mit der Stützfaser verbunden. Die Stützfaser allein läuft in eine kurze Endgeißel aus. Ganz ähnlich ist der Bau der Samenfäden bei der Ameise *Formica rufa*, wo ebenfalls ein Verbindungsstück nicht erkennbar ist. Doch kann man bei *Formica* auch das Spitzenstück nicht erkennen. Der Schwanzfaden läßt nur die Stütz- und die Randfaser erkennen, zwischen welchen der Flimmersaum ausgespannt ist. Der Kopf ist $38,3 \mu$ lang und 3μ dick, der Schwanzfaden ist 519μ lang und $2,5 \mu$ dick, die Endgeißel wird auch von der Stützfaser gebildet und ist $22,5 \mu$ lang.

VII. Die Spermiogenese der Käfer.

Die Käfer mit ihrer überwältigenden Formenfülle und ihrer entsprechend mannigfaltigen Ökologie scheinen für die spermiogenetische Forschung ziemlich spröde Objekte darzustellen. Denn bisher ist die diesbezügliche Literatur arm an gründlichen und, im Verhältnis zu anderen Insektenordnungen, ausreichenden Arbeiten. Die Untersuchungen von Holmgren (1901, 1902), Prowazek (1902), Stevens (1905, 1906, 1908, 1909), Nowlin (1906), Schäfer (1907), Henderson (1907), Nichols (1910), Stocking (1913), Goldsmith (1919), Nonidez (1914, 1915, 1920) und Hayden (1925) dienten entweder nur einer ersten Orientierung, wie die der zuerst genannten vier Autoren, oder sie behandelten Einzelpunkte oder sie mußten wichtige Punkte unentschieden lassen wie die ausführlichen Arbeiten von Schäfer, Henderson, Goldsmith und Nonidez. — Die verhältnismäßig kleinen Chromosome der Käfer neigen vielfach zur Bildung sehr zusammengedrängter Äquatorialplatten, so daß die Frage der Reduktionsteilung nirgends mit Sicherheit entschieden werden konnte. Ebensowenig herrscht Klarheit über die Verhältnisse der Heterochromosome, von denen nach Stevens sowohl das Monosom wie auch die paarigen ungleichen Heterochromosome bei den Käfern vorkommen. Doch bedürfen diese Angaben dringend einer Nachprüfung.

Soweit man bisher sehen kann, haben wir es bei den Coleopteren mit einer Ordnung zu tun, bei welcher die verschiedensten Typen der Spermiocytenogenese und der Spermiogonogenese vorkommen.

Bei diesen zum Teil langlebigen Insekten beginnt die Spermiogenese bei einzelnen Arten in der Larve, bei anderen erst in der Imago. Bei manchen Käfern, z. B. den Dytisciden und den Staphyliniden ist eine Sommer- und eine Winterspermiogenese vorhanden, die sich in mehreren jährlich abwechselnden Perioden folgen. Auf weitere recht auseinandergehende Einzelheiten werden wir weiter unten noch hinweisen. Jedenfalls sind die Käfer die einzige unter den großen Ordnungen der Insekten, für die sich bis jetzt noch kein einheitliches Bild der männlichen Keimzellenentwicklung gewinnen läßt.

a) Der Bau des Hodens.

Wie an anderer Stelle dieses Handbuchs (Bd. I, S. 506—511) ausgeführt ist, sind die Hoden der Käfer entweder einfach tubulös, indem sie nur aus einem einzigen, aber sehr langen Follikel bestehen, oder sie sind aus mehreren bis sehr vielen, in Büscheln oder Trauben angeordneten Follikeln zusammengesetzt.

Eine Apikalzelle ist bisher nur von Holmgren (1901) bei Staphyliniden beschrieben worden. Sie fehlt im „Sommerhoden“, ist aber im „Winterhoden“ der überwinternden Tiere vom Dezember ab vorhanden, bis sie vom April ab der Rückbildung anheimfällt. Ihr Kern ist groß, oft etwas gelappt oder halbmondförmig und von einer Zone chromatoider Körnchen umgeben, wie bei anderen Insekten. Die plasmatischen Ausläufer der Apikalzelle erstrecken sich zwischen die sie strahlenförmig umgebenden primären Spermiogonien. Holmgren fand in der Apikalzelle auch ein Centrosoma mit Strahlung.

Die primären Spermiogonien bilden meistens, wie besonders bei den Dytisciden, ein Syncytium, das bei dem Gelbrand, ohne eine Apikalzelle zu enthalten, an der Spitze des Hodenschlauches liegt. Bei diesem Käfer sind die jüngsten Zellkerne des Syncytiums indifferent, erst in etwas älteren Larven konnte Henderson (1907) bestimmt umgrenzte Zellbezirke erkennen. Dann findet auch eine Unterscheidung von Keimzellen und Cystenzellen statt, von denen die ersteren die kleineren Kerne besitzen. Das Protoplasma der Cystenzelle wächst um das Spermiogonium sichelförmig herum. Eine Cyste enthält also zunächst nur ein einziges primäres Spermiogonium. Die Zahl der Spermiogonienteilungen beläuft sich auch hier auf 6—7. Die Spermiogonien bilden in der Cyste die typische Rosette, in deren Mitte die Spindelrestkörper zu liegen scheinen, vielleicht auch die Mitochondrien (Schäfer).

b) Die Spermiocyto-genese.

1. Die Spermiogonien.

Der Bau und die Entwicklung der Spermiogonien sind im ganzen dieselben wie bei den übrigen Insekten. Die Ruhekerne zeigen meistens ein feines Chromatinnetz, in welchem feinere oder gröbere Chromatinbrocken unterschieden werden können. Vielfach treten die Chromatinsammlungen in Form von bandartigen Streifen auf. Nucleolen sind vorhanden, fehlen aber auch in mehreren Fällen, z. B. bei *Tenebrio molitor* L.

Die spermiogonialen Mitosen sind nicht immer sehr klar, so daß die Zählung der Chromosome oft unsicher bleibt. Die diploiden Chromosomenzahlen liegen zwischen 12 (*Oryctes nasicornis* L., Pro wazek 1902) und 40 (*Dytiscus marginalis* L., Henderson 1907). Am häufigsten scheinen die Zahlen zwischen 18 und 30 zu sein. Die Gestalt der Chromosome ist vorwiegend stäbchen- oder kugelförmig und fast gleich, so daß die paarige Größensortimentierung selten möglich ist. Nur bei *Cicindela sexguttata* F. läßt sie sich gut durchführen (Goldsmith 1919), da unter den 22 Chromosomen dieser Art mehrere verschieden große Paare von V-, J-, Keulen- und Stäbchenform unterschieden werden können.

Bei *Blaps lusitanica* Herbst fand Nonidez (1920) ein besonders großes Chromosom, das in den Ruhekernen der Spermiogonien dauernd etwas stärker verdichtet bleibt und aus zwei annähernd parallelen Reihen

von Chromiolen besteht. Es ist vielleicht identisch mit dem X-Chromosom. In den Metaphasen der Spermiogonien sind unter den 35 Chromosomen drei besonders große Chromosome vorhanden, zwei davon sind gleich groß und V-förmig, das dritte ist das X-Chromosom. Diese drei Chromosome bilden später, zusammen mit noch zwei weiteren kleinen, kugelförmigen den X-Chromosomkomplex.

Bei demselben Käfer zeigen die Centriole ein sehr interessantes Verhalten, da sie sich schon während der Telophase teilen und nun um die Tochterkerne herumwandern, bis sie ihre endgültige Stellung an den einander zugekehrten Seiten der Tochterkerne noch vor der Auflösung des Spindelrestkörpers erreicht haben.

2. Die Spermiocyten.

Bei manchen Arten tritt in der Spermiocytenentwicklung ein leptotänes Bukettstadium auf, bei anderen dagegen eine syn-

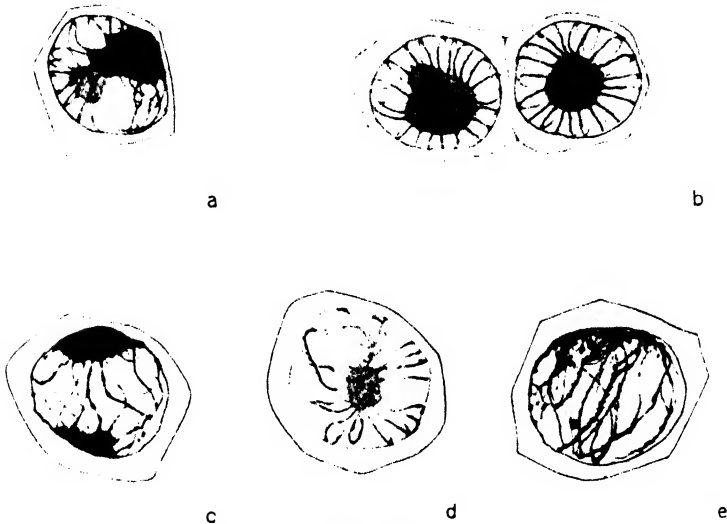


Fig. 173.

Phanaeus, Spermiocyten vor der Bildung der „Karyosphäre“. a—d „polarisierte“ Leptotänfäden; e „Synapsis“. (Nach Hayden 1925.)

aptische Kontraktionsfigur, so daß sich in diesen Verschiedenheiten die Vielfältigkeit der Käfer-Spermiogenese offenbart. Eigentümlich ist für die Coleopteren das bei mehreren Arten beschriebene Auftreten einer Karyosphäre, die ein Mittelding zwischen Bukett und Kontraktionsfigur darzustellen scheint. Endlich ist hier und da auch ein diffuses Kernstadium in der Diplotänperiode beobachtet worden.

Ein Leptotänstadium und darauf die Bildung eines Schleifenbuketts beschreiben: Voïnov (1903) bei *Cybister roeseli* Füessly; Stevens (1906) bei *Chelymorphia argus* Licht. (Chrysomelidae), hier mit bestimmter Endkonjugation der Schleifenfäden, deren Vereinigungspunkt am Schleifenscheitel gelegen und durch ein dunkles Körnchen gekennzeichnet ist, sowie bei *Odontota dorsalis* Thunb. (Chrysomelidae) und *Doryphora* (= *Leptinotarsa*) *decemlineata* Say; Stevens (1908) bei *Photinus pennsylvanicus* De Geer (Lampyridae); Schäfer (1907) bei *Dytiscus circumcinctus* Ahr. und *D. marginalis* L.; Goldsmith (1919)

bei *Cicindela sexguttata* F., jedoch ähnelt hier das Bukett schon sehr stark einer erheblich verdichteten Kontraktionsfigur. Eine solche scheint auch nach den etwas kurzen Angaben von Stevens (1906) bei *Tenebrio molitor* L. vorzuliegen, sowie bei *Hydrophilus piceus* L. (Arnold 1908), wo sich die Chromosome nach erfolgter Konjugation in der Mitte des Kernes zusammenballen. Die Bildung einer „Karyosphäre“ ist zuerst von Nichols (1910) bei *Euchroma gigantea* L. (Buprestidae) und dann eingehender von Hayden (1925) bei *Phanaeus* beschrieben worden. Bei diesem Käfer laufen die V-förmigen Leptotänfäden des Spermiocytenkernes mit ihren Spitzen in einem an der Kernmembran gelegenen Plasmosom zusammen (Fig. 173), ihre anderen Enden vereinigen sich auf der gegenüber liegenden Seite des Kernes. Es entsteht dadurch eine in der Polansicht sternartig erscheinende Figur. In diesem Zustande konjugieren die Leptotänfäden parallel (Fig. 173 d). Alsdann werden ihre Enden auf der einen Kernseite frei, auf der andern bleiben sie noch bis in das Pachytänstadium vereinigt (Fig. 173 e). Das Chromatin wandert darauf an den Vereinigungspol der sechs Doppelfäden und bildet dort die Karyosphäre, in welcher man noch sechs von einem oxychromatischen Plasmosom umschlossene Chromatinkörper unterscheiden kann (Fig. 174). Durch den Zerfall der Karyosphäre entstehen endlich die sechs ringförmigen Tetraden der Prophase.

Eine ganz andere, etwas ungewöhnliche Entwicklung der Chromatinverhältnisse schildert Nonidez (1920) für die Spermiocyten von *Blaps usitanica* Herbst (Tenebrionidae). Hier folgt auf die letzte Spermiogonienmitose ein kurzes Ruhestadium. Alsdann bilden sich die „Prochromosome“, d. h. dichte Chromatinkörper, die an der Kernmembran zerstreut liegen. Sie sammeln sich in dem Stadium der „Synizese“ an der einen Seite des Kernes unweit des Centriols zu einem lockeren Haufen, aus dem sich erst die leptotänen Fäden entwickeln. Ob die Konjugation bei diesen oder im Stadium der Prochromosome stattfindet, war nicht zu entscheiden. Im Pachytänstadium ordnen sich die bivalenten Chromosomfäden zu einem einseitig gelegenen Bukett. Erst im Diplotänstadium erscheint der Längsspalt, also kurz bevor die Chromosome in die Prophase eintreten.

Vielfach scheint bei den Käfern die Längskonjugation der Chromosome deutlich nachweisbar zu sein. Bei *Dytiscus* wird sie von Schäfer und noch einleuchtender von Henderson (1907) beschrieben. Die leptotänen Schleifen „legen sich paarweise dicht nebeneinander, so daß sie ihrer ganzen Länge nach parallel laufen. Dies ist der Anfang einer longitudinalen Konjugation zweier univalenter Chromosome“. Die korrespondierenden Chromiolen verschmelzen vorübergehend miteinander.

Bei *Dytiscus* und *Cybister* folgt auf das Pachytänstadium ein diffuses Stadium, in dem die Chromatinfäden sich ziemlich weitgehend verteilen und diffus werden. Anderen Formen dagegen fehlt dieses diffuse Stadium, z. B. bei *Cicindela sexguttata* F. und bei *Blaps lusitanica* Herbst.

Die Prophasenchromosome zeigen hier und da vorübergehend die auch für andere Insekten typischen Kreuz-, Ring- und 8-Formen. Bei *Dytiscus marginalis* L. besteht nach Henderson jeder Ring aus zwei kurzen gekrümmten Stäbchen, die ihre Hohlseiten einander zukehren und von denen jedes ein univalentes Chromosom darstellt. Bei vielen Käfern entstehen aber aus den Prophasenchromosomen stark ver-

lichtete Doppelkugeln, Hantel- und Semmelformen, bei denen die Art der Zusammensetzung aus den beiden Partnern nicht mehr sicher festgestellt werden kann. Bei *Tenebrio molitor* L. sind sie nach Stevens (1905) quergekerbt und längsgespalten.

3. Die Reifungsteilungen.

Die erste Reifungsteilung wird in vielen Fällen als Reduktionsteilung angesehen, so von Stevens (1905, 1906) bei *Tenebrio molitor* L., *Trirhabda virgata* Lec., *Odontata dorsalis* Thunbg., von Henderson bei *Dytiscus marginalis* L., Stocking (1913) bei *Tenebrio molitor* L. und Shaffer (1920) bei *Lachnosterna*. In anderen Fällen ließ es sich nicht entscheiden, ob Reduktion stattfindet, so bei *Cicindela sexguttata* F. (Goldsmith 1919) und *Blaps lusitanica* Herbst. Für die letztere Form gibt Nonidez (1920) zwar an, daß es den Anschein habe, als ob sich in der ersten Reifungsteilung je zwei homologe Chromosome voneinander trennten, die in der Syndese wahrscheinlich parallel konjugiert waren, aber in der Metaphase endweise verbunden sind, jedoch konnte er den exakten Beweis für die Reduktion nicht erbringen. Henderson, dessen Mitteilung über die aus zwei flachen Halbringen bestehenden Chromosome von *Dytiscus* oben erwähnt wurde, erklärt, daß die erste Reifungsteilung eine Reduktionsteilung im Sinne Weismanns sei, denn sie trennt die univalenten, in der Synapsis parallel aneinander gelegten Chromosome. Die Spindelfasern greifen dabei in der Mitte der zu flachen Halbringen gebogenen Stäbchen an und bewirken so die Auseinanderführung der ganzen Chromosome. Jedenfalls ist, wie man bei der Durchsicht der Präparate feststellen muß, bei *Dytiscus* die Art der Teilung schwer zu erkennen, da die sich oft überdeckenden Chromosome stark verdichtet sind und bis zum Beginn der Anaphase nur als Doppelkugeln erkannt werden können.

Stevens (1909) erklärt bei einigen von ihr untersuchten Käfern die erste Reifungsteilung als Äquationsteilung, so bei *Photinus* (= *Photuris*) *pennsylvanicus* De Geer, *Necrophorus sayi* Lap. u. a. m.

Während der Interkinese kommt es nicht zur Ausbildung eines Ruhestadiums.

Die zweite Reifungsteilung wird, soweit die Mitteilungen reichen, als Äquationsteilung aufgefaßt, so von Henderson für *Dytiscus* und von Nonidez für *Blaps lusitanica* Herbst. Bei der letztgenannten Spezies liegt die Teilungsebene der Autosome senkrecht zu deren Teilungsebene in der ersten Reifungsteilung.

Hakenförmige Centriole in den Spermiocyten von Käfern sind zuerst von K. von Korff (1901) entdeckt worden; er fand sie bei *Hydrophilus*, *Feronia nigra* Schall. und *Harpalus pubescens* Müll. Bald darauf wurden sie von Voïnov (1903) bei *Cybister roeseli* Füessly und von Schäfer (1907) bei *Dytiscus* beschrieben. Sie erscheinen in den „ruhenden“ Spermiocyten als winklig geknickte Stäbe von besonderer Größe, die



Fig. 174.

Phanaeus, Spermiocyten mit „Karyosphäre“. In derselben sind sechs Chromatinkörper sichtbar. (Nach Hayden 1925.)

mehr oder weniger voneinander entfernt an der Zellwand liegen. Doch kommt es auch vor, daß die Knickungsstellen die Kernwand berühren. Die beiden Hälften der V-förmigen Körper stellen zwei geradlinig verlaufende, gleich lange Stäbe dar. Der Winkel zwischen beiden Armen beträgt zuerst etwa 90 Grad, später wächst er. Diese Hakenform zeigen die Centriole etwa von der Mitte der Wachstumsperiode an. Vorher sind sie, wie in den Spermiogonien, kugelförmig und nicht größer als sonst bei anderen Tieren. Voïnov (1903) gibt an, daß sich bei *Cybister* das zunächst in der Einzahl vorhandene Centriol der jungen Spermiocten nach der „Synapsis“ durch zwei Teilungen in vier Kügelchen teilt. Je zwei von diesen Körnchen werden darauf durch eine Centrodese miteinander verbunden, welche sich zu einem V umbiegt. Spätestens während der Diakinese wandern sie an die gegen-



Fig. 175.

Dytiscus spec. a erste Reifungsteilung, Metaphase; b späte Anaphase, Trennung der Centriolen; c zweite Reifungsteilung, frühe Anaphase. (Original nach unveröffentlichten Zeichnungen von Dr. K. Beláť in Berlin-Dahlem.)¹⁾

überliegenden Pole. Die Polstrahlung ist äußerst schwach und nur zu erkennen, wenn der eine Schenkel des Hakens in der Sehlinie liegt.

Während der ersten Reifungsteilung liegen die Scheitelpunkte der Centriolhaken in den Polen der Spindel. Die Arme des Hakens bilden dann einen sehr stumpfen Winkel (Fig. 175 a). Jedoch liegen die beiden hakenförmigen Centriole nicht genau symmetrisch zu der Spindelstrahlung und meistens auch nicht in derselben Ebene, sondern „windschief“ zu einander, was bisher in der Literatur noch nicht erwähnt worden ist. Eine ähnliche Lage haben die bereits getrennten kugelförmigen Centriole bei *Oryctes* (Prowazek 1902). Man sieht daher oft nur den einen Arm des Hakens als gerades Stäbchen, während der andere stark verkürzt oder womöglich nur punktförmig erscheint (Fig. 175 a, oberes Centriol). Zwischen den beiden Hälften eines Centriols ist oft schon während der Metaphase ein feiner Zwischenraum sichtbar.

¹⁾ Für die Herstellung und freundliche Überlassung der Vorlagen zu diesen Figuren sei Herrn Dr. Beláť hier noch einmal herzlich gedankt.

Am Schluß der Anaphase lösen sich die beiden V-Arme voneinander und wandern, unter Beibehaltung ihrer windschiefen Lage, auseinander (Fig. 175 b). In der zweiten Reifungsteilung befindet sich dann an jedem Spindelpol ein einfaches stabförmiges Centriol, das sich nicht selten in der Richtung der Spindel erstreckt (Fig. 175 c). Diese Stabform behält das Centriol auch in den jungen Spermiden.

Die Mitochondrien in den Spermioeyten und in den Reifungsteilungen der Käfer stehen in Übereinstimmung mit den gleichen Bildungen der übrigen Insekten.

4. Die Heterochromosome.

Annähernd gleichzeitig mit Wilsons ersten Mitteilungen über die paarigen ungleichen Heterochromosome der Wanzen erschien die Untersuchung von Stevens (1905) über die Spermio-genese von *Tenebrio molitor* L., in welcher nachgewiesen wurde, daß bei diesem Käfer ebenfalls ein ungleiches Heterochrosomenpaar XY vorhanden ist. Zwar bildet es in der Wachstumsperiode keinen deutlichen Chromatinnucleolus, aber in der ersten Reifungsteilung ist ein unsymmetrisches bivalentes Chromosom vorhanden, das aus einem großen und einem kleinen Partner besteht und mit einiger Verspätung in die Metaphase eintritt. In der Anaphase trennen sich die beiden ungleichen Chromosome voneinander, so daß die eine Tochterplatte das große, die andere das kleine erhält.

In ihren weiteren Arbeiten stellte Miß Stevens (1906, 1908, 1909) dann fest, daß dieser Typus bei mehr als 30 Käferarten vorkommt, die sich auf 14 Familien verteilen (Buprestidae, Carabidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Cicindelidae, Coccinellidae, Hydrophilidae, Melandryidae, Meloïdae, Scarabaeidae, Staphylinidae, Sylphidae, Tenebrionidae u. a. m.). Bei zwölf anderen, zu sieben Familien (Carabidae, Chrysomelidae, Elateridae, Lampyridae, Sylphidae u. a. m.) gehörenden Arten fand sie das unpaare Heterochrosom X, das in allen Fällen während der ersten Reifungsteilung ungeteilt in die eine Tochterzelle gelangt und in der zweiten Reifungsteilung geteilt wird. Es gehört also zu dem Heuschreckentypus der Heterochromosome. Nur bei der Gattung *Diabrotica* (Chrysomelidae) teilt sich das X-Chromosom, wie bei *Protenor*, in der ersten, aber nicht in der zweiten Reifungsteilung.

Die Verteilung des paarigen und des unpaaren Heterochrosoms auf die verschiedenen Familien der Käfer scheint zu der Systematik dieser Ordnung in keiner Beziehung zu stehen. Solche Beziehungen sind um so weniger vorhanden, als bei den Carabidae, Hydrophilidae (vgl. Wieman 1910, *Leptinotarsa*), Cicindelidae (vgl. Goldsmith, 1919), Silphidae und Tenebrionidae (vgl. Nonidez 1914, 1920, *Blaps*) einzelne Arten das unpaare X-Chromosom, andere aber das XY-Paar besitzen.

W. N. Nowlin (1906) fand bei *Coptocycla aurichalcea* F. und *Coptocycla guttata* Oliv. das ungleiche Idiochromosomenpaar, das in der Wachstumsperiode konjugiert, aber stärker verdichtet ist als die Autosome, wie auch nach Stevens (1906) das XY-Paar bei den Chrysomeliden *Trirhabda virgata* Lec., *Tr. canadense* Kby., *Chelymormpha argus* Licht., *Odontota dorsalis* Thunb. u. a. m. schon bei oder nach der Synizese konjugiert. In allen Fällen erfolgt die Trennung der Partner in der ersten, ihre äquale Teilung in der zweiten Reifungsmitose. Die XY-Chromosome dieser Käfer weichen also durch die frühere Konjugation und durch ihr Verhalten in den Reifungsteilungen von dem Lygaeustypus Wilsons ab.

Recht unklar liegen die Verhältnisse der Heterochromosome bei den Dytisciden. Voinov (1903) beschrieb ein in der Wachstumsperiode und im Ruhekernstadium der Spermiocyten von *Cybister* sich vergrößerndes Heterochromosom, das in jeder der beiden Reifungsteilungen geteilt wird. Henderson (1907) fand bei *Dytiscus marginalis* L. überhaupt kein Heterochromosom, während Schäfer (1907) in den Spermiogonien zwei etwas außerhalb der Äquatorialplatte liegende, durch stärkere Färbbarkeit und verspätete Teilung ausgezeichnete, accessorische Chromosome beschrieb. Dieselben vereinigen sich nach Schäfers Angaben in den Spermiocyten zu einem einzigen Element, das in beiden Reifungsteilungen geteilt wird und dabei etwas nachhinkt. — Die exakte Deutung der Reifungsmitosen von *Dytiscus* ist durch das Vorhandensein von mehreren chromatoiden Körpern und

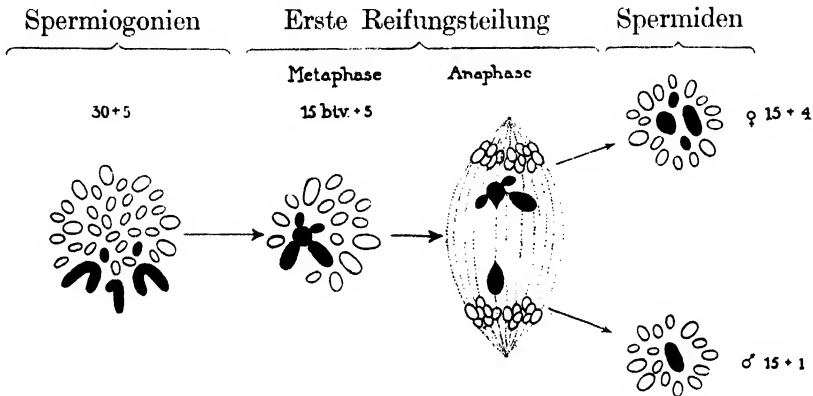


Fig. 176.

Blaps lusitanica Herbst. Schema des Heterochromosomenkomplexes.
(Nach Nonidez 1920.)

durch die nicht ganz regelmäßige Anordnung der Chromosome in der Äquatorialplatte erschwert¹⁾.

Bei *Hydrophilus piceus* L. fand Arnold (1908) einen „Nucleolus“ in den Spermiogonien und Spermiocyten, der sich in der ersten Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Zellpol begibt, aber bei der Beendigung der Prophase der zweiten Reifungsteilung verschwindet. — Bei der Buprestide *Euchroma gigantea* L. kommen nach Nichols (1910) ein großes und ein kleines Idiochromosom vor, die sich in der ersten Reifungsteilung voneinander trennen. — Bei *Leptinotarsa signaticollis* Stål ist nach Wieman (1910) ein unpaares, aber doppeltes Element vorhanden, das in der ersten Reifungsteilung ungeteilt in die eine Tochterzelle gelangt, um dann in der zweiten Reifungsteilung geteilt zu werden. Ebenso ist nach Goldsmith (1919) bei *Cicindela sexguttata* F. ein doppeltes X-Chromosom vorhanden. In den jungen Spermiocyten kann man es nur unter günstigen Umständen erkennen. In den Mitosen der ersten Reifungsteilung liegt

¹⁾ Man findet bei *Dytiscus* in der ersten Reifungsmitose oft ein dicht neben der Äquatorialplatte gelegenes, aus zwei ungleich großen Kügelchen bestehendes Element, das durch kaum sichtbare Fasern mit den Spindelpolen verbunden ist. In der Anaphase zeigen einzelne Spindeln in jeder Hälfte ein nachschleppendes Chromosom.

das aus zwei ungleich großen Hälften bestehende X-Element meist exzentrisch, in zahlreichen Spindeln fehlt es aber. Es gelangt ohne Trennung seiner beiden Komponenten in die eine Tochterzelle, wobei es etwas voraus eilt. Man findet Tochterplatten mit zehn und mit zwölf Chromosomen, also trennen sich jetzt beide Elemente, um sich in der zweiten Reifungsteilung wie die Autosome zu verhalten.

Eine eigenartige Komplexbildung des X-Chromosoms mit vier anderen Chromosomen hat Nonidez (1914, 1915, 1920) bei *Blaps lusitana* Herbst gefunden (Fig. 176). Von den 35 Chromosomen der Spermiogonien konjugieren 30 in den Spermiocyten zu 15 Bivalenten. Die übrigen fünf verbinden sich beim Beginn der Synizese zu dem X-Komplex. Das X-Chromosom bleibt während der Leptotänperiode stark verdichtet und verbindet sich mit zwei großen M-Chromosomen und zwei kleinen Chromosomen, die alle ebenfalls nicht konjugieren. In der ersten Reifungsteilung gelangt das eine M-Chromosom in die eine Tochterzelle, während das andere zusammen mit dem ungeteilten X und den beiden kleinen Chromosomen in die andere Tochterzelle wandert. So entstehen zwei Klassen von PräspERMiden, die eine besitzt 15 Autosome und das eine M-Chromosom, zusammen 16 Chromosome, während die andere Klasse 15 Autosome und die vier übrigen Elemente des X-Komplexes besitzt, also zusammen 19 Chromosome (Fig. 176). In der zweiten Reifungsteilung teilen sich alle Chromosome äqual. Die Spermatozoen mit 19 Chromosomen dürften die Weibchenbestimmer sein.

Bei den Chrysomeliden *Diabrotica duodecimpunctata* F. und *Diabrotica soror* Lec. fand Stevens (1908) neben dem unpaaren Heterochromosom ein bis vier überzählige Heterochromosome, die sich nur in einer der beiden Reifungsteilungen teilen.

c) Die Spermioghistogenese.

Die Umbildung der Spermide zum Samenfaden geht bei den Käfern in der Hauptsache ebenso vor sich, wie bei den übrigen Insekten. Im Kern entsteht zunächst eine starke Auflockerung des Chromatins, der dann die homogene und starke Verdichtung folgt. In manchen Fällen bleibt auch bei den Käferspermiden ein einzelner Chromatinbrocken lange Zeit sichtbar, der als das Heterochromosom gedeutet wird. — Die Mitochondrien bilden in der noch rundlichen Spermide einen kugelförmigen Nebenkern, um sich dann später in die Länge zu strecken und den Achsenfaden zu umhüllen. Die dabei auftretenden Auflockerungs- und Umwandlungserscheinungen weichen von den bei Orthopteren, Hemipteren und Lepidopteren beschriebenen Vorgängen nicht wesentlich ab (Goldsmith 1919, Bowen 1924).

Das Centriol der Spermiden entsendet den Achsenfaden. Bei *Dytiscus* bleibt es stabförmig und erstreckt sich zunächst von der Kernmembran bis zur Zellwand, von wo der extracelluläre Schwanzfaden auszuwachsen beginnt. Eine Verdoppelung des Centriols scheint nicht stattzufinden, jedenfalls ist am Ansatzpunkt des Schwanzfadens kein Basalkorn zu erkennen. Dagegen verdickt sich das dem Kern anliegende Ende des Centriolstäbchens zu einer „Endplatte“ (Schäfer). Während der Streckung der Spermide spaltet sich aber bei den Dytisciden das genannte Stäbchen in zwei Längshälften (Voïnov, Schäfer), von denen die eine, ohne ihre Lage zu verändern, den Achsen-

faden des Mittelstücks bildet, während die andere sich mit ihrem distalen Ende nach außen dreht und so den „Ankerhaken“ oder „Widerhaken“ liefert, der nach Auerbach (1893) und Ballowitz (1895) später die feste Verkopplung zweier Spermien bewirkt.

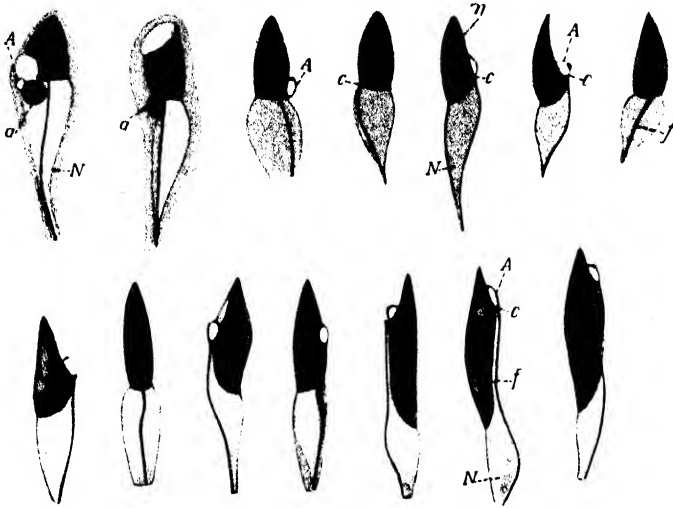


Fig. 177.

Cicindela sexguttata Fab. Stadien der Spermiogenese. A Acrosom; a Acroblast; c Centriol; f Achsenfaden; N Nebenkern; n Kern. (Nach Bowen 1924.)

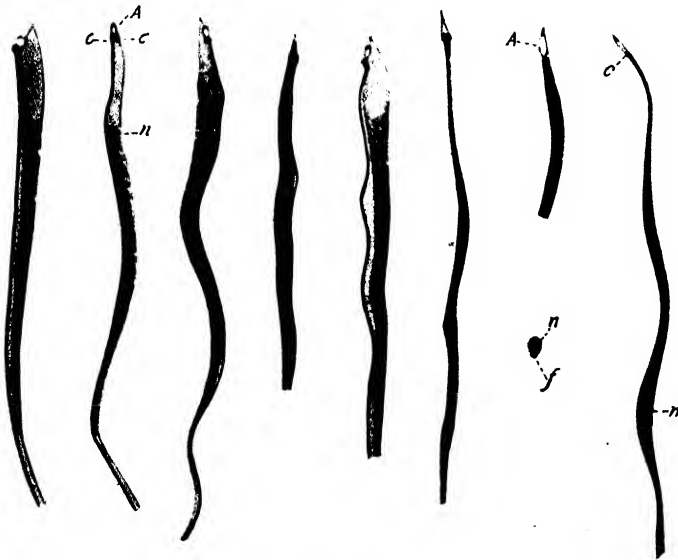


Fig. 178.

Cicindela sexguttata Fab. Streckung des Spermidenkopfes. (Nach Bowen 1924.)

Bei *Cicindela sexguttata* Fab. wandert das Centriol, an das der Achsenfaden angeheftet ist, weit nach vorn bis kurz vor die Spitze des Kopfes, wo es sich in zwei nebeneinander, unmittelbar hinter dem Spitzenstück liegende Körnchen verwandelt (Goldsmith, Bowen, Fig. 177, 178).

Der Golgiapparat verhält sich nach Bowen (1924) ebenso wie bei den Hemipteren. Er liefert ein bläschenförmiges Acrosom, das bei *Cicindela sexguttata* F. sich in das vor den beiden Centriolkörnern liegende, sehr kleine Spitzenstück umwandelt (Fig. 177, 178). Vermutlich ist auch die von Voinov und Schäfer bei den Dytisciden beobachtete bläschenförmige „Sphäre“ nichts anderes als das von dem Acroblast abstammende Acrosombläschen.

Die reifen Spermien der Käfer.

Die reifen Samenfäden sind geißelförmig, ihr Kopf ist langgestreckt pfriemenförmig. Bei *Coptocycla aurichalcea* F. ist er schwach korkzieherförmig. Der Schwanzteil ist mit einem Flimmersaum ausgestattet, der sich nach Ballowitz (1890, 1895) in eine Reihe von Fasern auflösen läßt. In der Regel sind zu unterscheiden: die starre Stützfaser, die Mittelfaser und die den Rand des Flimmersaums begrenzende Saumfaser. Die Mittelfaser und die Saumfaser können durch Mazeration in mehrere Fibrillen zerlegt werden (Fig. 179). Bei den Dytisciden ist außerdem noch eine an den Kopf nach hinten zu angehängte Wimpelfaser, der Widerhaken, vorhanden.

Die Länge der Spermien ist nicht unbedeutend. So sind die Samenfäden von *Hyphydrus* 186 bis 216 μ lang, davon entfallen 16 μ auf den Kopf (Ballowitz 1924), Spitzenstück und Mittelstück sind oft nicht deutlich differenzierbar.

Spermiozeugmen.

Im Vas deferens bzw. im Nebenhoden vereinigen sich bei vielen Käfern, z. B. bei *Dytiscus*, *Colymbetes*, *Hyphydrus* zwei oder drei Spermien zu Spermiozeugmen (Ballowitz 1895, 1924, Auerbach 1893). Die Vereinigung wird durch die Tütenform der Köpfe begünstigt, vermutlich wirkt auch die Wimpelfaser bei der Vereinigung mit. Außerdem ist eine Kittsubstanz vorhanden. Die Geißeln bleiben frei. Die Doppel- und Drillingspermien sind nach Ballowitz nur die Vorstufe zu der Vereinigung einer überaus großen Anzahl von Spermien zu den eigenartigen, auch im Receptaculum seminis der Weibchen angeordneten Spermienbündeln, die wohl zu den Spermatophoren zu rechnen sind. Sie haben die Form von wallenden Straußenfedern, von Federbüscheln, Blumenkörben u. a. m. Bei *Hyphydrus* sind die Spermienköpfe löffelförmig und sind parallel miteinander verklebt, indem jeder folgende Kopf etwas weiter nach hinten ansetzt. Die Geißeln setzen unter einem spitzen Winkel an den Kopf an. Am Vorderende des aus den verklebten Spermienköpfen bestehenden Stabes befindet sich eine sondenartige Verdickung, die vermutlich als Perforatorium dient. Die ganze Einrichtung dient wohl als eine Art „Befruchtungsmaschine“

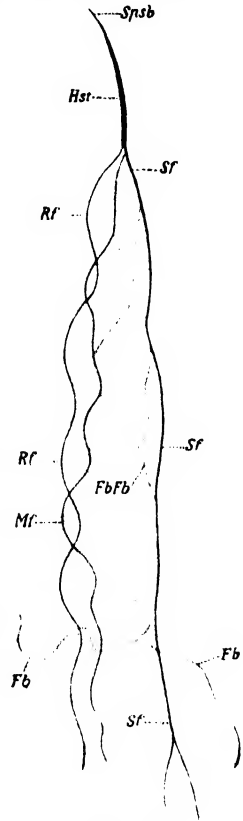


Fig. 179.

Hydrophilus piceus L. Samenfaden nach Mazeration, Auflösung des Schwanzes in mehrere Fasern. Spstb Spitzenstück; Hst Kopf; Sf Saumfaser; Rf Randfaser; Mf Mittelfaser; Fb Fibrillen. (Nach Ballowitz 1890).

zur Sicherung der Besamung (Ballowitz), da ja die Polyspermie bei Insekten die Regel ist.

Bei Käfern, die ein Alter von mehreren Jahren erreichen (Staphyliniden, Dytisciden), wiederholt sich die Spermiogenese in einem von den Jahreszeiten bestimmten Rhythmus. So fand Holmgren (1901) bei *Staphylinus* im Sommerhoden nur Spermiocyten, Spermiden und Spermien. Im Dezember aber liegen in der Innenzone der Follikel reife, jedoch degenerierende Samenfäden, während in der Außenzone sich die Versonsche Zelle und zahlreiche große Spermiogonien befinden. *Dytiscus marginalis* L. erreicht nach Blunck (1912, 1924) als Vollkerf ein Alter von 1—2 Jahren, gelegentlich von 2½ Jahren. „Die Geschlechtskraft erlischt nach der zweiten Brunstzeit, im allgemeinen mit Ausgang des Frühjahrs.“ Bei beiden Geschlechtern sind mindestens zwei Perioden der Keimzellenbildung die Regel. Die von September bis Oktober prall gefüllten Hoden der Jungkäfer befördern über Winter das Sperma in die Nebenhoden, ruhen alsdann und treten im Mai in eine neue Bildungsperiode ein. Im Juli erreichen sie zum zweiten Male den maximalen Füllungszustand, um dann wieder zu ruhen. Im zweiten Frühjahr können sie bereits im März zum dritten Male mit der Samenbildung beginnen. Die Spermien bleiben im Nebenhoden bis zu ¾ Jahren eigenbeweglich.

VIII. Die Spermiogenese sonstiger Gruppen.

1. Thysanura.

Die Samenbereitung bei *Lepisma domestica* Pack. findet vorwiegend im Sommer statt. Im Winter überwiegen im Follikelinhalt die Spermiogonien. Die Spermiocytogenese weicht von derjenigen der Pterygogenea nicht sonderlich ab. Die Entwicklung der Spermiocyten geschieht nach Charlton (1921) im ganzen ähnlich so, wie bei den Heteroptera, nur daß an Stelle des Kontraktionsstadiums eine bukettartige Anordnung der Chromatinschleifen auftritt. Die erste Reifungsteilung ist vermutlich die Reduktionsteilung; die zweite Reifungsteilung ist eine Äquationsteilung.

Ein mehrteiliges Heterochromosom fällt schon in den Ruhekernen der Spermiogonien durch seine starke Verdichtung auf. In dem Ruhekern der jüngsten Spermiocyten ist ein doppelter Chromatinnucleolus vorhanden, dessen Komponenten sich während des Leptotänstadiums in zwei körnige, mit dem Plasmosom in Berührung tretende Fäden verwandeln. Im weiteren Verlauf der Wachstumsperiode verschmelzen die beiden Heterochromosome endweise und bilden einen Körper von unregelmäßiger U-Form. Der eine Schenkel dieses Körpers ist größer, dick und völlig kompakt, der andere ist kleiner und steht mit dem größeren durch einen körnigen Faden in Verbindung. In dieser Form tritt das doppelte Heterochromosom in die Mitte der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung. Er gelangt in dieser Teilung ungeteilt zu dem einen Zellpol. In der zweiten Reifungsteilung trennen sich die jetzt gleich großen Partner voneinander. Es handelt sich hier also nach Charlton um ein verdoppeltes unpaares Heterochromosom, wie bei *Syromastes* und *Phylloxera*.

Die Centriole sind bei *Lepisma*, wie bei *Dytiscus*, von der Wachstumsperiode an stabförmig. Auch ihr Verhalten in den Reifungsteilungen ist dasselbe wie bei dem genannten Käfer.

Die Spermioghistogenese von *Lepisma* ist von Charlton (1921) und von Bowen (1924) untersucht worden. Das Bemerkenswerteste an ihr ist die ganz ungewöhnliche Anordnung von Centriol und Acrosom (Fig. 180). Das stäbchenförmige Centriol der Spermiide trägt hinten den Achsenfaden, vorn legt es sich tangential an den noch runden Kern. Es wandert aber weiter nach vorn und, sobald dieser sich zuzuspitzen beginnt, liegt das Centriol als kurzes, etwas dickeres Stäbchen an seiner Spitze (Fig. 180 b—d). Längs des nach hinten ziehenden Achsenfadens bildet sich dann ein Flimmersaum, der also ausnahmsweise an dem Spermiumkopf entlang läuft. Das aus dem Golgiapparat entstehende Acrosom wandert nicht wie üblich nach vorn,



Fig. 180.

Lepisma domestica Pack. Histogenese der Samenfäden. a Spermiide mit rundem Mitochondrienkörper und mit Acroblast; b nach Ausscheidung des Acrosoms; c—d Wanderung des Centriols nach vorn; e—f Streckung des Kopfes; g Querschnitte durch Kopf (A) und Acrosom (B); h—l weitere Streckung des Kopfes und Auswachsen des Acrosoms zu einem langen Faden. In allen Bildern bedeuten a Acroblast, A Acrosom, c Centriol, f Achsenfaden, n Kern. (Nach Bowen 1924.)

sondern bleibt an dem hinteren Kernpol liegen und ist dem aus Mitochondrien bestehenden „Nebenkern“ zugewendet. Mit seiner flachen Basis heftet es sich an den Kopf an — so daß Charlton es als Mittelstück ansah — und wächst dann nach Bowens Angabe längs des Schwanzes zu einem sehr langen, spitzen Faden aus, der am Schluß der Streckung von dem Achsenfaden kaum noch unterschieden werden kann (Fig. 180 e—l). *Lepisma* besitzt also eigenartig invertierte Spermien, die vielleicht nur mit denen der Schizopoden zu vergleichen sind.

2. Odonata.

Die Chromosome sind in den Spermiogonien verschieden groß, bei *Anax* und *Libellula* deutlich von einander getrennt, bei *Sympetrum* oft

eng aneinander gelegt. Ein etwas mäßig verdichtetes Chromosom ist in den Ruhekernen zu unterscheiden, vielleicht das X-Chromosom. In den Spermiocyten von *Sympetrum semicinctum* Say sind die Chromosome nach Smith (1916) zunächst zu einer diffusen Masse aufgelöst, aus der sich dann dichte, annähernd in diploider Zahl vorhandene Körper entwickeln. Einer von diesen Chromatinkörpern ist dichter als die übrigen, es ist das X-Chromosom. Aus diesen massigen Körpern entwickeln sich die leptotänen Fäden, nur das X-Chromosom bleibt stärker verdichtet und kompakt. Die Fäden legen sich parallel aneinander. Alsdann bildet sich das Bukettstadium aus, in welchem die Fäden sich verdicken und verkürzen. Das X-Chromosom liegt am Bukettpol als dichter runder Körper, bei *Libellula depressa* L. ist es gestreckt, wie bei den Orthopteren (Hogben 1921 b). Auch während der Prophase, in welcher die Autosome sich in U-, V- und 8-Formen verwandeln, bleibt das Heterochromosom unverändert kugelförmig. Diese Gestalt behält es auch in der Metaphase der ersten Reifungsteilung, in der es bei *Sympetrum* nur von einer Spindelfaser jederseits erfaßt, außerhalb der Äquatorialplatte in einem hellen Bläschen liegt (Smith). Die Autosome haben hier Kreuzform. Sie teilen sich in der ersten Reifungsteilung reduktional. Das X-Chromosom von *Sympetrum semicinctum* Say dagegen teilt sich — etwas verspätet — äqual. Ebenso verhält sich nach Lefevre und Mc Gill (1908) das X-Chromosom bei *Anax junius* Drury und nach Hogben bei *Libellula depressa* L., während das unpaare Heterochromosom von *Libellula basalis* Say nach Smith in der ersten Reifungsteilung ungeteilt zu dem einen Pol geht. In der zweiten Reifungsteilung liegt das Heterochromosom von *Sympetrum* ebenfalls neben der Äquatorialplatte in einem Bläschen. Es eilt bei *Sympetrum*, *Anax* und *Libellula* voraus und gelangt ungeteilt in die eine Spermiide, wogegen die Autosome in dieser Teilung sich äqual teilen.

Die Spermiogonogenese, soweit sie verfolgt worden ist, bietet nichts Bemerkenswertes (Smith, Hogben, Lefevre und Mc Gill). Ballowitz (1914) fand bei verschiedenen Libellen apyrene Spermien.

Die langen, fadenförmigen Spermien vereinigen sich, ähnlich wie bei den Käfern, zu blumenkorbartigen oder federähnlichen Gebilden, z. B. bei den Aeschniden und Agrioniden (Ballowitz 1918, 1920).

3. Perlariae.

Über die Spermiogenese dieser Ordnung liegen bisher nur zwei Untersuchungen vor, von Nakahara (1919) und von Junker (1923). Die europäische Art *Perla marginata* Panzer ist halbzwittrig, die Gonade der Männchen besteht aus den paarigen Hoden und aus dem über diesen aus zwei Hälften zusammengewachsenen Männchen-Ovar (Schoenemund 1912, Junker 1923), das jedoch vor Eintritt der Larve in die Metamorphose und während der Wachstumsperiode der Männcheneier degeneriert. Die paarigen Hoden sind aus etwa je 30 kugeligen Follikeln zusammengesetzt. Cystenbildung, rosettenförmige Anordnung der Spermiogonien, Bau der letzteren usw. verhalten sich wie gewöhnlich. Die 22 Chromosome können in Paare von absteigender Größe geordnet werden, wobei zwei, ein größeres und ein kleineres, ohne Partner bleiben. Dies dürften die Heterochromosome x und x' sein, die in den Ruhekernen der Spermiogonien als zwei ungleiche Chromatinbrocken dem echten Nucleolus eingelagert sind. In den Spermiocyten

treten zunächst in dem von einem feinen Netzwerk erfüllten Kern zwei kompakte, ungleich große Chromatinstäbe auf, die während des Leptotänstadiums verschwinden. Nach der nicht sicher zu beobachtenden, vermutlich parallelen Konjugation der Autosome werden die Heterochromosome wieder als stärker gefärbte gebogene Stäbchen sichtbar. Im Pachytänstadium sind sie vorübergehend aufgelockert und polar orientiert. Von da ab sind sie stets stärker kondensiert als die Autosome. Sie legen sich dicht aneinander und treten in die erste Reifungsteilung als Scheintetrade ein, die aus zwei ungleich langen Stäbchen besteht, während die Autosomtetraden eiförmig sind. Sie begeben sich, ohne nachzuschleppen, gemeinsam und ungeteilt an den einen Pol der Zelle. Für die Autosome scheint die erste Reifungsteilung ebenfalls reduktional zu verlaufen. Die zweite Reifungsteilung ist für alle Chromosome, auch für das Heterochromosomenpaar, Äquationsteilung. Die Heterochromosome von *Perla marginata* Panzer verhalten sich also ähnlich wie das bivalente Heterochromosom von *Syromastes* (Wilson 1909).

Bei der amerikanischen *Perla immarginata* Say kommt ein ungleiches Paar von Heterochromosomen vor, dessen Partner sich vor der ersten Reifungsteilung zu einem einzigen Körper vereinigen, aber in der Anaphase sich trennen und zu verschiedenen Polen gelangen. — Bei dieser Art differenzieren sich aus dem ersten Chromatinnetz der Spermiocyten gleich Doppelchromosome, ähnlich wie bei den Dipteren (Nakahara 1919).

Die Spermioghistogenese kann nach den Untersuchungen von Junker als normal bezeichnet werden.

4. Dermaptera.

Die Chromosomenzahlen von *Forficula auricularia* L. haben zu mehrfachen Diskussionen Anlaß gegeben.

Carnoy (1885) fand haploid 10—14, von La Valette St. George (1887) 12 und in Präsperrniden 12—14, de Sinéty (1901) zählte in Spermiogonien 24, in Spermiocyten 12, Zweiger (1906) dagegen zählte in Spermiogonien 24 oder 26, in Spermiocyten 12, 13, 14, Stevens (1910) stellte diploid 24, haploid 12 und gelegentlich 11 und 13 Chromosome fest. Meek (1913) fand nur 12 Chromosome in den Spermiocyten. Schließlich hat Payne (1914) die Frage einer gründlichen Nachuntersuchung unterzogen, indem er ebenso, wie auch Stevens, deutsches Material benutzte. Nach seinen Befunden ist 24 die regelmäßige Chromosomenzahl der Spermiogonien. In den Cysten der Spermiocyten treten aber Unregelmäßigkeiten auf, und zwar öfters in derselben Cyste. Spermiocyten mit 12 Chromosomen haben nur bivalente Chromosome, von denen eins unsymmetrisch ist, also dem ungleichen Idiochromosomenpaar entspricht, das Stevens gefunden hatte. Wo 13 Chromosome vorhanden sind, liegen außer den 11 Bivalenten noch zwei nicht konjugierte Einzelchromosome vor, die sich in den Reifungsteilungen ganz unregelmäßig verhalten, indem sie sich manchmal teilen, manchmal aber auch nicht teilen, während sich in Zellen mit 12 Chromosomen in der ersten Reifungsteilung alle Elemente teilen. Dadurch entstehen Tochterplatten mit 12, mit 13, mit 12 bzw. 13 oder schließlich mit 11 bzw. 13 Chromosomen. Die abweichend auftretenden Chromosome schleppen nach. Sie sind aber keine „accessorischen“, son-

dern durch den Ausfall der Konjugation isolierte und univalent gewordene Chromosome. Wegen der ähnlichen Verhältnisse bei *Anisolabis maritima* Bon. sei auf Kornhauser (1922) verwiesen.

5. Blattaeformiae.

a) Blattariae. Die Spermiogenese der Schaben ist nach den Untersuchungen von Stevens (1905), Moore und Robinson (1905), Farmer und Moore (1905) und Wassilieff (1907) von derjenigen der Geradflügler nicht wesentlich unterschieden, das Monosom verhält sich hier ebenso wie bei den Heuschrecken. Erwähnenswert ist, daß Wassilieff bei *Blatta germanica* L. in den Spermioeyten hakenförmige Centriole fand.

b) Corrodentia. Nach Boring (1913) hat *Cerastipsocus venosus* Burm. ein unpaares Heterochromosom, das sich ebenso verhält wie das der Acridiiden.

c) Siphunculata. Die Spermiogenese der Kleiderlaus wurde von Foot (1919), die der beiden anderen am Menschen vorkommenden Läuse von Doncaster und Cannon (1920) untersucht. Die unvollendeten Untersuchungen von Doncaster an Pferde- und Hundeläusen führte Cannon (1922) zu Ende. Nach Foot ist bei *Pediculus vestimenti* N. ein ungleiches Heterochromosomenpaar vorhanden. Nach Angaben der beiden anderen Autoren ist aber ein XY-Paar bei den übrigen Läusen nicht zu finden. Die Chromosomenzahl ist bei *Pediculus corporis* Deg. (= *P. vestimenti* N.) in den Körperzellen gleich 12, in den Spermiogonien 6, vielleicht tritt eine verfrühte Paarung ein, wie bei den Dipteren; vielleicht könnte es sich aber auch um Chromosomenkopplungen wie bei der Honigbiene handeln.

Bei den von Doncaster und Cannon untersuchten Formen tritt nur eine einzige Reifungsteilung auf, deren Spindel in der Metaphase exzentrisch liegt. In der Anaphase verlängert sich die Spindel beträchtlich, und der eine Pol der Zelle zieht sich zu einem langen, fingerförmigen Fortsatz aus, in den die eine Tochterplatte hineingelangt. Dieser einem Richtungskörper ähnliche Zellfortsatz löst sich ab und degeneriert. Wir haben es hier also mit einem Vorgang zu tun, der ganz dem bei der Biene beschriebenen analog ist. — Foot fand bei *Pediculus vestimenti* N. zwei Reifungsteilungen.

Bei *Pediculus* und bei *Haematopinus asini* L. erscheint der Golgi-Apparat vor der Spermioeytenteilung, er ist oft doppelt. Seine eine Hälfte wird aus den Spermiden ausgestoßen, die andere liefert das Acrosom. Die Mitochondrien bilden in den Spermiden einen deutlichen Nebenkern, der sich in die chromophobe und chromophile Substanz scheidet; die erstere liefert die Hülle des Achsenfadens. Bei allen Läusen sind in den Spermiden stets zwei Centriole und zwei Achsenfäden beobachtet worden.

6. Strepsiptera.

Bei diesen ausschließlich parasitisch lebenden Insekten scheint sowohl Parthenogenese als auch Amphigonie vorzukommen, für die Fortpflanzung der amerikanischen, in *Polistes*-Wespen schmarotzenden Art *Acroschismus wheeleri* Pierce (= *Xenos*) ist jedenfalls die Befruchtung notwendig. Bei dieser Spezies ist auch bisher allein die Spermiogenese untersucht worden (Hughes-Schrader 1924).

Die Keimzellen liegen auf jeder Seite des Darmes in je einem langen unregelmäßigen Streifen. Sie entwickeln sich alle gleichmäßig, ohne die sonst übliche reihenförmige Anordnung der verschiedenen Altersstadien. Die von der dritten Larvenperiode an erkennbaren Spermiogonien ordnen sich bald zu lockeren, traubenähnlich liegenden Cysten. Die Spermiogonien besitzen 16 Chromosome, wie die somatischen und die weiblichen Keimzellen. Während der Wachstumsperiode verdichtet sich ein Chromosomenpaar früher als die anderen. Es liefert so zwei dicht nebeneinander liegende Kügelchen, während die übrigen Chromosome noch fadenförmig sind. In der ersten Reifungsteilung trennen sich diese zwei Chromosome früher als die übrigen und gelangen auch zuerst zu den Polen. Somit liegt wohl der Fall eines gleichen Heterochromosomenpaares XY vor. Die zweite Reifungsteilung ist für alle Chromosome äquival; die haploide Zahl ist in allen Spermiocyten und PräspERMiden 8. Die Spermien sind sehr klein, so daß ihre Gestalt erst nach erfolgter Aufquellung im Ei erkannt werden kann; sie bestehen aus einem spitz zulaufenden, etwas gebogenen Kopf und aus einem langen, fadenförmigen Schwanz.

Zweiter Abschnitt.

Die Oogenese.

A. Allgemeiner Teil.

I. Eier.

Die Eier der Insekten sind verhältnismäßig groß und dotterreich. Sie besitzen in den meisten Fällen eine ovale oder gestreckte ellipsoide Form, die durch eine schwache Einbiegung der ventralen und Ausbiegung der dorsalen Seite in bilaterale Symmetrie übergehen kann. Die äußere Hülle der Eier wird von dem Chorion gebildet, das aus chitinähnlichen Stoffen besteht und in der Regel zweischichtig ist. Die äußere Schicht oder das Exochorion zeigt bei vielen Insekten recht mannigfaltige Oberflächenformen, wie Leisten, Felderungen, Zapfen usw. An dem vorderen Pol ist das Chorion von der Mikropyle, einem einfachen oder mehrfachen Porenkanal, durchbohrt, der in sehr verschieden gestalteten Ausragungen liegen kann; durch ihn dringen die Samenfäden in das Ei ein. Unter dem Chorion liegt die Dotterhaut als zarte strukturlose Membran, die meistens vom Ei selbst ausgeschieden wird.

Der Inhalt des Insekteneies besteht aus dem Bildungsplasma und dem Dotter. Das Plasma liegt als mehr oder weniger dünne Schicht unter der Dotterhaut und wird als Keimhautblastem bezeichnet. Am vorderen Eipol befindet sich in ihm der Eikern oder das „Keimbläschen“, das bei den Insekten in der Regel im Verhältnis zu der Größe des Eies recht klein bleibt. Der Dotter besteht aus zahllosen, meist kugelförmigen Tröpfchen, unter denen mit Bestimmtheit zunächst die aus Eiweißstoffen bestehenden Dotterkugeln und ferner Fettröpfchen festgestellt sind; ferner sind auch Mitochondrienkörnchen in ihm zerstreut, da er wohl stets von einem zarten Plasmanetz durchzogen ist.

II. Der Bau der Ovarien.

Die Ovarien der Insekten sind aus mehreren oder sehr vielen Eischläuchen, die auch Eiröhren und Ovariolen genannt werden, zusammengesetzt. Je nach der Anordnung der Eischläuche unterscheidet man büschelförmige, ästige, traubenförmige, kammförmige und hufeisenförmige Ovarien (vgl. Band I, S. 467f. dieses Handbuches). Für die Eibildung selbst sind diese Unterschiede belanglos.

Die sehr nährstoffreichen Eier der Insekten bedürfen bei ihrem Wachstum besonderer Nähreinrichtungen, die Eibildung ist alimentär. Aber die Ernährung der wachsenden Eier erfolgt bei den Insekten nicht nach ein und demselben einheitlichen Typus, sondern auf zweierlei Weise. Die Oocyten werden beim Beginn ihres Wachstums von je einem aus Epithelzellen bestehenden Follikel umschlossen. Bei den primitiveren und einigen anderen Insektenordnungen besorgt nun der Follikel allein die Zufuhr von Nährsubstanz, hier liegt also follikuläre Eibildung vor (wegen der Terminologie sei auf Korschelt und Heider 1902 verwiesen). Bei den übrigen Insekten treten aber zu dem Follikel noch besondere Nährzellen hinzu, denen die Lieferung der Nährsubstanzen hauptsächlich obliegt, ohne daß das Follikel epithel seine Mitwirkung ganz aufgibt, so daß dann die Eibildung als nutrimentär zu bezeichnen ist. Die nutrimentäre Eibildung erfolgt bei den Insekten wieder auf zweierlei Weise. Entweder legen sich die Nährzellen, in einer Nährkammer vereinigt, mit je einer Oocyte zusammen, so daß in der Eiröhre abwechselnd immer ein Nährfach und ein Eifach aufeinander folgen, oder sie bleiben in der am vorderen Ende der Eiröhre befindlichen Endkammer liegen und treten durch plasmatische Stränge mit den hintereinander aufgereihten Oocyten in Verbindung. Diese verschiedenen Nähreinrichtungen machen die vergleichende Morphologie der Eiröhren etwas verwickelt. Zur leichteren Verständigung werden wir uns deshalb der von Gross (1903) vorgeschlagenen Terminologie bedienen, bei welcher folgende drei Typen unterschieden werden (vgl. auch Korschelt und Heider 1902, S. 362):

1. Panoistische Eiröhren mit ausschließlich follikulärer Eibildung ohne Nährzellen (z. B. *Machilis* und *Japyx* unter den Apterygogenea, Odonata, Orthoptera, Perlariae, Suctoria).

2. Polytrophe Eiröhren mit vorwiegend nutrimentärer Eibildung; jede Oocyte trägt ihre eigene, aus einer oder mehreren Nährzellen zusammengesetzte Nährkammer (z. B. *Campodea* unter den Apterygogenea, Dermaptera, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera adephaga).

3. Telotrophe Eiröhren ebenfalls vorwiegend mit nutrimentärer Eibildung; die Nährzellen verbleiben in der terminalen Endkammer und verschmelzen dort zu einem kernfreien protoplasmatischen Raum, der durch plasmatische Stränge mit den Oocyten in Verbindung tritt (Hemiptera, Coleoptera polyphaga, Siphonaptera, Megaloptera).

Wie diese Zusammenstellung zeigt, kann die Morphologie der Eiröhren keineswegs mit dem System oder der Phylogenie der Insektenordnungen in eindeutige Beziehungen gesetzt werden. Sicher scheint nur zu sein, daß die panoistischen Eiröhren auf die primitiveren Ordnungen beschränkt sind. Unsicher dagegen ist die Einordnung der telotropen Eiröhren, die man einerseits wegen ihres Vorkommens bei den höher spezialisierten Insekten als differenzierter ansehen kann,

während sie, rein äußerlich betrachtet, den panoistischen Eiröhren mit ihrer nur von Keimzellen und Epithelzellen erfüllten Endkammer näher zu stehen scheinen.

III. Der Bau der Eiröhren.

Jede Eiröhre ist von einer peritonealen Hülle überzogen, die nur bei wenigen Gruppen, z. B. bei den Mallophagen und Pediculiden, bei *Perla* und bei *Coccus* fehlt (Gross 1903). Unter dieser Hülle liegt die Tunica propria, die eine strukturlose, bei den Heteropteren aus zwei Schichten aufgebaute Membran darstellt.

Die Spitzen der Eiröhren sind in der Regel dem Vorderende des Insekts zugewendet, so daß hier und weiter unten die Ausdrücke „vorn“ und „hinten“ in der Bedeutung von „rostral“ und „kaudal“ gebraucht werden können.

Am vorderen Ende läuft jede Eiröhre bei den meisten Insekten in den Endfaden aus. Der Endfaden ist kein wesentlicher Teil des Ovariols, denn er kann vollständig fehlen, wie bei vielen Lepidopteren, oder erst im späteren Puppenleben auftreten, wie bei *Musca vomitoria* L., oder endlich an jungen Ovarien zwar recht lang sein, aber im Imagozustande fehlen bzw. degenerieren, wie bei den Mücken (Gross 1903, Nicholson 1921) und bei *Haematopinus* (Gross 1905). Schon wegen dieser Variabilität kann der Endfaden nicht als Bildungs- oder Vorratsstätte der Keimzellen in Frage kommen. Vielmehr ist er als ein Aufhängeband anzusehen, wie auch die mehrfach in ihm auftretende faserige Längsstreifung dartut.

Den vorderen Anfang der eigentlichen Eiröhre stellt die Endkammer dar, die entweder kolbenartig verdickt ist, wie bei den panoistischen und den telotrophen Ovariolen, oder die in schwach konischer Form allmählich von dem Endfaden zu den Eifächern hinüberleitet, wie bei den meisten Insekten mit polytrophen Eiröhren. Die Endkammer der panoistischen Eiröhren enthält nur die Urkeimzellen bzw. Oogonien und die Mutterzellen der Follikelzellen; die Endkammer der polytrophen Eiröhren enthält die gleichen Zellelemente, aber in ihr findet auch die Differenzierung der Nährzellen statt. In beiden Fällen ist die Endkammer der jugendlich bleibende Teil des Ovariols. Dagegen erfährt die Endkammer der telotrophen Eiröhren im älteren Larvenzustande und in der Imago eine weitgehende Umgestaltung: sie entwickelt sich zur Nährkammer, indem die in ihr aufgehäuften Nährzellen eine erhebliche, von Kernen und Zellgrenzen freie Protoplasmamasse ausscheiden, die man den „protoplasmatischen Raum“ nennt (Korschelt 1886). Diese Plasmaanhäufung steht durch plasmatische Stränge, die Nährstränge, mit den in der Eiröhre hintereinander angeordneten Oocyten in Verbindung (Fig. 191, Seite 1038).

IV. Die Herkunft der Zellelemente der Endkammer.

Über die Herkunft der Zellelemente des Ovariums ist sehr viel diskutiert worden: Bei der Besprechung der Oogenese der einzelnen Ordnungen wird auf diese Diskussion noch im einzelnen einzugehen sein. In der früheren Literatur herrschte die von Waldeyer (1871) begründete Ansicht vor, daß die drei Zellarten, Eizellen, Nährzellen und Follikelzellen aus einem Lager von undifferenzierten Zellen hervorgingen, als welches bei den Insekten der Endfaden angesehen wurde

(s. Korschelt 1886); auf Grund der neueren Untersuchungen ist diese Ansicht aber verlassen worden. Heymons (1892) fand bei *Phyllo-dromia germanica* L. die Geschlechtszellen als von vornherein unabhängige Zellen, die bereits im Embryonalleben in die Gonade einwandern und hier von den mesodermalen Epithelzellen umgeben werden. — Ganz ähnlich treten bei *Pyrrhocoris apterus* L. die Keimzellen schon im Embryo selbständig auf und werden von den mesodermalen Epithelzellen umgeben (Seidel 1924).

Durch Untersuchungen über die Eibildung bei Amphibien (Nusbaum 1889) und bei Säugetieren (von Winiwarter 1901) waren aber die Geschlechtszellen als selbständige Gebilde erkannt worden, so daß Waldeyer (1903), bei seiner Auseinandersetzung mit den Arbeiten der genannten Autoren, die früher von ihm selbst aufgestellte Lehre von dem indifferenten Keimepithel als erschüttert bezeichnete. Er sprach die Vermutung aus, daß weitere Untersuchungen eine sehr frühzeitige, vielleicht sogar ursprüngliche Selbständigkeit der Genitalzellen erweisen würden, wie sie übrigens auch durch Weismanns Theorie der Kontinuität des Keimplasmas (1892) gefordert wurde.

Bei den Insekten bewiesen Gross (1903), Köhler (1907) u. a. m. die Trennung des Endfadens von der Endkammer, die entweder durch die Tunica propria oder durch eine Lage quergestellter Zellen bewirkt wird (vgl. Seite 1029, 1037). Gross schrieb deshalb schon 1903: „Die ältere Ansicht, daß der Endfaden als keimbereitendes Organ funktioniert, darf heute wohl als aufgegeben angesehen werden.“ Will (1886), Giardina (1901), Grünberg (1903), Daiber (1905), Kahle (1908), Günthert (1910), Schneider (1915), Gutherz (1919), Verhein (1921) und andere Autoren brachten weitere und zum Teil sehr wertvolle Belege für die frühzeitige Selbständigkeit der Geschlechtszellen bei den Käfern, Schmetterlingen, Geradflüglern, Zweiflüglern usw., von denen weiter unten im speziellen Teil noch eingehend zu sprechen sein wird. Zu diesen Beweisen treten dann noch die embryologischen Belege für die Sonderung der Keimbahn durch das Auftreten der Polzellen oder des Keimbahnkörpers bei Dipteren, Hymenopteren und Coleopteren (vgl. Hasper 1911, Hegner 1909, 1914a, 1914b, Gatenby 1918 u. a. m.). In keinem Falle ist also anzunehmen, daß eine Neubildung von Keimzellen noch in der Imago stattfindet.

Auf die Entstehung der Nährzellen polytropher Eiröhren warfen die Untersuchungen von Giardina (1901) ein ganz neues Licht, indem bei *Dytiscus* gezeigt werden konnte, daß sie durch Differenzierungsteilungen aus den Oogonien entstehen und also wirklich „abortive Eier“ darstellen, wie man schon früher vermutete. Durch Debaisieux (1909), Günthert (1910) und Kern (1912) wurde die Entdeckung Giardinas bestätigt. Dederer (1915) und Schneider (1915) konnten für die Lepidopteren, Hegner (1915) für die Honigbiene, Verhein (1921) für *Musca*, Emeis (1915) und Hughes-Schrader (1925) für die Cocciden und Buchner (1918) für *Camponotus* die Abstammung der Nährzellen von Oogonien beweisen oder doch wahrscheinlich machen. Nur bei den telotrophen Eiröhren der Heteroptera und der Coleoptera polyphaga ist die Ableitung der Nährzellen von Eizellen noch nicht sicher bewiesen, jedoch bemerkt Buchner (1923) kurz, daß sich diese Differenzierung bei der Bettwanze deutlich verfolgen lasse. — Zu einer grundsätzlich abweichenden Auffassung über die Entstehung der Nährzellen führen aber die Beobachtungen von Kahle (1908) und Hegner

(1914) bei *Miastor*. Bei dieser pädogenetischen Cecidomyide stammen die Nährzellen von mesodermalen Zellen ab (vgl. Seite 1050).

Die Epithelzellen, die die Oocyten später als Follikelzellen umgeben, dürfen jedenfalls nach den schon erwähnten Arbeiten von Heymons und Seidel als gesonderte Zellen mit mesodermaler Abstammung angesehen werden. Bei den Lepidopteren dringen sie nach Schneider (1915) erst ziemlich spät vom Eiröhrenstiel aus in die Endkammer ein.

Auch für die Insekten ist demnach sowohl die Lehre von dem indifferenten Keimepithel wie auch die von der gemeinsamen Abstammung aller drei wichtigen Zellelemente des Ovariums hinfällig geworden.

V. Die Eizellen und ihr Wachstum.

Bisher ist die Entwicklung der Urgeschlechtszellen zu Oogonien nur bei der Cecidomyide *Miastor* unter genauer Angabe der einzelnen Teilungsschritte verfolgt worden (Kahle 1908, Hegner 1914). Vielleicht läuft dort dieser Vorgang aber infolge der Pädogenese etwas vereinfacht ab. Im übrigen ist die Entstehung und die Zahl der Oogonien bei den Insekten unbekannt. Ebenso fehlt auch eine Angabe über die Zahl der Vermehrungsteilungen der Oogonien. Die Kenntnis dieser Zahl wäre uns besonders bei denjenigen Insekten wichtig, die eine sehr große Menge von Eiern produzieren, wie die Bienenkönigin oder die Termitenkönigin. Denn wenn die naheliegende Annahme erlaubt ist, daß die Oogonien ebenso viele Teilungen durchmachen wie die Spermiogonien, nämlich durchschnittlich sieben, dann reichen bei der Bienenkönigin mit ihren rund 400 Ovariolen acht Urkeimzellen in jedem Ovariol aus, um die im Laufe von vier Lebensjahren abzulegenden Eier zu erzeugen (vgl. Seite 1063). Dieselbe Überlegung dürfte auch für die Termitenkönigin gelten, die rund 3000 Ovariolen besitzt. — Bei den meisten Insekten folgen die Vermehrungsteilungen wohl nur in geringer Zahl aufeinander, da die Eiröhren vielfach nur wenige Eier enthalten. Aber auch bei den Eiröhren mit vielen Eiern, wie bei den Lepidopteren, verteilen sich vermutlich die Vermehrungsteilungen auf eine so lange Periode vom Beginn des Larvenlebens bis zum Ausschlüpfen der Imago, daß sie dem Beobachter selten zu Gesicht kommen (vgl. das bei den Odonaten Gesagte, Seite 1076). In älteren Larven und in den Imagines, die am häufigsten untersucht worden sind, befinden sich die Keimzellen zum größten Teil schon in dem Zustande der Oocyten.

Bei der Entwicklung der Oocyten sind mit Buchner (1915) zwei verschiedene Wachstumsperioden zu unterscheiden:

In der ersten Wachstumsperiode der Oocyte ist das Zellwachstum nur gering, auch der Kern vergrößert sich nur wenig. Aber die Vorgänge im Kern treten in der gleichen Weise auf wie in den Kernen der Spermiocyten, so daß der Name Wachstumsperiode die Gleichheit des Geschehens in beiden Zellarten zum Ausdruck bringt. Das Chromatin sammelt sich zu Fäden und diese durchlaufen das Leptotän-, Pachytän-, Diplotän- und oft auch das Strepsitänstadium. Bei den Odonaten, Orthopteren, Hemipteren, Lepidopteren und wohl auch bei den Coleopteren tritt nach oder in dem Leptotänstadium ein mehr oder minder deutliches Schleifenbukett auf. Während der Bukettbildung scheint die Längskonjugation der Chromosome stattzufinden,

wie wenigstens in einzelnen Fällen, z. B. bei der Heuschrecke *Leptophyes* (Mohr 1915), bei der Siebzehnjährigen Zikade (Shaffer 1920) und bei einer Libelle (Hogben 1921b) festgestellt werden konnte. Am Ende der ersten Wachstumsperiode, also im Diplotänstadium, beginnt dann die Zerteilung und körnige Auflösung der Chromatinfäden oder der Prophasenchromosome, die dabei ihre basichromatische Färbbarkeit verlieren und oxychromatisch werden (vgl. Jörgensen 1913). Bei manchen Blattläusen bleiben allerdings die Chromosome kompakt.

In der zweiten Wachstumsperiode der Oocyte vollenden sich der körnige Zerfall und die Zerteilung der Chromosome, jedoch ohne daß besondere Formen, wie die Bürstenchromosome der Selachier, auftreten. Vor allem beginnt nun das starke Wachstum der ganzen Zelle und die Dotterbildung. Der Kern der Oocyte nimmt an dem Wachstum nur in den panoistischen Eiröhren teil und auch in diesen nur so lange, bis das Follikel epithel vollständig ausgebildet ist. In den Oocyten der polytrophen und telotrophen Eiröhren bleibt er klein. Bei vielen Hymenopteren und bei *Musca* entwickeln sich vom Beginn der zweiten Wachstumsperiode an die kleinen, oft in großer Zahl auftretenden accessorischen Kerne (Buchner 1918), die nach der Beendigung des Eiwachstums wieder verschwinden. Ihre Lage in der Nähe des Hauptkerns und in der Nähe der Verbindungsstelle zwischen Nährzellen und Oocyte zeigt, daß sie an den Wachstumsvorgängen in irgendeiner Weise beteiligt sind.

Die Dotterbildung findet durchweg in dem Plasma des Eies selbst statt. Die Nährzellen und die Follikelzellen liefern dafür die nötigen Nährstoffe. Hier und da sieht man aus den Nährsträngen der telotrophen und aus den Nährzellen der polytrophen Eiröhren Körnchenströmungen austreten, am deutlichsten bei den Eiern der Lepidopteren und bei *Dytiscus*. In den Nährzellen und Eiern des soeben genannten Käfers hat Nusbaum-Hilarowicz (1917) die Körnchen als Mitochondrien erkannt. Nach den Angaben verschiedener Autoren haben die Mitochondrien sicher eine Bedeutung für die Dotterbildung (vgl. Hogben 1921b, Murray 1926). Der Dotter besteht hauptsächlich aus den Dotterkugeln und aus Fettkügelchen. Die Eiweißnatur der Dotterkugeln ist neuerdings wieder von Nicholson (1921) bei *Anopheles* nachgewiesen worden.

Bei verschiedenen Insekten, vor allen Dingen bei den Homopteren, bei Hymenopteren und Käfern treten während der zweiten Wachstumsperiode pflanzliche Symbionten in das Eiplasma ein. Über die Natur und das Verhalten dieser meist zu den Pilzen gehörigen Symbionten hat Buchner (1912, 1918, 1919, 1920, 1921a, 1921b, 1922, 1923) sehr wesentliche Mitteilungen gemacht. Da die Symbionten auf die Eibildung selbst keinen deutlichen Einfluß ausüben, müssen wir uns hier auf die Bemerkung beschränken, daß sie eine große ökologische Bedeutung besitzen, und verweisen im übrigen auf die angeführten Veröffentlichungen von Buchner.

VI. Die Nährzellen.

Wie oben erwähnt wurde, sind die Nährzellen der polytrophen Ovariolen im allgemeinen als generative Zellen anzusehen, das heißt, sie stammen ebenso von einer Urgeschlechtszelle ab wie die Oocyten. Bisher ist allerdings der Beweis für diese Abstammung in völlig un-

widerleglicher Weise durch Verfolgung der einzelnen Teilungsschritte nur bei den Dytisciden und bei einigen Cocciden gebracht worden (Giardina 1901, Debaisieux 1909, Günthert 1910, Hughes-Schrader 1925). Sehr wahrscheinlich ist die generative Natur der Nährzellen bei den übrigen polytrophen Ovarien. Dagegen muß für die Dipteren die mit aller Bestimmtheit aufgestellte Behauptung von Kahle und Hegner in Betracht gezogen werden, daß bei *Miastor* die Nährzellen mesodermaler, also nicht generativer Herkunft sind. Bei den Hemiptera heteroptera und den polyphagen Käfern ist die Abstammung der Nährzellen ungewiß.

Nach erfolgter Differenzierung entwickeln sich die Nährzellen zunächst ähnlich so weiter wie die Oocyten. Bei den Schmetterlingen, Hautflüglern und den adephagen Käfern machen ihre Kerne die bezeichnenden Zustände des leptotänen, pachytänen und diplotänen Stadiums durch. Man kann deshalb nicht bezweifeln, daß diese Gleichheit in der Kernentwicklung ein guter Beweis für ihre Deutung als abortive Eier ist.

Während in den Keimbläschen der Eier die Chromosome vollständig in oxychromatische Körnchen aufgelöst werden, zerteilen sie sich in den Nährzellenkernen in eine überaus große Zahl von stark färbbaren Körnchen, die schließlich den ganzen Kern mit einer dunklen, granulierten Masse anfüllen. Vielleicht ist an der Bildung dieser Masse auch Nukleolarsubstanz beteiligt. Unterdessen vergrößern sich die Kerne erheblich und nehmen eine vielfach gelappte und auch wohl verästelte Form an, am ausgeprägtesten bei den aculeaten Hymenopteren.

Schon vor der Umwandlung ihrer Kerne haben sich die Nährzellen der polytrophen Eiröhren zu den Nährkammern zusammengelegt, zu jedem Ei gehört eine besondere Nährkammer. Bei den Dytisciden und bei den Dipteren, aber auch bei der Honigbiene, stehen die Nährzellen untereinander und mit der Eizelle durch Öffnungen in der Zellwand, die sogenannten Plasmakommunikationen, in Verbindung. Durch diese Öffnungen strömen die Nährstoffe in die Eizelle. Die Nahrungssubstanzen sind selten in Form von sichtbaren Teilchen vorhanden, sondern werden fast immer in gelöster Form weitergegeben. Die Mitochondrien, die sich bei *Dytiscus* zahlreich in der Umgebung der Nährzellenkerne bilden und dann von den Nährströmen in die Oocyte mitgeführt werden, dürfen wohl nicht als Nährsubstanzen im eigentlichen Sinne angesehen werden.

Nach dem Abschluß des Eiwachstums gehen die Nährzellen ein. Sie entleeren zum Schluß vielfach ihren gesamten Inhalt in das Ooplasma, dadurch können, wie bei der Honigbiene, auch die Reste ihrer Kerne mit in das Ei gelangen. Vielfach werden aber die Reste der Nährzellen von dem Ei außen abgestoßen oder auch von dem Follikel-epithel umschlossen und vermutlich resorbiert. Bei *Miastor* behalten sie jedoch noch bis über die Eifurchung hinaus ihre Funktionsfähigkeit, denn das Ei wächst noch bis zur Blastodermbildung weiter (Kahle 1908).

Die Nährzellen der telotrophen Eiröhren bleiben in der Endkammer, wo sie eine ähnliche Umbildung durchmachen wie die Nährzellen der polytrophen Ovarien. In den meisten Fällen aber unterliegen sie während ihrer Tätigkeit einer allmählichen, mit dem Wachstum der Oocyten fortschreitenden Auflösung.

VII. Die Follikelzellen.

Die zwischen den Oogonien liegenden oder von dem Grunde der Endkammer her eindringenden Epithelzellen sind zweifellos somatischer, mesodermaler Herkunft. Sie treten erst mit der Oocyte in Beziehung, nachdem das erste Wachstumsstadium beendet ist. Einige Epithelzellen umgeben die Eizelle und beginnen nun eine Reihe von mitotisch verlaufenden Kernteilungen durchzumachen. Dadurch vermehrt sich die Zahl der Epithelzellen sehr bedeutend. Die Bildung des Follikels besteht darin, daß sich seine Zellen um das Ei herum eng zusammenschließen und dann ein mehr oder weniger hohes Zylinderepithel liefern. Auch die Nährfächer der polytrophen Ovariolen werden von dem Follikel umwachsen, aber dort bleiben die Epithelzellen niedrig und an Zahl gering.

In den panoistischen Ovarien übermitteln die Follikelzellen einen großen Teil der dotterbildenden Nährstoffe an die Eizelle, wie die Beobachtungen zahlreicher Autoren, von Korschelt (1886) bis Murray (1926), lehren. Aber auch in den polytrophen und vielleicht auch den telotrophen Eiröhren sind die Follikelzellen an der Bildung des Dotters beteiligt, wie besonders aus den Erscheinungen am Schmetterlingsei hervorgeht.

Am Schluß der Eibildung scheiden die Follikelzellen schließlich das Chorion aus.

Früher wurden vielfach amitotische Teilungen in den älteren Follikelzellen beschrieben. Soweit solche überhaupt vorkommen, führen sie aber wohl nie zu einer Zellteilung, sondern sind nur als Vergrößerungen der Kernoberfläche aufzufassen. Nach den Mitteilungen von Marshall (1909), Browne-Harvey (1919), Murray (1926) und anderen Autoren ist aber das Auftreten von amitotischen Kernteilungen in den Follikelzellen der Orthopteren und Hemipteren überhaupt problematisch geworden. Die früher als direkte Kerndurchschnürungen beschriebenen Bilder scheinen sehr oft nur durch starke Einschnürungen und Verbiegungen der Kerne vorgetäuscht zu sein, welche natürlich ebenso der Oberflächenvergrößerung dienen wie die etwa auftretenden amitotischen Teilungen.

B. Spezieller Teil.

I. Die Eibildung bei den Geradflüglern.

Innerhalb der Überordnung Orthoptera sind zwei verschiedene Typen der Eibildung vertreten. Die Saltatoria und Phasmida haben panoistische, die Dermaptera polytrope Eiröhren. Wir behandeln an dieser Stelle nur die Oogenese der erstgenannten beiden Gruppen, die durch die Untersuchungen von Korschelt (1886), Leydig (1889), de Sinéty (1901), Gross (1903), Conklin (1903), Daiber (1905), Buchner, Guthertz, Marshall (sämtlich 1909), Mohr (1915), Guthertz (1919), Pehani (1925) und Murray (1926) recht gut bekannt ist, wenn auch die frühesten Anfangsstadien noch nicht aufgeklärt sind. — Die Oogenese der Dermaptera soll an anderer Stelle im letzten Abschnitt (VII, 4, Seite 1078) besprochen werden, um zunächst bei der einfacheren panoistischen Eibildung eine Reihe von grundsätzlichen Fragen erörtern zu können.

a) Der Bau der Ovarien.

Die Ovarien der Geradflügler bestehen aus zwei dorsal vom Darm gelegenen Hälften, deren jede eine größere Zahl von büschelförmig angeordneten Eiröhren besitzt. Die Ovariolen der *Saltatoria* sind alle von einer gemeinsamen Hülle umschlossen, an welche die Endfäden von innen her angeheftet sind. Bei den Phasmiden sind dagegen die Eiröhren frei, ihre Endfäden verschmelzen an ihrem vorderen Ende rechts und links mit je einem schräg lateral verlaufenden Ligament; das rechte und linke Ligament vereinigen sich rostral untereinander und mit dem Perikard.

Die Eiröhren der älteren Larven und der Imagines bestehen aus je einer Endkammer und einer größeren Zahl von Eifächern. Wie sie sich aus der embryonalen Genitalanlage heraus differenzieren, ist noch nicht klagestellt. Jedes Eifach besteht nur aus der wachsenden Oocyte und dem einschichtigen Zylinderepithel des Follikels.

b) Endfaden, Endkammer und Oogonien.

Der Endfaden besteht aus einer einzigen Reihe von kleinkernigen Zellen, zwischen denen die Zellgrenzen zu fehlen scheinen; erst kurz vor dem Übergang zur Endkammer liegen in ihm mehrere Zellen neben-



Fig. 181.

Carausius morosus Br. Endfaden einer Ovarialröhre mit Stützfasern.
(Nach Pehani 1925.)

einander (Fig. 183). Der Bau des Endfadens deutet auf nichts anderes als auf eine mechanische Beanspruchung, denn einerseits zeigen seine Zellkerne bei *Bacillus rossii* Fabr. denselben Bau wie die Kerne des Ligaments (Daiber 1905), andererseits wird er von mehreren Stützfasern durchzogen (Fig. 181), die ihm eine gewisse Zugfestigkeit verleihen dürften. Die Fasern entstehen aus einzelnen Körnchen, wie Buchner bei *Gryllus* und Pehani bei *Carausius* beobachtet haben.

Früher wurde der Endfaden als Sitz einer proliferierenden indifferenten Zellgemeinschaft angesehen (vgl. Korschelt 1886), die als Keimepithel im Sinne Waldeyers zu gelten hätte. Diese Ansicht stützte sich auf die Ähnlichkeit der Endfadenkerne mit den Zellkernen der Endkammer und auf das Fehlen einer Grenze zwischen Endfaden und Endkammer. Was die Ähnlichkeit der Kerne anbetrifft, so war sie nur durch die Wirkung der früher verwendeten primitiveren Fixierungsmittel vorgetäuscht; aber auch die Abgrenzung ist in neueren Arbeiten immer wieder beschrieben worden. So fand Gross (1903), daß bei erwachsenen Feldgrillen die Tunica propria — ähnlich wie im Ovar der Wanzen — Endkammer und Endfaden deutlich trennt. Aber auch wo die Grenzmembran zu fehlen scheint, ist sie neuerdings nachgewiesen worden. Pehani (1925) konnte sie bei *Carausius* als sehr zartes Gebilde am vorderen Rande der Endkammer erkennen, wo sie infolge einer geringfügigen Gewebsstücke sichtbar wird (Fig. 182), oder es be-

finden sich an ihrer Stelle mehrere schmale, quer zur Achse des Fadens gelegene Zellkerne angehäuft. Endlich hat Gutherz (1919) gegenüber den Angaben von Vejdovsky (1911/12) nachgewiesen, daß bei *Diestrammena* die Endfadenzellen sich nicht in Eizellen umwandeln. Denn die Mitosen der Zellen des jugendlichen Endfadens sind erheblich kleiner als die benachbarten Oogonienmitosen in der Endkammer, und im Ruhestadium ist das Chromatin in den Oogonienkernen viel feiner verteilt als in den Endfadenkernen. Somit liegt kein Anzeichen für die Umwandlung von Endfadenzellen in Eizellen vor. Dieses histologisch gewonnene Ergebnis stimmt überein mit der durch Heymons (1892) bei *Phyllodromia* embryologisch nachgewiesenen frühzeitigen Selbständigkeit der Geschlechtszellen in der Genitalanlage und der mesodermalen Herkunft der Epithelzellen.

Die Endkammer hat stets einen größeren Durchmesser als der Endfaden und oft auch als der ihr zunächst angrenzende Teil der Ei-



Fig. 182.

Carausius morosus Br. Vorderer Abschnitt einer Endkammer, G Grenze zwischen Endfaden und Endkammer. (Nach Pehani 1925.)

röhre. Sie enthält zwei Arten von Zellen (Fig. 182, 184): Epithelzellen und Keimzellen. Beide Zellarten liegen ohne erkennbare Ordnung durcheinander, ein abgegrenztes Keimlager wie in den Endkammern telotropher Ovarien ist nicht ausgebildet. Die Kerne der Epithelzellen sind kleiner und länglich eiförmig, die Keimzellenkerne sind größer, kugelig und etwas schwächer färbbar, ihr Chromatin ist feiner gekörnelt als das stärker färbbare der Epithelzellkerne. Bei *Diestrammena* besitzen die jungen Oogonienkerne im Ruhestadium eine Andeutung von Ausbuchtungen (Gutherz 1919) und ähneln dadurch den Spermiogonienkernen der Saltatoria.

Die Zahl der von den Oogonien durchlaufenen Vermehrungsteilungen ist unbekannt, sie ist vermutlich nicht sehr groß, da jede Eiröhre nur eine mäßige Zahl von Oocyten enthält. Die Mitosen der Oogonien sind nur unwesentlich größer als die der Spermiogonien; sie führen, wie Mohr (1915) bei *Leptophyes* zeigte, genau denselben Chromosomensatz wie die letztgenannten Zellen, aber statt des einen unpaaren Heterochromosoms deren zwei. Die Zahl der oogonialen Chromosome ist also immer eine gerade. Die Heterochromosome der Eizellen weichen in ihrem sonstigen Verhalten nirgends von den Autosomen ab.

Bei *Gryllus campestris* L. befindet sich im Oogonienkern eine stark färbbare Kappe aus chromatinähnlichem Material, die sich vor der Kernteilung zu einem gebogenen Körper verdichtet und bei der Mitose außerhalb der Äquatorialplatte liegen bleibt,

so daß sie einem Monosom ähnelt (Buchner 1909). Dieser Körper ist aber als eine besondere Art von Nucleolus anzusehen (Jörgensen 1913, Buchner 1915), der aus einer zähflüssigen Masse besteht. Während der Kernteilungen wird er so langsam aufgelöst, daß er noch in die Tochterzellen übergeht. Er ist auch noch in den Oocyten enthalten, in denen er selbst in zahlreiche basophile, vergängliche Granula zerfällt, während ein Teil von ihm durch Knospung und weitere Zerteilung viele neue, durch das ganze Keimbläschen verteilte Nucleolen liefert (Jörgensen 1913).

c) Die Oocyten.

1. Die erste Wachstumsperiode.

Die erste Entwicklung der jungen Oocyten verläuft, wie die neueren Untersuchungen gezeigt haben, während der ersten Wachstumsperiode genau ebenso wie die der



Fig. 184.

Leptophyes punctatissima Bosc. Querschnitt durch die Endkammer, Oocyten im Bukettstadium. (Nach Mohr 1915.)

Spermioeyten. Das Chromatin zerteilt sich nach der Telophase der letzten Oogonienteilung in Prochromosome und diese verwandeln sich in körnige Fäden. Die Fäden bilden zuerst ein leptotänes Spirem und später ein regelrechtes Schleifenbukett, das zuerst von Giardina (1902) bei *Mantis* und später von Buchner (1909) bei *Gryllus*, von Vejdovsky (1911/12) bei *Diastrammena*, von Mohr (1915) bei *Leptophyes* und von Pehani (1925) bei *Carausius* nachgewiesen worden ist. In dem Bukettstadium sind z. B. bei *Leptophyes* die Schleifen genau so orientiert wie in dem Bukett der Spermioeyten (Fig. 184). In ihm lassen sich nach Mohr bei diesem Objekt alle Anzeichen einer parallelen Konjugation der Chromatin-



Fig. 183.

Carausius morosus Br. Längsschnitt durch eine Ovarialröhre (Übersichtsbild). Ff Endfäden, Ek Endkammer, Ef Eifächer. (Nach Pehani 1925.)

Fig. 183.

fäden erkennen. Der einzige, aber sehr wichtige Unterschied gegenüber dem Spermiocytenbukett besteht darin, daß im Oocytenbukett die beiden in den Oogonienmitosen erkennbaren Heterochromosome keine stärkere Verdichtung aufweisen, was nach Mohr ein deutlicher Beweis für ihre echte Chromosomennatur ist. Nachdem während des Bukettstadiums das Pachytänstadium eingetreten ist, können auch noch das Diplotän- und Strepsitänstadium unterschieden werden. Endlich ziehen sich die Chromosomfäden zu kurzen Stäbchen zusammen, die wie bei der Diakinese auseinanderücken. Von jetzt ab beginnt dann der Zerfall der Chromosome und mit ihm die zweite Wachstumsperiode.

2. Die zweite Wachstumsperiode.

Die erste Wachstumsperiode machen die Oocyten noch in der Endkammer durch. Mit dem Beginn der zweiten treten sie aus ihr heraus und werden vom Follikelepithel umwachsen. Sie liegen in der Eiröhre zunächst noch zu mehreren nebeneinander, ordnen sich aber bald hintereinander in einer Reihe an. Unterdessen beginnt dann das starke Wachstum des Eiplasmas, dem etwas später die Dotterbildung folgt.

Der Kern nimmt an diesem Wachstum zuerst recht lebhaft teil, indem er seinen Durchmesser etwa vervierfacht. In den jüngeren Oocyten wächst er sogar anfangs stärker als das Ooplasma. Hierin unterscheiden sich die Oocytenkerne der panoistischen Ovarien sehr charakteristisch von den nur wenig wachsenden Oocytenkernen der polytrophen Ovarien, denn sie stehen hier anfangs allein dem Stoffwechsel der wachsenden Zelle vor. Erst wenn die Follikelzellen sich zu einem geschlossenen Epithel zusammenschließen und nun die Stoffzufuhr besorgen, hört der Oocytenkern auf zu wachsen. Das Chromatin hatte sich am Ende der ersten Wachstumsperiode in einzelne tetradenähnliche Anhäufungen getrennt, die bei *Gryllus* nach Buchner und Jörgensen richtige Tetraden darstellen. Es verliert aber nun allmählich seine basichromatische Natur und wird oxychromatisch, indem es sich in viele kleine Körnchen zerteilt, die anfangs noch in raupen- oder rautenförmigen Anhäufungen zusammenliegen, bald aber sich gleichmäßig über den ganzen Kern verteilen. Der Kern ist dann sehr schwach färbbar und bietet von jetzt ab, nämlich noch in der rundlichen Oocyte, das Bild eines typischen Keimbläschens.

Während das Chromatin seine Färbbarkeit verliert, treten nun viele basichromatische Nucleolen auf. Nach Jörgensen (1913) sind bei den Saltatorien folgende drei Typen von Nucleolen vorhanden. Bei *Decticus* entsteht zunächst ein einziger Nucleolus, der bald zerfällt und schließlich viele Tausende von kleinen, an der Kernmembran gelegenen „Randnucleolen“ liefert. Bei *Gryllus* entstehen aus dem oben erwähnten accessorischen Körper ebenfalls sehr viele kleine Nucleolen, die aber diffus im Kern zerstreut sind. Bei *Gryllotalpa* endlich bleiben die aus dem primären Nucleolus entstehenden vielen kleinen Nucleolen in der einen Kernkalotte liegen, wo sich zwischen ihnen ein neuer oxyphiler Nucleolus bildet, der dauernd heranwächst, während die basophilen Nucleoli sich zuerst vermehren und heranwachsen, später aber abzuschmelzen scheinen.

Man darf wohl mit Sicherheit annehmen, daß die vielfältigen Nucleolenbildungen mit den lebhaften Stoffwechsel- und Wachstumsvorgängen des Eies in Beziehung stehen. Denn während der beschrie-

benen Geschehnisse im Kern vergrößert sich das Ooplasma sehr erheblich, die Oocyte streckt sich und beginnt nun sich mit Dotter zu füllen. Da die Dotterbildung aber unter lebhafter Mitwirkung der Follikelzellen vor sich geht, müssen wir zunächst von der Entstehung und Funktion des Follikels sprechen.

d) Die Follikelbildung.

Die Herkunft der in der Endkammer anzutreffenden Epithelzellen ist bei den Orthopteren noch nicht aufgeklärt. Aber da Heymons (1892) in den Genitalanlagen der Blattiden, deren Eiröhren denen der *Salatoria* ganz ähnlich sind, die Epithelzellen aus mesodermalen Zellgruppen hervorgehen sah, dürfen wir bei den Orthopteren die gleiche Entstehung annehmen und können uns nicht mehr der älteren Anschauung anschließen, daß die Epithelzellen, wie die Eizellen, aus dem Endfaden herkommen.

In der Endkammer liegen die Oogonien und Epithelzellen ungesondert nebeneinander. Am hinteren Ende der Endkammer findet man die Epithelzellen meist in den Winkeln zwischen den etwas größeren Oocyten. Wenn sich die Oocyten im vorderen Abschnitt der Eiröhre hintereinander anordnen, werden sie von einigen Follikelzellen begleitet, die auch hier noch vorwiegend den Zwischenraum zwischen je zwei Oocyten erfüllen. Die zuerst noch geringe Zahl der Follikel-epithelzellen erfährt erst in der Eiröhre eine erhebliche Vermehrung, bis die Oocyten von einer immer dichter werdenden Lage von Epithelzellen umschlossen werden. Die Vermehrung geschieht durch sehr zahlreiche mitotische Teilungen; die Achsen der Teilungsspindeln zeigen keine einheitliche Orientierung zur Oberfläche des Eies.

Das Follikel-epithel besteht zuerst aus flachen Zellen, deren Längsachse parallel zur Eioberfläche gerichtet ist. Wenn dann durch die häufigen Zellteilungen die Zahl der Follikelzellen bedeutend zugenommen hat, schließen sie sich zu einem dichten Cylinderepithel zusammen. Nur in der mehrfachen Zellschicht, die je zwei Oocyten voneinander trennt, sind die hier stark abgeplatteten Zellen parallel zur Eioberfläche gerichtet.

Die zylindrisch gewordenen Zellen des Follikel-epithels gewinnen zunächst ständig an Höhe, bis sie am Schluß der Eibildung wieder kleiner werden. Bei *Gryllus* sind sie in der vorletzten Eikammer am höchsten (Fig. 185 bei B).

Ganz besonders lang sind die Follikelzellen der älteren Oocyten von *Diapheromera femorata* Say, wo sie von den fast ebenso langen und schmalen Kernen erfüllt werden (Marshall 1909). Erst in der Zone der sehr hohen Zellen hören die Mitosen auf. Etwas später verkürzen sich die Follikelzellen wieder. Die Kerne erscheinen dann oft stark zusammengebogen und an mehreren Stellen eingeschnürt. Auf Schnitten können dadurch amitotische Teilungen vorgetäuscht werden, zumal wenn in jedem Kernabschnitt ein besonderer Nucleolus liegt (Fig. 186). Die Untersuchung von Totalpräparaten lehrt aber, daß die Teilstücke durch dünne Brücken miteinander verbunden sind (Marshall).

In diesem Stadium beginnt die Abscheidung des Chorions. Je weiter seine Ausbildung vorschreitet, um so flacher werden die Zellen, wobei sich die Kerne verkleinern.

Im übrigen sind amitotische Kernteilungen in den älteren Follikelzellen in früherer und neuerer Zeit oft beschrieben worden.

Mit voller Sicherheit möchten wir ihr Vorkommen allerdings nicht behaupten, da es meist nur aus den Einschnürungen der Kerne und aus der Verdoppelung der Nucleolen abgeleitet wird. In keinem Falle konnte glaubhaft gemacht werden, daß sich nach amitotischer Kernteilung auch die Zellen teilen. Die einzige bisher mit dem Follikel-epithel in Gewebskulturen, also an lebenden Zellen, durchgeführte

Untersuchung (Murray 1926) lehrte, daß bei *Gryllus abbreviatus* Serv. und *Nemobius fasciatus* De Geer sich die anscheinend in amitotischer Teilung begriffenen Follikelkerne nicht durchteilen. Die Zahl der Follikelzellen bleibt während des „amitotischen Stadiums“ unverändert. Die amitotischen Figuren der Kerne führen nur Oberflächenvergrößerungen herbei, welche in der Zeit der stärksten sekretorischen Tätigkeit der Follikelzellen auftreten und vermutlich gar keine Kernteilungen darstellen.

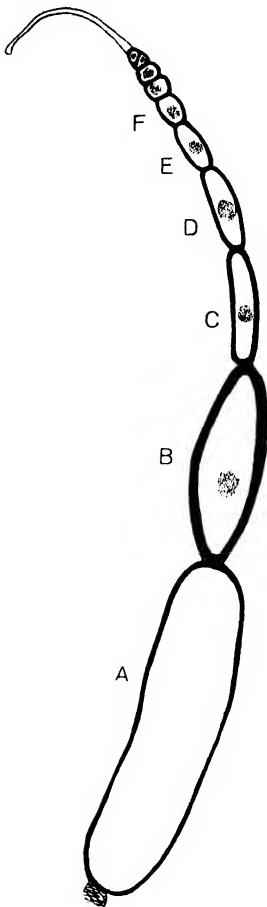


Fig. 185.

Gryllus abbreviatus Serv.
Schema einer Eiröhre; bei
B ist das Follikel-epithel
am stärksten.

(Nach Murray 1926.)

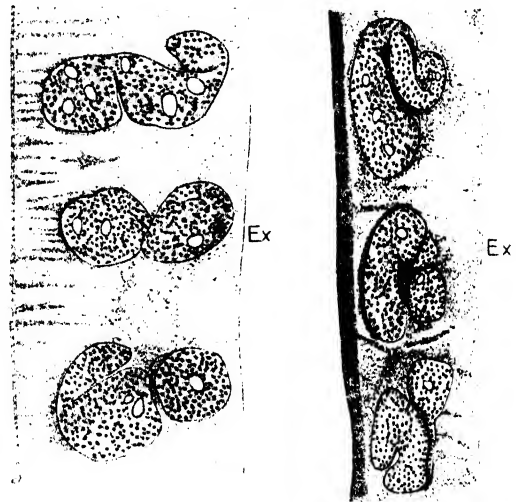


Fig. 186.

Diapheromera femorata Say. Längsschnitte durch
das Follikel-epithel einer älteren Eikammer nach
Verkürzung der Epithelzellen, *ch* Chorion, *Ex* Außen-
seite des Epithels. Mannigfache Verbiegungen der
Kerne. (Nach Marshall 1909.)

e) Die sezernierende Tätigkeit der Follikelzellen und die Dotterbildung.

Beim Beginn der zweiten Wachstumsperiode vergrößert sich das Eiplasma schon, ehe sich die Follikelzellen zu einer dichten Lage zusammengeschlossen haben. Sekretionserscheinungen sind an ihnen dann noch nicht erkennbar. Möglicherweise geschieht die Aufnahme von Nährstoffen unmittelbar aus der Hämolymphe. Jedenfalls deutet auch die zuerst sehr beträchtliche Größenzunahme des Keimbläschens

auf die physiologische Autonomie der jungen Oocyte. Das Ooplasma ist in dieser Zeit noch eine feinkörnige Masse von geringer, aber gleichmäßiger Färbbarkeit.

Da den Eiern der Orthopteren die Nährkammern fehlen, übernehmen die Follikelzellen allein die ernährende Tätigkeit. Deutlicher erkennbar wird die Zufuhr von Stoffen aus den Follikelzellen, wenn die Eier bereits ihre langgestreckte Form angenommen und die Follikelzellen sich zu einem dichten Zylinderepithel zusammengeschlossen haben. In diesem Zustand scheint die Grenze zwischen Eiplasma und Epithelzellen verwischt zu sein. Etwas später

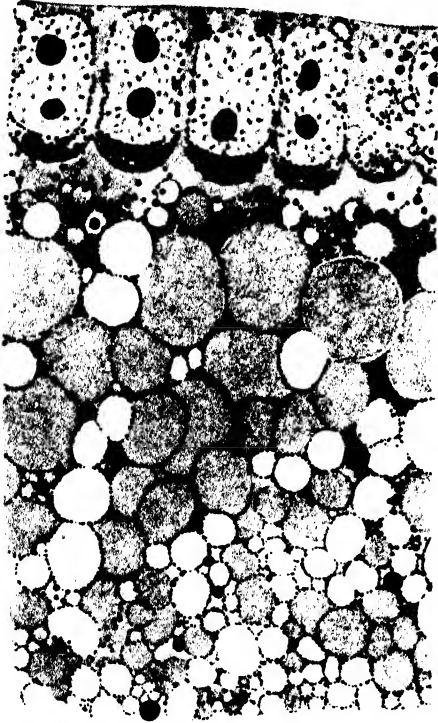


Fig. 187.

Gryllus abbreviatus Serv. Follikel und Dotterbildung aus einem Eifach mittleren Alters (wie C in Fig. 185). (Nach Murray 1926.)

Dotterreichtum füllt sich die ganze Oocyte mit Dotter- und Fettkugeln. Nur das Keimbläschen, das nun nicht mehr weiterwächst, ist von einer feinen dotterfreien Cytoplasmaschicht umhüllt. — Nach Eisentraut (1926) trennen sich bei *Gomphocerus* häufig einzelne Follikelzellen aus ihrem Verband und wandern in die Oocyte hinein, wo sie allmählich aufgelöst werden, sie dienen also direkt als Nährmaterial.

Die Eihüllen entstehen nach Beendigung des Eiwachstums. Bei den meisten Orthopteren bildet sich zuerst die Dotterhaut, die als homogene Masse den Follikelzellen anliegt (Fig. 187). Bei *Gomphocerus* setzt die Dotterhautbildung erst nach Beginn der Chorionabscheidung ein (Korschelt 1887). Außerhalb der Dotterhaut wird das Chorion

erscheinen dann im Eiplasma feine Fetttropfen und Dotterkugeln. Beide treten zunächst in der unmittelbaren Nähe der Epithelzellen auf, vorwiegend in den Winkeln zwischen den ein wenig gegen das Ei vorgewölbten Rändern der Epithelzellen. Die Zellmembranen bleiben erhalten. Eine Vorbildung von Fett und Dotter in den Epithelzellen ist nicht sichtbar. Wohl aber treten in den letzteren zahlreiche fuchsinophile Körnchen auf, nach Murray (1926) Mitochondrien, die in das Eiplasma austreten und dort die fettartigen Dotterkugeln umgeben (Fig. 187). Brandt (1885) und Korschelt (1891) sprechen von einem „Abtropfen“ der Zellsubstanz in das Eiplasma. Die Mitochondrien der Follikelzellen sind nach Murray bei *Gryllus* ein Übergangsstadium zwischen den lipoiden Körperchen, die in den Follikelzellen erscheinen und den lipoiden Körnchen, die die Dotterkugeln des Eies umgeben. Bei zunehmendem

als ein zuerst glashelles zartes Häutchen von den Epithelzellen ausgeschieden. Durch starke Verdickung und spätere Braunfärbung bildet es sich in das endgültige Chorion um. Die bei den Eiern der Locustiden so eigenartigen Felder und Leisten der Eischale werden durch entsprechend gelegene Fortsätze der Epithelzellen gebildet (Korschelt), wobei auch die Innenseiten der Follikelzellen verschiedene Gestaltveränderungen erfahren. Die Mikropylen entstehen hier wie bei allen übrigen Insekten durch langgestreckte, nach außenhin sich verbreiternde Fortsätze der Epithelzellen. Ähnlich ist auch die Bildungsweise der zahlreichen, das Chorion durchsetzenden Porenkanäle.

Nach erfolgter Chorionbildung flachen sich die Epithelzellen ab und gehen zugrunde.

II. Die Eibildung bei den Halbflüglern.

Die telotrophen Eiröhren der Heteroptera und der Homoptera sind in den Grundzügen ihres Aufbaues so ähnlich, daß sie hier zusammen behandelt werden können.

Bei beiden Gruppen liegen zahlreiche Untersuchungen vor (Will 1885, Korschelt 1886, Gross 1901, 1903, Köhler 1903, 1907, Wielowieyski 1885, 1886, 1905 und Harvey 1919 über die Eibildung der Hemiptera heteroptera; ferner von List 1887, Tannreuther 1907, Baehr 1909, 1920, Pierantoni 1912, Buchner 1912, Emeis 1915 Shinjl 1919, Shaffer 1920, Schrader 1920, 1923 und Hughes-Schrader 1925, über die Eibildung der Hemiptera homoptera). Trotzdem sind aber viele Fragen auch heute noch nicht als gelöst anzusehen.

a) Der Bau der Ovarien.

Die Ovarien der Wanzen sind büschelförmig und bestehen bei der Mehrzahl der Arten aus je 6—7 Eiröhren. Es ist dies dieselbe Zahl wie die der Hodenfollikel. Die Zahl der Eikammern ist verschieden, in den Wintereiröhren der Aphiden ist nur ein einziges Ei vorhanden, aber auch bei der Wanze *Syromastes* ist zu einer bestimmten Zeit nur ein einziges Ei weitgehend entwickelt, andererseits können auch viele Eier gleichzeitig entwickelt sein (*Pyrrhocoris*).

Sehr charakteristisch ist bei allen Hemipteren die Endkammer mit ihrer Nähreinrichtung. Die Nährzellen liegen in der Endkammer und stehen durch Nährstränge mit den wachsenden Oocyten in Verbindung, auch wenn diese schon weiter in der Eiröhre nach hinten gerückt sind.

Der Endfaden besteht aus schwach färbbaren Epithelzellen mit kleinen Kernen (Fig. 188, 189). Diese sind bei den Wanzen nach Köhler (1907) deutlich voneinander abgegrenzt, bilden also kein Syncytium, wie früher angenommen wurde. Die Zellen des Endfadens wurden auch bei den Hemipteren früher als indifferentes, die Keimzellen und die übrigen Zellen der Endkammer lieferndes Epithel angesehen. Auf Grund vergleichender postembryonaler Untersuchungen kam aber Köhler in Übereinstimmung mit Gross (1901, 1903), Wielowieyski (1906) und anderen zu dem Ergebnis, daß sie „nichts mit den Geschlechtszellen zu tun haben. Sie sind Epithelzellen und von der gleichen Herkunft wie die die Endkammer auskleidenden Epithelzellen“. Bei *Pyrrhocoris apterus* L. konnte Seidel (1924) die Genitalzellen

schon auf sehr frühen Embryonalstadien auffinden, ehe sie vom Epithel umwachsen werden. Das letztere bildet dann an der Spitze einen Faden. Die in jugendlichen Endfäden auftretenden Zellteilungen sind mitotisch (Gross 1901, Köhler 1907).

b) Die Endkammer.

1. Jugendstadium.

Endfaden, Endkammer und Eiröhre sind von einer peritonealen Epithelschicht umgeben, die bei Larven und jungen Tieren mehrschichtig ist, mit zunehmendem Wachstum der Eiröhre aber einschichtig

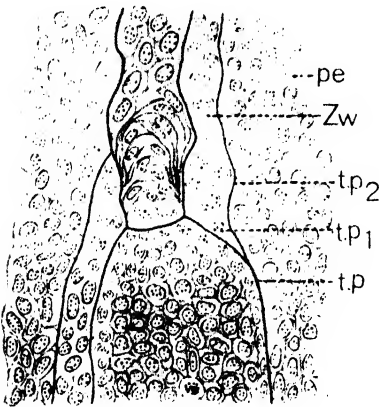


Fig. 188.

Pyrrhocoris apterus L. Längsschnitt durch den Endfaden und die Endkammerspitze einer Larve. *pe* Peritonealepithel, *Zw* Zwischenschicht, *tp₂* äußere, *tp₁* innere, *tp* gemeinsame Tunica propria. (Nach Köhler 1907.)

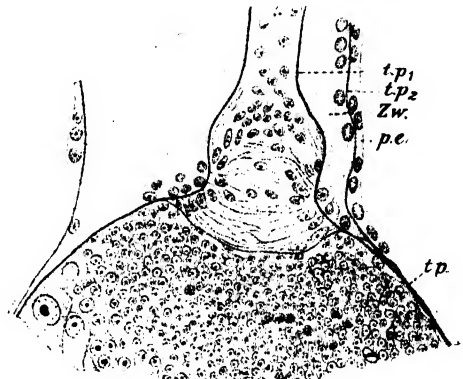


Fig. 189.

Nepa cinerea L. Längsschnitt durch die Endkammerspitze. *tp₁* innere, *tp₂* äußere Lamelle der Tunica propria, *Zw* Zwischenschicht, *pe* Peritonealepithel, *tp* Tunica propria. (Nach Köhler 1907.)

wird, indem „der Mehrbedarf an Zellen beim Wachstum der Eiröhre durch Verminderung der Zahl der Zellschichten gedeckt wird“ (Köhler 1907). Unter der Epithelschicht befindet sich als eigentliche Grenze der Endkammer die Tunica propria, eine strukturlose, aber zuerst aus zwei Lamellen zusammengesetzte Membran. Zwischen den beiden Lamellen liegt bei Larven noch eine Schicht von Zellen, die dem Peritonealepithel gleichen (Fig. 190), aber bei fortschreitendem Wachstum verschwinden.

An der Spitze der Endkammer befindet sich, solange die beiden Tunicaschichten noch getrennt sind, eine kappenförmige Ausbuchtung der äußeren Lamelle, welche die von Gross (1901) beschriebene Zellkappe umschließt. Dabei kann die äußere Lamelle entweder zu dem Ansatz des Endfadens zurückkehren (Fig. 190) oder sie kann ein Stück dem Endfaden parallel laufen (Fig. 188). In beiden Fällen bildet die innere Tunicalamelle einen Abschluß zwischen dem Endfaden und der Endkammer. Endlich kann die äußere Tunicalamelle auch dem Endfaden parallel laufen, während die innere sich mit der Tunica des Endfadens vereinigt (Fig. 189). Die Endkammer ist dann von dem End-

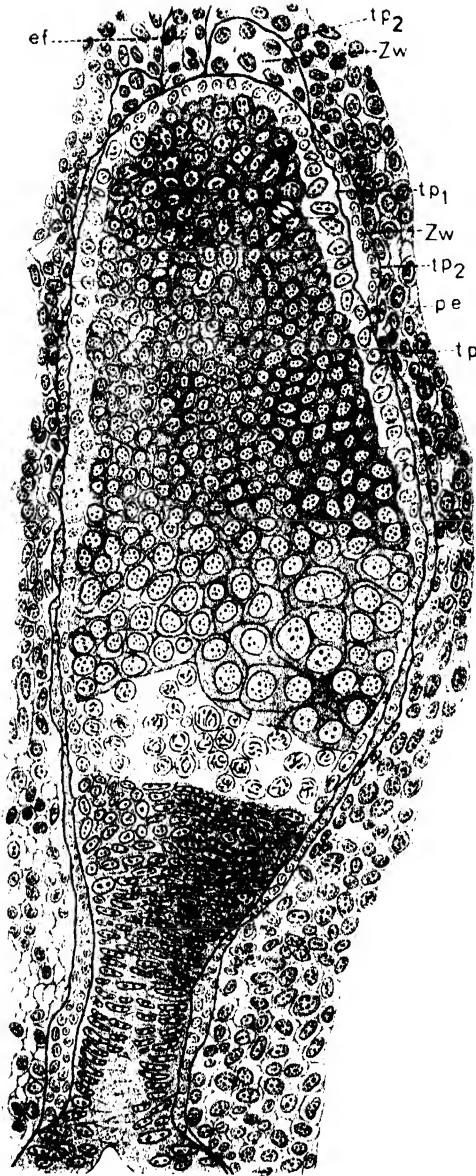


Fig. 190.

Fig. 190.

Pentatoma nigricornis. Längsschnitt durch die Endkammer einer jungen Larve. *ef* Endfaden, *tp₂* äußere Lamelle der Tunica propria, *Zw* Zwischenschicht, *tp₁* innere Lamelle der Tunica propria, *pe* Peritonealepithel. (Nach Köhler 1907.)

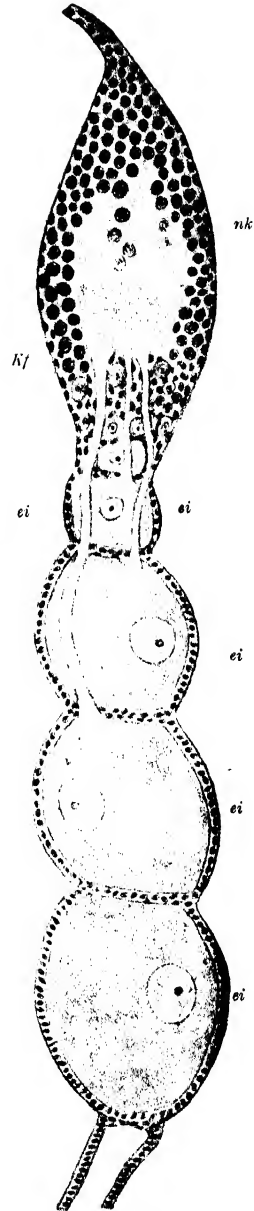


Fig. 191.

Fig. 191.

Schema einer Eiröhre der Hemipteren (etwas schematisiert), mit endständiger Nährkammer und Nährsträngen. *ei* Eifach, *Kf* „Keimlager“, *nk* Nährkammer mit den protoplasmatischen Raum. (Nach Korschelt aus Korschelt und Heider 1902, Seite 357, Fig. 213 C.)

faden nur durch quergestellte Zellen getrennt, aber nicht durch eine Tunicaschicht (*Nepa*). In allen diesen Fällen ist aber eine deutliche Trennung von Endfaden und Endkammer vorhanden, so daß auch aus diesem Grunde der Übergang von Zellen aus dem Endfaden in die Endkammer ausgeschlossen ist.

Unter der Tunica propria liegt zunächst eine einfache Schicht von Epithelzellen, somatischen, den peritonealen gleichenden Zellen, die wohl die Matrix für die Tunica darstellen (Fig. 190). Der Inhalt der Endkammer wird bei ganz jungen Tieren von drei verschiedenen Zellenarten gebildet (Köhler 1907). Vorn, etwa zwei Drittel des Raumes einnehmend, liegen die künftigen „Nährzellen“, mit etwas kleinerem Kern und dichterem Plasma, während das hintere Drittel zunächst eine etwas schmalere Zone von Keimzellen mit größerem Kern und hellerem Plasma und dann eine breitere, bis in den Stiel der Endkammer hinab reichenden Zone der künftigen Follikelzellen, die wieder kleinere, aber meist ovale Kerne und dunkler färbbares Plasma besitzen (Fig. 190).

Die Herkunft der einzelnen Zellarten im Hemipterenovar steht noch nicht mit Sicherheit fest. Während der Embryonalzeit sind die Urgeschlechtszellen zwar frühzeitig als solche erkennbar, aber noch nicht geschlechtlich differenziert (Seidel 1924). Es steht also nur fest, daß die Keimzellen selbständige Herkunft aufweisen. Die geschlechtliche Differenzierung, die am Beginn der postembryonalen Zeit stattfindet, ist noch nicht untersucht worden. Da die Genitalzellen während der Embryonalentwicklung von Epithelzellen unwachsen werden, ist die Annahme berechtigt, daß die Follikelzellen im unteren Endkammerabschnitt von diesen Epithelzellen abstammen, wie es für Lepidopteren u. a. m. nachgewiesen ist.

Die Herkunft der Nährzellen dagegen ist größtenteils noch dunkel. Es besteht entweder die Möglichkeit, daß sie ebenfalls von den genannten Epithelzellen abstammen, also somatisch sind, oder sie könnten auch, wie es für die Nährzellen der polytrophen Eiröhren bei Coleopteren, Lepidopteren und Dipteren nachgewiesen oder wenigstens wahrscheinlich gemacht ist, umgewandelte Keimzellen, also „abortive Geschlechtszellen“ sein. Der sichere Nachweis für diese Ansicht ist bisher bei den Heteroptera noch nicht erbracht worden. Die von Köhler (1907) betonte Trennung der Nährzellenschicht von der Keimzellenschicht in der jugendlichen Endkammer bei *Pentatoma* und *Pyrrhocoris* spricht nicht für gemeinsame Abstammung. Bei *Naucoris* und bei *Gelastocoris* liegen allerdings die Keimzellen in den Endkammern ganz junger Tiere zwischen den Nährzellen zerstreut. Payne (1912) hält deswegen die Entstehung der Oogonien und der Nährzellen aus gemeinsamem, an der Spitze der Endkammer gelegenem Material für wahrscheinlich.

Bei den Homoptera kann mit größerer Sicherheit behauptet werden, daß die Nährzellen von Urgeschlechtszellen abstammen. Nach Buchner (1923) kann man bei *Aleurodes* die Differenzierung der Nährzellen aus propagatorischen Zellen gut verfolgen; bei diesen Tieren treten überdies die Nährzellen gleichzeitig mit den Oocyten in das Synapsis stadium ein, was für ihre unmittelbare Verwandtschaft mit den Eizellen spricht. Bei den Cocciden *Lecanium haemisphaericum* Targ., *Pseudococcus citri* Fern. und *Icerya purchasi* Mask. ist von Emeis (1915) und Hughes-Schrader (1925) die Entstehung der Nährzellen

auch entwicklungsgeschichtlich verfolgt worden. In der zweiten oder beim Beginn der dritten Larvenperiode differenzieren sich an der hermaphroditischen Gonade die Ovarien. Die heranwachsenden Keimzellen dringen an die Oberfläche der Gonade. Jede Keimzelle liefert durch die aufeinander folgenden Teilungen einen aus acht (bei *Lecanium* vier) Zellen bestehenden „Eifollikel“. Von diesen acht (bzw. vier) Zellen differenzieren sich bald sieben (bzw. drei) Nährzellen, die achte (bzw. vierte) ist die Eizelle. Die Nährzellen sind durch große, vielgestaltige Kerne mit bandförmigen, umeinander geschlungenen Nucleolen ausgezeichnet.

2. Die ältere Endkammer.

In älteren Larven und erwachsenen Insekten erreicht die Endkammer der Halbflügler eine besondere Gestaltung. Am vorderen Ende liegt bei den Heteroptera eine größere, bei den Homoptera eine kleinere Zahl von Nährzellen, am hinteren Ende liegen die Oocyten zwischen den Follikelzellen. Der Zwischenraum zwischen dem Nährzellenlager und den Eizellen ist von einem kernlosen „plasmatischen Raum“ erfüllt, von welchem die als „Nährstränge“ bezeichneten Plasmabahnen zu den Oocyten hinziehen (Fig. 191, 192).

Früher wurde die am hinteren Ende der Endkammer befindliche Kombination von Eizellen und Follikelzellen als „Keimlager“ bezeichnet. Da aber die in ihr enthaltenen Eizellen sich bereits auf dem Oocytenstadium befinden, handelt es sich nicht, wie der Name „Keimlager“ andeuten wollte, um einen Vorrat von undifferenzierten Keimzellen, so daß die Bezeichnung Keimlager eigentlich unzutreffend ist.

c) Die Eizellen und die Nährzellen.

1. Die Oogonien.

Über die Entstehung und Differenzierung der Oogonien aus den Urgeschlechtszellen und ihre Vermehrungen wissen wir bei den Heteroptera nichts. Bei den Homoptera ist die Differenzierung der Oogonien für *Icerya purchasi* Mask. von Hughes-Schrader (1925) kurz erwähnt, sie entstehen aus denselben Urogenitalzellen wie die Nährzellen. Bei den Aphiden gehen die Vermehrungsteilungen der Oogonien schon auf frühen Embryonalstadien vor sich, es teilen sich stets mehrere Oogonien gleichzeitig (von Baehr 1909, 1920).

2. Die Oocyten in der ersten Wachstumsperiode.

Die jüngsten Zustände der Oocyten sind nur bei einigen Homopteren untersucht worden. Shaffer (1920) fand im „Keimlager“ der Siebzehnjährigen Zikade das präleptotäne Stadium mit einem Netzwerk von zarten Fäden im Oocytenkern wohl ausgebildet, er unterscheidet in ihm die protobroche und deutobroche Gestaltung (im Anschluß an Winiwarter). In der Folge treten dann wohlentwickelte Leptotänfäden auf, die offensichtlich parasyndetisch konjugieren. In dem Pachytänstadium sind die Fäden zu einem schönen Schleifenbukett geordnet, in welchem eine besonders große Fadenschleife als das Makrochromosom gedeutet werden kann. Nach der Auflösung des Buketts wandeln sich die im Kernraum zerstreuten Chromosome in diplotäne und später in strepsitäne Fäden um. In diesem Stadium verlieren sie die basichromatische Färbbarkeit. Im präleptotänen und im strepsitänen Stadium sind zwei Chromatinnuclei vorhanden, die vielleicht

die beiden X-Chromosome darstellen. — Auch bei *Aphis „palmae“* fand von Baehr (1920) das Leptotänstadium in den Oocyten.

Bei den Heteroptera erwähnen Wilson (1906) und Payne (1912) eine synaptische „Periode“ der Oocyten mit deutlichem Kontraktionsstadium. Bei *Anasa*, *Alydus*, *Euschistus* und anderen treten gelegentlich zwei Chromatinnucleolen auf, deren Identität mit den Geschlechtschromosomen freilich nicht sicher ist. Guthertz (1906) fand einen Chromatinnucleolus bei *Pyrhocoris*, und Payne (1912) hielt den in den Oocyten von *Gelastocoris* auftretenden und nach der Synapsis verschwindenden Chromatinnucleolus für identisch mit dem X-Chromosomenkomplex der Männchen.

3. Die Oocyten im zweiten Wachstumsstadium und die Tätigkeit der Nährzellen.

Das zweite Wachstumsstadium beginnt, nachdem die Oocyten durch den plasmatischen Nährstrang mit den Nährzellen in Verbindung getreten sind. Der Kern der Oocyte nimmt nur in bescheidenem Maße an Größe zu. Sein Chromatin geht bei den Heteropteren mehr oder weniger in den fein verteilten oxychromatischen Zustand über und ein oder mehrere Kernkörper treten auf. Bei den Aphididen dagegen bleiben die Chromosome verdichtet und einzeln sichtbar, wenngleich sie nicht immer gezählt werden können. Das Plasma ist zunächst homogen, erst später treten Dotterkörner auf. Nach Soyer (1906) verschwinden die zuerst gebildeten Dotterkörner wieder. Bei den Cocciden scheinen sich, wenn man die Befunde von Emeis (1915) so deuten darf, auch accessorische Kerne auszubilden.

Während der ersten Periode des zweiten Wachstumsstadiums liegen die Oocyten noch in der Endkammer und werden hier von den Follikelzellen, die sich in mitotischer Teilung befinden, umwachsen. Auf diese Weise entsteht das Bild des sogenannten „Keimlagers“. Die von einem Follikel vollständig umgebenen Oocyten rücken nacheinander in der Eiröhre nach hinten und bilden die Eifächer. Ob das Follikel epithel bei den Hemipteren eine ernährende Tätigkeit ausübt, steht nicht durchweg fest, Köhler (1907) bestreitet sie, während Buchner (1912) bei den Zikaden eine lebhafte Sekretion des Follikels feststellte: „Bevor die große Speicherung des Dotters beginnt, ist das Eiplasma am Rande in eine komplizierte Anzahl von Zonen gegliedert, die verschiedene Etappen der Umwandlung des Follikelsekrets oder seines umwandelnden Einflusses auf das Eiplasma darstellen.“

Noch vor der Vollendung der Follikel treten die Eizellen mit den Nährzellen in Verbindung. In welcher Weise dies geschieht, steht nicht ganz fest. Nach Wielowieyski (1906) und Shaffer (1920) handelt es sich bei den Nährsträngen um pseudopodienartige Bildungen des Eiplasmas, die an ebensolche Fortsätze der Nährzellen heranwachsen. Nach Köhler (1907) verbinden sich die Eizellen mit den ihnen zunächst gelegenen Nährzellen durch plasmatische Verbindungen. Nach Buchner (1923) werden bei der Bettwanze die Faserbahnen der Nährstränge von den Nährzellen produziert. Bei *Aphrophora* laufen die plasmatischen Fortsätze der Nährzellen zunächst zu primären Plasmaknoten und von diesen dann zu den zentralen Plasmaknoten zusammen, die ihrerseits mit den Eizellen in Verbindung treten (Vejdovsky 1911/12).

Die Nährzellen sind unterdessen erheblich herangewachsen, besonders ist ihr Kern stark vergrößert. Häufig finden sich zweikernige oder mehrkernige Nährzellen. Die Mehrkernigkeit soll durch amitotische Teilungen verursacht werden, wie früher vielfach diskutiert

worden ist. Soweit Amitosen wirklich stattfinden, dürften sie aber nur als Vergrößerungen der Kernoberfläche aufzufassen sein. Als Mittel für die Zellvermehrung kann sie nicht in Frage kommen, da ihr keine Teilung des Plasmas folgt. De Bruyne (1899) sieht die amitotische Kernteilung als Zeichen der Hyperaktivität der Nährzellen an, da sie gerade während der stärksten sekretorischen Tätigkeit derselben auftritt.

Durch Verflechtung oder Verschmelzung der Nährstränge entsteht der „plasmatische Raum“ im Innern der Endkammer, der bei den Heteroptera mit ihren vielen Nährzellen und Eikammern besonders groß ist. Er hat oft eine längstreifige Struktur, Gross (1901) stellte in ihm eine Strömung nach den Eiern zu fest. Bei den Blattläusen liegen die Nährzellen in einer gemeinsamen Plasmamasse (Buchner 1912), von welcher ein Faserbündel an das erste, ein zweites an das nächste Ei und so fort hinzieht (Fig. 191, 192). Soyer (1906) sieht in der ganzen Plasmamasse der Wanzenendkammer eine Vielheit von Zellen, die mit allen ihren Kernen in der Eizelle eine übergeordnete Individualität findet; er spricht daher von „verzweigten Eiern“. Wiclowieyski (1906) bezeichnet die Masse im Innern der Endkammer als ein „vollkommen organisiertes Gewebe, das mindestens soviel Aktivität bekunden dürfte, wie die Saugorgane parasitischer Tiere (*Sacculina* usw.), die sich in den Geweben ihrer Wirte einnisten“. Nach der Ansicht vieler Autoren (z. B. Korschelt, 1886, de Bruyne 1899, Gross 1901, 1903, Köhler 1907) zerfallen die Nährzellen, indem sie

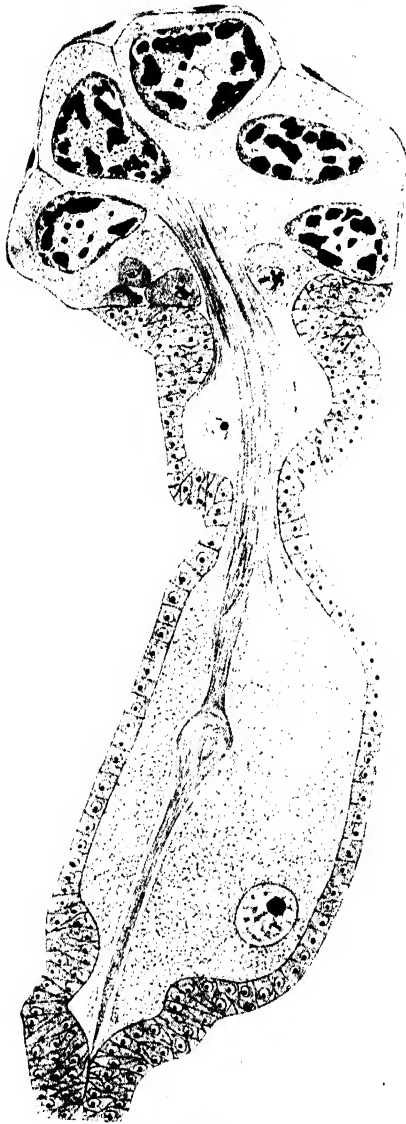


Fig. 192.

Drepanosiphum platanoides Schr. Eiröhre mit Nährkammer, Keimlager und zwei Eifächern.
(Nach Buchner 1912.)

ihr Material an die wachsenden Eizellen abgeben. Shaffer (1920) nimmt eine Art von Verdauung an, die durch Enzyme des Eistiels verursacht wird. Nach Gross (1903) findet man in dem protoplasma-

tischen Raum Chromatinpartikelchen, die als Reste von Nährzellkernen anzusehen sind. Köhler macht geltend, daß die Endkammern trotz Vermehrung der Nährzellen und trotz wachsender Vergrößerung des plasmatischen Raumes nicht an Umfang zunehmen, so daß also gleichzeitig ein wirklicher Verbrauch von Nährzellen stattfinden muß. Dagegen sieht Wielowieyski (1906) die Nährzellen als drüsenartige Zellen an, welche die aus der Blutflüssigkeit entnommenen Stoffe aktiv verarbeiten, um sie der Eizelle, mit der sie zeitweilig ein gemeinsames System darstellen, zuzuschicken. Auch Tannreuther (1907) und Buchner (1912) bezeichnen die Nährzellen als Drüsenzellen. Es ist jedenfalls charakteristisch, daß die Nährzellen während des Eiwachstums einen großen, chromatinreichen Kern besitzen, während die Kerne der Oocyten recht klein bleiben (Fig. 192). Aber auch wenn die Nährzellen durch assimilierende Tätigkeit und nicht nur durch ihren Zerfall das für das Wachstum der Oocyte erforderliche Material hervorbringen, bleibt doch die Tatsache bestehen, daß sie am Ende ihrer Tätigkeit zerfallen. Vermutlich gelangen dann ihre Reste im ganzen durch die Nährstränge in die Eizelle, wie ja auch bei Lepidopteren, Hymenopteren und anderen Insekten mit polytrophen Ovarien sich schließlich die Zellen der Nährkammer völlig in das Eiplasma entleeren.

Die Eizellen wachsen unterdessen erheblich heran (Fig. 191, 192) und füllen sich allmählich mit Dotter. Die Dotterkörnchen scheinen sich schon in den Nährsträngen zu bilden. Nach Köhler (1907) erfolgt die Dotterbildung in zwei Abschnitten. Zuerst bilden sich, solange die Oocyte noch klein ist, die Körnchen im näheren Umkreise des Keimbläschens. Sie sind, wie schon Leydig (1889) ausgesprochen hat, Erzeugnisse des Eies selbst. Ihre Zahl bleibt trotz bedeutender Nährstoffzufuhr nur gering. Später, wenn die Oocyte ihre volle Größe erreicht hat, beginnt eine zweite Dotterbildung, durch welche die Anhäufung der Fett und Dotterkügelchen im Eiplasma einsetzt. Shaffer (1920) schreibt den zuerst um das Keimbläschen und später an der Peripherie der Oocyte von *Cicada septemdecim* L. angehäuften Mitochondrien einen bedeutenden Anteil an der Dotterbildung zu; er beschreibt die Umwandlung von Mitochondrienkörnchen in Dotterkügeln. Nach Köhler nimmt der Nucleolus des Keimbläschens an der Bildung der Dotterkörner lebhaften Anteil, indem sie von ihm aus in das Ooplasma hinaustreten. Die Nährstränge beginnen jetzt zu degenerieren, was sich in knotenartigen Verdichtungen zeigt (Fig. 192). Schließlich werden ihre Reste vom Ooplasma resorbiert. In dieser Periode dürften auch die Follikelzellen sich an der Ernährung des Eies beteiligen, wie die oben mitgeteilte Beobachtung von Buchner an Zikadeneiern lehrt.

Während des Wachstums haben sich die Follikelzellen, die das wachsende Ei in einfacher Schicht umgeben, noch bedeutend vermehrt. Sie teilen sich dabei mitotisch. Am Schluß des Eiwachstums sollen sich ihre Kerne amitotisch zerlegen (Gross, Köhler). Jedoch ist E. Browne-Harvey (1919) durch Untersuchungen an *Notonecta* zu einer anderen Auffassung gelangt. Diese Autorin fand nämlich auch in zweikernigen Zellen mitotische Figuren, wobei die beiden Mitosen selbständig bleiben oder auch zu tetraploiden Äquatorialplatten verschmelzen können. Nach einer tetraploiden Mitose kann vielleicht jeder Tochterkern in zwei Teile zerfallen; für die von Preuß (1895) und andern angenommenen amitotischen Teilungen war kein Nachweis zu finden.

d) Die Eihüllen.

Während der sekundären Dotterbildung beginnt die Ausscheidung der Dotterhaut, die zuerst in Form einer feinen Körnchenreihe erscheint. Noch bevor das Ei völlig mit Dotter gefüllt ist, aber nach der Bildung der Dotterhaut, beginnt die Produktion des Chorions. In den Follikel-epithelzellen, zunächst am vorderen Eipol, treten allerfeinste Tröpfchen auf, die in Gruppen zusammenliegen. Später bilden sich größere Tröpfchen, die nach dem Ei zu aus der Zelle heraustreten und sich zum Chorion zusammenschließen. Dabei verlieren die Kerne der Follikelzellen ihre scharfe Begrenzung, Zell- und Kernsubstanz greifen fingerförmig ineinander über (Köhler).

Die der Atmung des Eies dienenden Eistrahlen von *Ramatra* und *Nepa* — die Eier werden einzeln in Pflanzenstengel abgelegt — entstehen nach Korschelt (1887) aus den zu Doppelzellen vergrößerten Follikel-epithelzellen am vorderen Eipol.

III. Die Eibildung bei den Zweiflüglern.

Die Oogenese der Dipteren hat in neuerer Zeit nur wenige Bearbeiter gefunden, so daß wir uns hier im wesentlichen auf die Benutzung

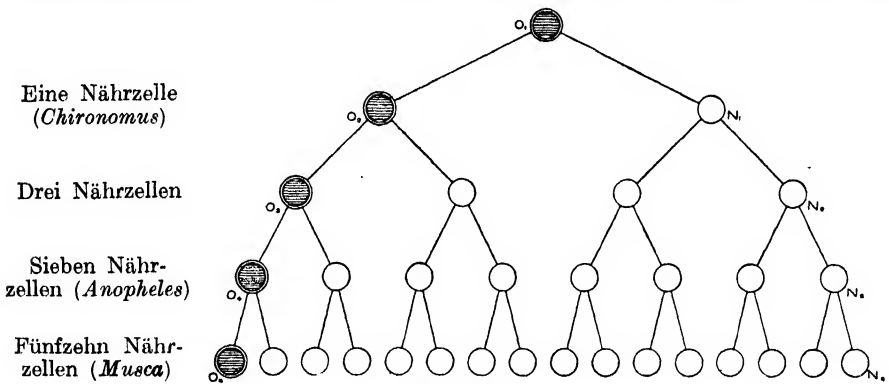


Fig. 193.

Schema der Oogonienteilungen verschiedener Dipteren, Abspaltung der Nährzellen von der Keimbahn. $O_1—O_5$ Oogonien, bzw. Oocyte, $N_1—N_4$ Nährzellen (Original).

der Untersuchungen von Gross (1903), Verhein (1921), Nicholson (1921) und Nath (1925) angewiesen sehen.

a) Der Bau der Ovarien.

Fliegen und Pupiparen besitzen büschelförmige, die Mücken traubige Ovariolen. Meist ist die Zahl der Ovariolen recht groß, bei *Musca vomitoria* L. beträgt sie 50, während andererseits die Pupipare *Melophagus ovinus* L. nach Pratt (1899) nur zwei, die pädogenetische Larve von *Miastor* nur eine einzige Eiröhre in jedem Ovar besitzt (Kahle 1908). Alle Ovariolen sind von einer gemeinsamen Hülle umschlossen, die nicht nur von Tracheen, sondern auch von Muskelfasern durchzogen sind. Diese Muskeln scheinen bei der Eiablage in Tätigkeit zu treten (vgl. Nonidez 1920).

Die Endfäden können fehlen (Gross 1903) oder erst spät entstehen (Verheine) oder sich in der Imago zurückbilden (Nicholson).

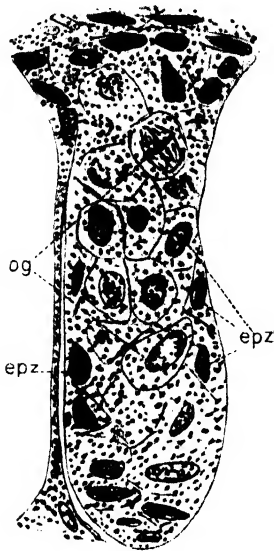


Fig. 194.

Musca vomitoria L. Anlage der Eiröhre in einer jungen Puppe. og Oögonien, z. T. in Vermehrungsteilung begriffen, epz Epithelzellen. (Nach Verheine 1921.)

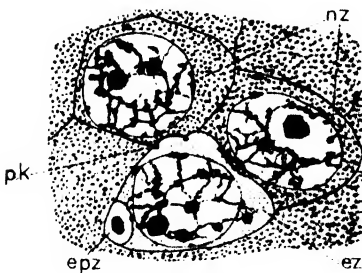


Fig. 196.

Musca vomitoria L., beginnende Differenzierung von Ei- und Nährzellen. nz Nährzellen, ez Eizelle, epz Epithelzellen, pk Plasmakommunikation. (Nach Verheine 1921.)



Fig. 195.

Fig. 195.

Musca vomitoria L. Eiröhre einer frischgeschlüpften Fliege kurz vor der Bildung des ersten Eifaches. ef Endfäden, epz Epithelzellen, nz Nährzellen, ez Eizelle, el Anlage des Eileiters. (Nach Verheine 1921.)

Wo sie vorhanden sind, werden sie durch die Tunica propria von den Endkammern getrennt. Die Eiröhren sind nur kurz, da sie in der Regel jede nur zwei oder drei Oöcyten zur Ausbildung bringen.

Die Oogenese der Dipteren geht polytroph vor sich, zu jedem Ei gehört eine besondere Nährkammer. Die Zahl der in einer Nährkammer vorhandenen Nährzellen ist aber recht verschieden. So hat *Chironomus* nur eine, *Anopheles maculipennis* Meig. dagegen 7 und *Musca vomitoria* L. hat 15 Nährzellen. Da diese Zahlen sich alle durch die Formel $2^n - 1$ ausdrücken lassen, dürfte die Annahme berechtigt sein, daß die Nährzellen mit der Oocyte zusammen durch n Teilungen aus einer gemeinsamen Mutterzelle hervorgehen, wie das Schema Fig. 193 zeigt. Wir kommen weiter unten auf die Entstehung der Nährzellen ausführlich zurück.

b) Die postembryonale Differenzierung.

Die früheste Anlage eines Ovariols in den jungen Larven von *Musca vomitoria* L. stellt nach Verheine einen annähernd kugeligen Körper dar, in dem nur zwei Zellarten zu unterscheiden sind, die Keimzellen mit größerem kugeligen und die Epithelzellen mit kleinerem, ovalem Kern (Fig. 194 og). Am vorderen Ende liegen einige stärker färbbare Zellen mit quergestellten Kernen, die später zum Endfaden auswachsen (Fig. 194). Erst in der reifen Puppe bildet sich vorn der Endfaden, während sich hinten das erste Eifach abgliedert (Fig. 195). Der zwischen Endfaden und Eifach gelegene Teil kann demnach als Endkammer

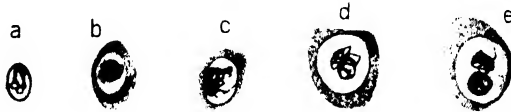


Fig. 197.

Anopheles maculipennis Meig. Oocytenkerne im ersten Wachstumsstadium mit „Bukett“-bildungen. (Nach Nicholson 1921.)

angesehen werden, die auch nach der Differenzierung eines zweiten oder dritten Eifaches als der jugendlich bleibende Teil des Ovariols dem jüngsten Eifach als schmale Spitze aufsitzt.

Vor der Entstehung der ersten und der weiteren Eifächer teilen sich die Keimzellen in gruppenweise zusammenliegende Mitosen, die letzte Gruppe enthält bei *Musca* acht gleichzeitig auftretende Teilungsspindeln. Offenbar entstehen durch diese gleichzeitige Kernteilung die 15 Nährzellen und die Oocyte, so daß ähnliche Verhältnisse vorliegen dürften wie bei *Dytiscus*, nur daß bei *Musca* die Keimzelle sich durch keinerlei Besonderheiten von den Nährzellen unterscheidet.

Die hier auftretenden Mitosen zeigen in den Äquatorialplatten ebenfalls jene parallele Aneinanderlagerung der homologen Chromosome, wie sie für die meisten Mitosen der Zweiflügler charakteristisch sind (vgl. weiter oben Seite 963/64).

c) Die Oocyte.

1. Erste Wachstumsperiode.

Die Eizelle sieht den Nährzellen noch völlig gleich, wenn sie mit ihnen zusammen durch das herumwachsende Follikel-epithel in das junge Eifach eingeschlossen worden ist. Ihr Plasma bleibt aber heller, während das der Nährzellen sich dunkler färbt (Fig. 196). Sie liegt an der dem Eileiter zugewendeten Seite des Eifaches.

Während bei den Odonaten, Orthopteren, Hemipteren, Lepidopteren, und auch den Coleopteren die Oocyten mehr oder minder deutlich ein Leptotänstadium, das Schleifenbukett und das Pachytänstadium erkennen lassen, fehlen diese Schritte der Chromatinentwicklung in den Oocyten von *Musca*. Es tritt nur eine vorübergehende Spirembildung auf (Fig. 196), der dann allmählich die diffuse Zerteilung des

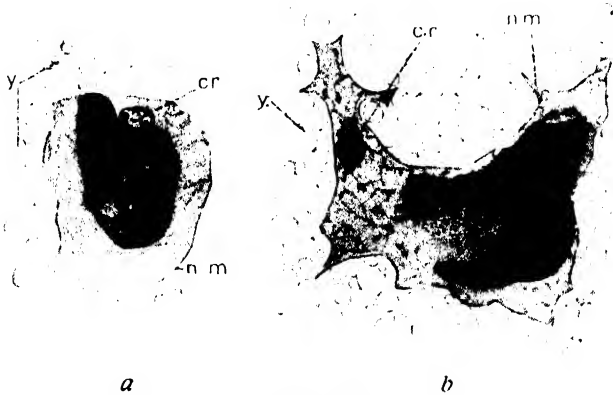


Fig. 198.

Anopheles maculipennis Meig. Oocytenkerne in der zweiten Wachstumsperiode. *cr* Chromatinrest, *nm* Kernmembran, *y* Dottertröpfchen. — Bedeutendes Wachstum der Nucleolarsubstanz. (Nach Nicholson 1921.)

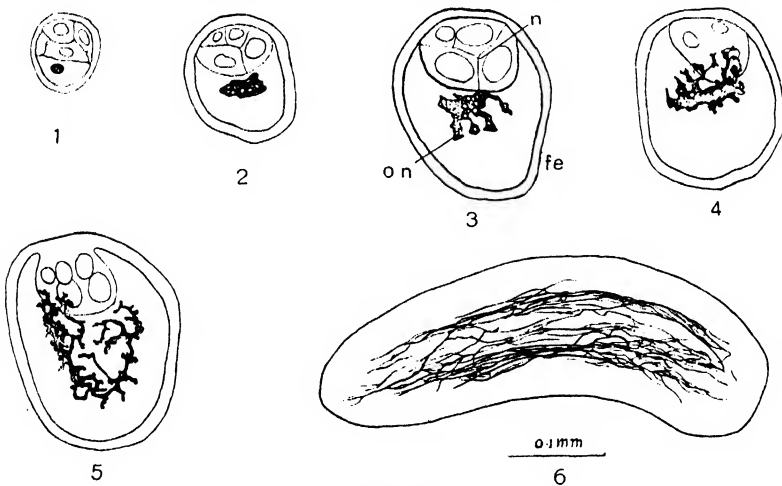


Fig. 199.

Anopheles maculipennis Meig. Oocyte im zweiten Wachstumsstadium. 1—5 Vergrößerung und Verästelung des Kerns, 6 Verzweigung des Kerns im fertigen Ei; *on* Kern, *fe* Follikel. (Nach Nicholson 1921.)

Chromatins folgt. In dieser Abweichung von der Regel ähneln die Kerne der Oocyten bei den Fliegen den Spermioocytenkernen der meisten Dipteren (vgl. Seite 971).

Bei *Anopheles maculipennis* Meig. wird dagegen eine Art von Bukett sichtbar (Nicholson 1921), indem auf der einen Seite des Kerns einige tief färbbare Chromatinschleifen entspringen (Fig. 197), die in einen freien Kernraum hineinragen. Ob es sich dabei um ein

echtes Bukettstadium handelt, kann allerdings zweifelhaft sein, denn das Chromatin behält seine knäuelartige Zusammenballung bei, ohne irgendwelche Anzeichen von Auflockerung oder Wachstum zu zeigen. Als bald tritt dann ein Nucleolus auf, der viel stärker wächst und den Chromatinknäuel beiseite schiebt, so daß dieser als kleiner Chromatinrest neben den Nucleolus zu liegen kommt, während der größte Teil des Kerns von dem Nucleolus erfüllt ist (Fig. 197 e).

Mit dem Wachstum des Nucleolus ist der Oocytenkern von *Anopheles* allerdings schon in die zweite Wachstumsperiode eingetreten. Aber ehe das zweite Wachstum zur Vollendung der fertigen Eier fortschreitet, wird es von einer kürzeren oder

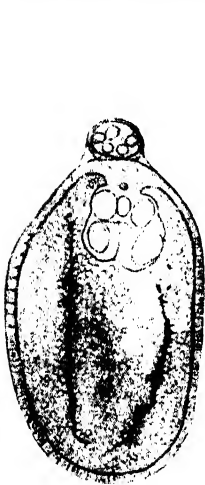


Fig. 200.

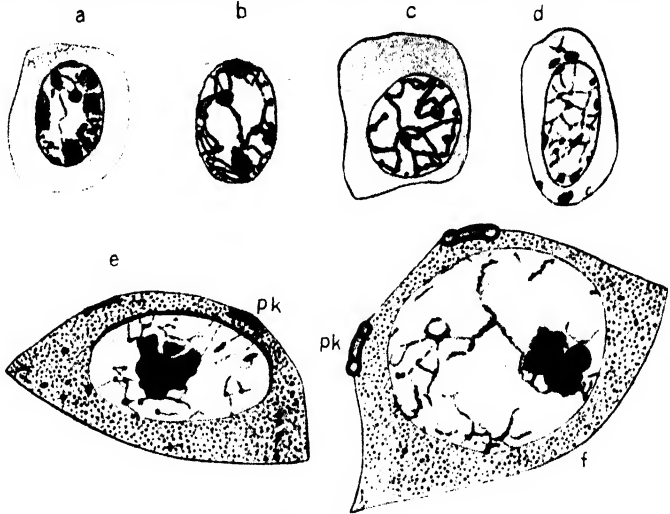


Fig. 201.

Fig. 200.

Anopheles maculipennis Meig. Längsschnitt durch ein fast ausgewachsenes Ei; der Kern ist sehr stark verzweigt. (Nach Nicholson 1921.)

Fig. 201.

Musca vomitoria L. Oocytenkerne. a—c in der ersten, d—f in der zweiten Wachstumsperiode. pk ringförmige Begrenzungen der Plasmakommunikationen. (Nach Verheine 1921.)

längeren Pause unterbrochen, die sich bei überwinternden Weibchen sogar auf mehrere Monate ausdehnen kann. Es bedarf bei den Stechmücken eines besonderen Anreizes, um das Ei zum weiteren Wachstum und zur Dotterbildung anzuregen. Dieser Reiz wird bei *Culex pipiens* L. nach Woodcock (1914) und Nath (1925) und bei *Anopheles maculipennis* Meig. nach Nicholson (1921) von dem bei einem Stechakt aufgenommenen Blut eines Warmblüters ausgeübt; denn erst wenn der Darm durch eine Blutmahlzeit gefüllt ist, beginnen die Eier aufs neue zu wachsen.

2. Die zweite Wachstumsperiode.

Bei *Anopheles* ist die Oocyte nach der Ruhepause noch nicht größer als die Nährzellen. Ihr Kern ist noch rundlich und — wie oben erwähnt — größtenteils von dem Nucleolus erfüllt. Er treibt nun lappenartige Fortsätze aus und fängt an, sich nach verschiedenen Richtungen zu verzweigen. Der Nucleolus wächst dabei mächtig heran, während der Chromatinrest unverändert bleibt (Fig. 198). Der Nucleolus vakuolisiert sich und zerteilt sich in eine Ansammlung von Körnchen, die den Kerninhalt fast ganz erfüllt. Im weiteren Verlauf seiner Ent-

wicklung wächst der Kern aber nicht weiter, sondern verzweigt sich fortgesetzt, bis er ein sehr fein verteiltes Netz von dünnen Strängen zwischen den Dottermassen darstellt (Fig. 199). Er liegt dann zwischen der Mittelachse und dem Außenrande des Eies und bildet einen an einer Seite geöffneten Hohlzylinder, der in Fig. 200 auf dem Längsschnitt dargestellt ist. Schließlich kann der Kern kaum noch von der zarten Cytoplasmamasse unterschieden werden, die sich zwischen den Dottermassen hindurchzieht.

Der knäuelartige Chromatinrest verliert ebenfalls an Färbbarkeit; nach Abstoßung der Nährzellen findet er sich in einer dotterfreien Plasmamasse am vorderen Eipol, wo vor der ersten Reifungsteilung die Chromosome auftauchen, ebenso auch bei *Culex* (Nath 1925).

Die Dotterbildung beginnt ebenfalls gleich nach der Blutmahlzeit; indem sich die Oocyte mit Dotterkügelchen und Fetttröpfchen füllt, wächst sie bedeutend heran. Die Dotterkügelchen zeigen nach Nicholson die typischen Eiweißreaktionen.

Bei den Fliegen geht die Vergrößerung der Oocyte und des Keimbläschens in der typischen Form vor sich. Das Netz von Chromatinfäden im Kern wird immer feiner, indem die Chromatinkörnchen sich verkleinern, bis ein achromatisches Netzwerk mit einzelnen eingelagerten, stark färbbaren Körnchen den Kern erfüllt. Ein Teil des Chromatins bleibt jedoch noch lange Zeit neben dem Nucleolus als stark färbbare knollige Masse sichtbar (Fig. 201 f).

Bei dieser Entwicklung soll nach Verheine (1921) eine Ausstoßung von Chromatin in das Ooplasma stattfinden, indem sich einzelne Chromatinkörnchen und auch Teile des achromatischen Netzes durch die Kernwand nach außen begeben, um im Cytoplasma aufgelöst zu werden. Dabei soll auch die Kernmembran vorübergehend verschwinden und wieder neu gebildet werden.

Endlich zerfallen auch die im Innern des Kerns gelegenen großen Chromatinballen. Nur der Nucleolus bleibt bestehen; zu ihm gesellen sich oft noch mehrere kleine Nucleolen.

d) Die Nährzellen.

Bei den Zweiflüglern scheint die generative Abstammung der Nährzellen durch die vergleichende Methode sichergestellt zu sein. Denn bei *Musca* entstehen die 16 das Eifach füllenden Zellen (Fig. 202) nach Verheins Angaben durch synchrone Teilungen aus einer großkernigen Zelle der Eiröhrenanlage. Auch die bisher für die Nährzellenanzahl bei Dipteren festgestellten Zahlen 1, 7, 15 deuten auf die Abstammung der Nähr- und Eizellen von einer gemeinsamen Mutterzelle hin, wie das Schema Fig. 193 erläutert. Ferner gleichen die Nährzellen der Musciden und der Culiciden auf den jungen Altersstufen

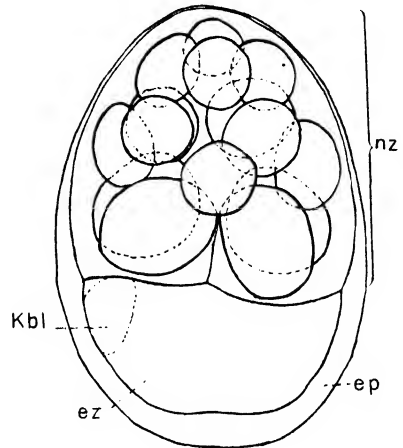


Fig. 202.

Musca vomitoria L., ein Eifach, etwas schematisiert. *nz* Nährfach, *kbl* Keimbläschen, *ez* Eizelle, *ep* Follikelepithel. (Nach Verheine 1921.)

völlig der Eizelle, erst während der Abschnürung des Eifaches differenzieren sie sich (Fig. 196, 203, 204).

Demgegenüber haben die einzigen bei einem Zweiflügler bisher durchgeführten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zu einem grundsätzlich verschiedenen Ergebnis geführt, nämlich bei der pädogenetischen Cecidomyide *Miasor* (Kahle 1908, Hegner 1914). Bei *Miasor metraloos* Meinert und *Miasor americana* Felt teilen sich die

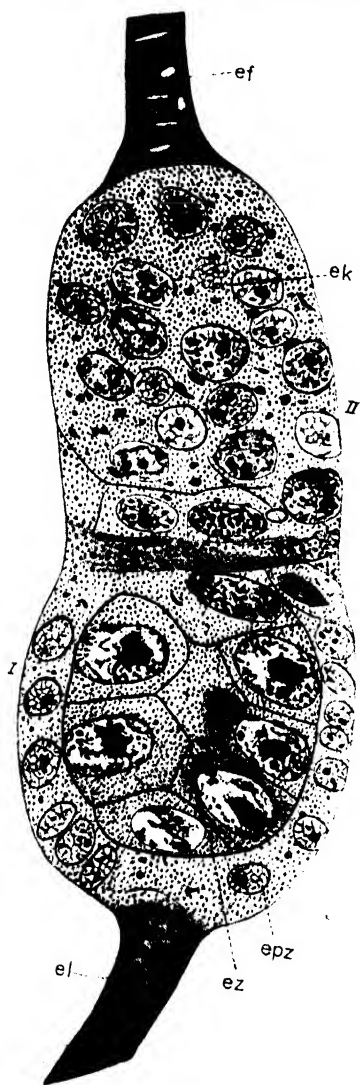


Fig. 203.

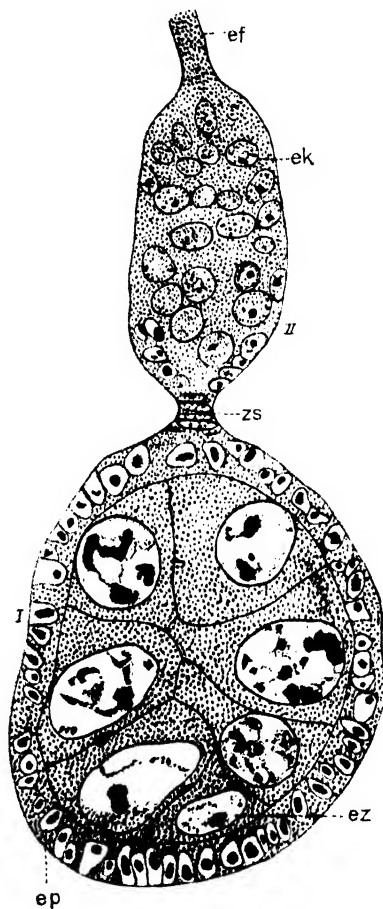


Fig. 204.

Fig. 203.

Musca vomitoria L. Eiröhre einer etwa drei Tage alten Fliege. Abschnürung des ersten Eifaches (I) durch Follikelbildung, II zweites Eifach. ef Endfaden, ek Endkammer, epz Epithelzellen, ez Eizelle, el Eileiteranlage. (Nach Verhein 1921.)

Fig. 204.

Musca vomitoria L. Eiröhre einer mehrere Tage alten Fliege. Das erste Eifach ist vollkommen abgeschnürt. ef Endfaden, ek Endkammer, zs Zellstrang, ez Eizelle, ep Epithel. (Nach Verhein 1921.)

schon vor der Blastodermbildung isolierten Urgeschlechtszellen etwas langsamer als die Blastodermzellen. Während der Umrollung des Embryos sind acht

Keimzellen vorhanden, die sich dann in zwei Reihen zu je vier Zellen trennen und damit die Ovarialanlagen liefern. In jedem Ovar entstehen durch drei weitere Teilungsschnitte 32 Oocyten. Schon während der ersten dieser letzten drei Teilungen wandern Mesodermzellen in das Ovar ein, wo sie die zuerst syncytialen Nährkammern liefern, von denen je eine sich mit je einer Oocyte zu einem Eifollikel vereinigt und mit den mesodermalen Follikelzellen umgibt. Es treten keine Differenzierungsteilungen auf, und deshalb behauptet Kahle „mit aller Bestimmtheit“, daß zwischen den Keimzellen und den Nährzellen keinerlei genetischer Zusammenhang besteht. — Diese von zwei Autoren übereinstimmend gefundenen Ergebnisse nötigen uns, die generative Abstammung der Nährzellen bei den übrigen Dipteren nur mit Vorbehalt zu behaupten, zumal für sie der entwicklungsgeschichtliche Beweis noch aussteht.

Das erste Eifach bildet sich bei *Musca* nach Verheins während der letzten Zeit der Puppenruhe. Die aus Nährzellen und Oocyten bestehende Gruppe am hinteren Ende der Eiröhrenanlage wird von den sich mitotisch teilenden Follikelzellen umwachsen (Fig. 203). Indem die Follikelzellen sich allseitig zusammenschließen, wird das Eifach von der Endkammer getrennt. Die Verbindung des ersten Eifaches mit dem zweiten bzw. mit der Endkammer geschieht dann durch einen aus Epithelzellen zusammengesetzten Zellstrang (Fig. 204 *zs*).

Die Nährzellen von *Musca vomitoria* L. sind untereinander und mit der Eizelle durch ringförmige „Plasmakommunikationen“ verbunden (Fig. 201, 205), die schon in der larvalen Eiröhrenanlage auftreten. Die Kerne der Nährzellen gleichen zunächst dem Kern der Oocyte (Fig. 201 *a—c*), ihr Chromatin ist anfangs auch in Fadenschleifen angeordnet (Fig. 196). Etwas später verteilt es sich auf einem unregelmäßigen Fadennetz (Fig. 196, 204) und zerfällt dann in viele sehr feine Körnchen. Ein großer Nucleolus tritt auf, und in seiner Nähe liegt noch eine Gruppe von großen Chromatinbällen (Fig. 203, 204). Bei dem nun einsetzenden Wachstum vergrößern sich zuerst vor allem die Kerne der Nährzellen, das Wachstum des Plasmas folgt erst später, jedoch ist das Plasma der Nährzellen durch seine dunklere Färbung im Präparat bald von dem der Oocyte unterschieden.

Die Nährzellenkerne sollen nach Verheins (1921) Beschreibung bei *Musca vomitoria* L. ihr Chromatin in mehreren Perioden an das Plasma abgeben. An der Kernmembran sammeln sich die Chromatinmassen in Form von Platten, Halbringen oder Kappen, bis der Kern nur noch das schwach färbare Lininnetz und den Nucleolus enthält. Das Chromatin soll dann durch die Kernmembran in das Cytoplasma übertreten, um sich dort zu verteilen und aufzulösen, wodurch die Färbbarkeit des Plasmas erhöht wird. Als dann beginnt die zweite Periode, indem der Nucleolus in viele Körnchen zerfällt, welche letztere sich durch weitere Teilungen in Doppel-, Vierer- und Vielfachkörnchen umwandeln. Auch diese treten in das Cytoplasma über. Die im Kern verbliebenen Körnchen ordnen sich dann am Beginn der dritten Periode zu unregelmäßig gebogenen Bändern, die oft längsgespalten sind und sich zu Gebilden zusammenziehen, welche den Tetraden in den Prophasen der ersten Reifungsteilung gleichen. Auch diese Gebilde zerfallen wieder in Körnchen, die aufs neue in das Cytoplasma übertreten sollen. —

Wenn zwar die Chromatinabgabe aus dem Kern in das Plasma durch die Abbildungen Verheins nicht in überzeugender Weise belegt ist, zeigt sich doch auch hier, daß die Kerne von Zellen mit stark gesteigertem Stoffwechsel durch sehr mannigfaltige Umbildungsvorgänge in ihrem Chromatin ausgezeichnet sind.

Deutliche Beziehungen der Nährzellenkerne zu der Oocyte werden bei *Musca* auch dadurch sichtbar, daß ihre Lininfasern vorübergehend ein kegelförmiges Gerüst bilden, dessen Spitze in der ringförmigen Plasmakommunikation liegt. Diese enge Verbindung zwischen Ei- und Nährzelle tritt allerdings nur an den vier Hauptnährzellen auf, die mit der Oocyte unmittelbar durch ihre Plasmakommunikation in Verbindung stehen und sich durch größere Kerne von den übrigen unterscheiden.

Die deutlich sichtbare Überführung von Nährmaterial in die Eizelle beginnt nach Beendigung des Chromatinzerfalls der Nährzelle. Man sieht dann an der Verbindungsstelle der letzteren mit der Eizelle eine dunkle Wolke von körnigen Stoffen durch die erheblich erweiterte ringförmige Öffnung in das Eiplasma eintreten (Fig. 205).

Der Dotter scheidet sich bei *Musca* zuerst vorwiegend an der Peripherie des Eies aus (Fig. 205), wobei die größeren Körner außen liegen. Verhein glaubte auch, daß der Eikern an der Bildung des Dotters beteiligt sei, da er bei *Musca* einzelne von einem oder mehreren kleinen Nucleolen erfüllte Knospen abschnürt. Allem Anschein nach handelt es sich aber hierbei wohl um die Bildung von „accessorischen Eikernen“, wie sie von Buchner (1918) bei Hymenopteren eingehend beschrieben worden sind. Korschelt hatte schon 1886 diese eigenartigen Bildungen bei *Musca vomitoria* L. erwähnt.

Nach der Abgabe des Nährmaterials degenerieren die Nährzellen. Zunächst verklumpt ihr Chromatin, später schrumpfen die Zellen zusammen und werden bei *Musca* und bei *Anopheles maculipennis* Meig. während der Chorionbildung abgestoßen. Demgegenüber steht die Angabe von Kulagin (1901), daß bei *Culex pipiens*

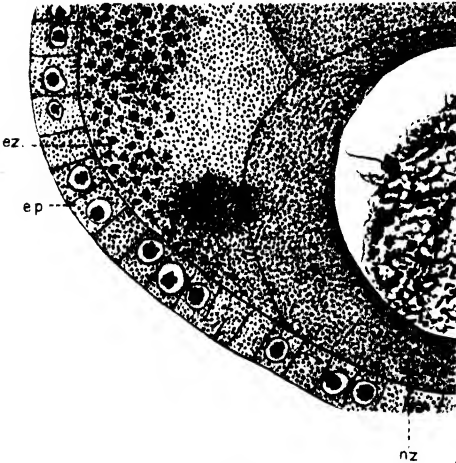


Fig. 205.

Musca vomitoria L. Einströmen des Nährmaterials aus einer Hauptnährzelle in die Eizelle. Dotterbildung an der Peripherie der Eizelle. Buchstabenbezeichnungen wie in Fig. 203—204. (Nach Verhein 1921.)

L. und bei *Anopheles bifurcatus* 3—4 Nährzellen in das Ei eindringen und nach Zerfall ihrer Kerne dort aufgelöst werden.

e) Das Follikelepithel.

Es wurde oben schon erwähnt, wie sich das Follikelepithel bei der Abschnürung eines Eifaches um das letztere herum zusammenschließt. Nach Beginn der Dotterbildung — an der es aktiv wohl nur wenig oder gar nicht beteiligt ist — schiebt es sich bei *Musca* auf das wachsende Ei, während das Nährzellenfach nur noch von einer dünnen plasmatischen Schicht mit spärlichen kleinen Kernen überzogen ist. Schließlich ist die Oocyte von dem Nährfach durch eine Epithellamelle getrennt.

Für verschiedene Fliegen ist vor der Entstehung der Lamelle das Auftreten eines Epithelpfropfes charakteristisch, der von Gross (1903) bei *Xanthogramma citrofasciata* Deg., *Chrysotoxum vernale* Löw, *Helophilus florens* L. und *Empis morosa* Meig., sowie von Verhein (1921) bei *Musca vomitoria* L. beschrieben worden ist. In den jüngeren Nährkammern liegt zunächst vorn unter dem Epithel eine Gruppe von abgeschnürten Zellen. Diese Zellgruppe streckt sich in der Mittelachse der Nährkammer in die Länge und wandert auf das Eifach zu. An dessen Grenze angelangt, wandelt sie sich in eine Scheibe um, die sich

auf dem Dotter ausbreitet und nach Entleerung der Nährzellen mit dem von den Seiten her ihr entgegenwachsenden Epithel verwächst, so daß die Nährzellen durch eine Scheidewand abgeschlossen sind. Nach Verheir dient dieser Epithelpropf vor allem zur Bildung der Mikropyle. Ein ähnlicher Zellkomplex tritt bei *Anopheles maculipennis* Meig. in Form einer Rosette auf.

Die Dotterhaut des Eies von *Musca vomitoria* L. entsteht nach Korschelt (1887) erst sehr spät, nach der Ausscheidung des Chorions, indem die ganze Rinde des Dotters gleichzeitig erhärtet.

Das Chorion wird schon vor Vollendung des Eiwachstums und zwar zuerst am hinteren Eipol ausgeschieden. Am vorderen Pol wird es erst nach Vollendung des Wachstums durch die auch erst zu dieser Zeit — wie oben beschrieben — entstandene Epithelplatte geliefert. Die Leisten auf der Oberfläche des Chorions entsprechen den Zellgrenzen des Follikel-epithels (Korschelt 1887). — Das Chorion von *Anopheles maculipennis* Meig. schließt eine Luftschicht ein, die das Ei schwimmend erhält, wenn es auf dem Wasser abgelegt ist. Besonders reichlich ist die Luft in den beiden seitlichen, aus je einer gefurchten Chitinlamelle bestehenden Schwimmern enthalten, die von eingefalteten Follikelzellen geliefert werden (Nicholson 1921).

IV. Die Eibildung bei den Schmetterlingen.

Nach den älteren Untersuchungen von Korschelt (1886), von La Valette St. George (1897), Henking (1890) und Grünberg (1903) sind wir durch verschiedene neuere Arbeiten, wie die von Doncaster (1912), Dederer (1915) und Schneider (1915) über die Entwicklung des Ovars und die Bildung der Ei- und Nährzellen bei den Lepidopteren ziemlich allseitig unterrichtet.

a) Bau und Entwicklung der Eiröhren.

Die Ovarien der Schmetterlinge bestehen in den meisten Fällen jedes aus vier Eiröhren, entsprechend den vier Follikeln der paarigen Hoden. Die Eiröhren sind polytroph; sie enthalten in der Imago jede bis zu 100 Eifächern.

Die postembryonale Entwicklung der Ovarien haben Grünberg (1903) und Schneider (1915) ausführlich dargestellt. Ihren Ausführungen entnehmen wir folgende, für die Entstehung der Ei- und der Hilfszellen wichtigen Punkte. Die einfache, sackartige Anlage des Genitalorgans im Embryo ist noch nicht geschlechtlich differenziert. Sie enthält die großkernigen Keimzellen mit dazwischen verstreuten kleinkernigen Zellen (Fig. 206) unbekannter Abkunft. Die letzteren liefern die innere Hülle des noch ungeteilten Organs, während die äußere Hülle durch von außen herantretende Zellen gebildet wird. Nach dem Ausschlüpfen des Räumchens gliedert sich das Ovar in vier Abschnitte, von denen jeder eine der künftigen Eiröhren darstellt. Der Inhalt der Keimfächer besteht nun ausschließlich aus den Keimzellen, am äußeren Ende liegt in jedem Fach die durch einen besonders großen Kern ausgezeichnete Apikalzelle (Fig. 207). An der Stelle, wo die Keimfächer zusammenlaufen, befindet sich jetzt eine Ansammlung von Zellen, aus der später der Eiröhrenstiel hervorgeht (Fig. 207 und 209), von hier aus dringt dann während der fünften

Raupenperiode bei *Deilephila euphorbiae* L. eine pfropfartige Zellenmasse in die Eiröhre vor; dies ist die Anlage der künftigen Follikelzellen (Fig. 208). Während der Puppenruhe wachsen dann die Keimfächer zu den Eiröhren der Imago aus. Die embryonalen Teile werden dabei immer weiter nach vorn geschoben und ergeben dadurch die Endkammern. Ein Endfaden wird nach den übereinstimmenden Angaben von Grünberg (1903), Dederer (1915) und Schneider (1915) nicht ausgebildet, scheint aber bei manchen Schmetterlingen doch aufzutreten.

Nach den hier zusammengestellten Daten kann für die Lepidopteren unzweifelhaft behauptet werden, daß die Keimzellen in der Eiröhre Zellen eigener Art sind. Sie sind bereits im Embryo selbständig und entstehen nicht aus einer indifferenten Zellansammlung der Raupe oder der Imago, am allerwenigsten aus dem Endfaden. Die Hüllzellen und die Follikelzellen treten von außen zu der Ovarialanlage hinzu.

Die Apikalzelle entsteht bei *Deilephila* nicht vor der ersten Raupenperiode, in der embryonalen Genitalanlage kann sie noch nicht erkannt werden (Fig. 206), während sie bei *Bombyx mori* L. nach Grünberg (1903) schon deutlich differenziert ist. Sie wird als eine umgewandelte Keimzelle angesehen (Grünberg), zumal ihr Kern den Keimzellenkernen gleicht (Fig. 207, 209). Der strenge

Beweis für diese Auffassung steht aber noch aus. Vor der ersten Häutung der Raupe findet man sie an dem vorderen stumpfen Ende jedes Keimfaches; sie unterscheidet sich durch ihr helleres Plasma und den etwas größeren Kern von den Keimzellen (Fig. 207). Bei zunehmendem

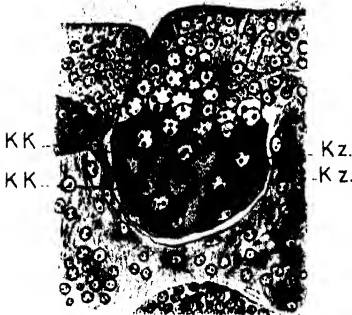


Fig. 206.

Deilephila euphorbiae L. Sagittalschnitt durch die Keimzellenanlage eines zwei Tage vor dem Schlüpfen stehenden Embryos. KK kleine Kerne, Kz Keimzellenkerne. (Nach Schneider 1915.)

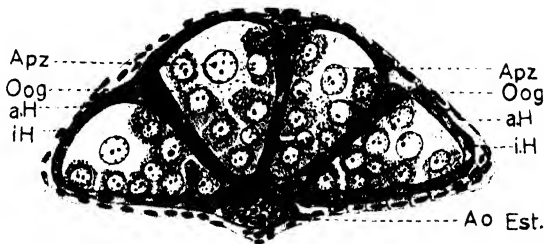


Fig. 207.

Deilephila euphorbiae L. Schnitt durch die Keimdrüse eines Räupchens vor der ersten Häutung. Apz Apikalzellen, Oog Oogonien, aH, iH äußere und innere Hülle, Ao Est. Anlage des Eiröhrenstiels. (Nach Schneider 1915.)

Wachstum der Keimfächer rückt sie dann etwas weiter nach innen (Fig. 209) und stellt eine etwa kegelförmige Zelle dar, deren Spitze die Hüllmembran der Eiröhre berührt. Ihr Kern übertrifft jetzt die Oogonienkerne erheblich an Größe, ihr Plasma steht mit dem der Oogonien in Zusammenhang (Fig. 209). In dem Ovarium der Raupe wird die Apikalzelle durch zunehmende Vermehrung der Oogonien an das Ende der Eiröhre

gedrängt, wo sie sich allmählich zurückbildet. Doch ist sie noch im imaginalen Ovar vorhanden. Über ihre Bedeutung für die Entwicklung der Keimzellen wissen wir nichts Sicheres, vielleicht übt sie eine ernährende Tätigkeit aus.

b) Die Oogonien und die Differenzierung der Nährzellen.

In der jungen Raupe findet eine lebhafte Vermehrung der die Keimfächer erfüllenden Keimzellen statt. Die vorher anscheinend fehlenden Zellgrenzen treten auf. Auf diese Weise entsteht eine große Zahl von Oogonien. Diese Vermehrung dauert bis in die vierte Raupenperiode hinein. Bei Beginn der fünften Raupenperiode ist die Eiröhre von einem gleichartigen Zellmaterial angefüllt, in dem man sehr häufig Gruppen von sechs Zellen zusammenliegend findet (Schneider 1915, Dederer 1915). Da nun später jedes Eifach außer dem Ei fünf Nährzellen enthält, ist der Schluß zu ziehen, daß sich bei den Vermehrungsteilungen der Oogonien auch die Nährzellen differenzieren. Die letzteren müssen, weil vorher nur Keimzellen im Inhalt der Ovariolen zu finden waren, ebenfalls aus Keimzellen entstanden sein, sind also auch bei den Lepidopteren generative Nährzellen. Nach Dederer (1915) sind bei *Philosamia cynthia* Dru. alle sechs Zellen einer Gruppe durch verzweigte Zellkoppeln miteinander verbunden (Fig. 210). Die Zellkoppeln entstehen aus den Spindelresten der oogonialen Teilungen und ähneln somit den entsprechenden Bildungen bei den Dytisciden und aculeaten Hymenopteren. Sie sind dicke plasmatische Streifen, von denen in jede der miteinander verbundenen Zellen ein Ast hineinreicht. Ganz dieselben Zellkoppeln fand Gatenby (1917) bei *Euchelia*.

Die letzten Oogonienteilungen können also als Differenzierungsteilungen angesehen werden, obwohl zunächst keine morphologischen Unterschiede zwischen Ei- und Nährzellen auftreten. Die Zahl 5 der Nährzellen muß nach Schneider (1915) in der Weise zustandekommen, daß bei der vorletzten Oogonienmitose eine Ei- und eine Nährzelle entsteht. Die letztere teilt sich dann noch zweimal, während die Eizelle nur noch eine Teilung durchmacht, bei welcher die eine Tochterzelle die Oocyte, die andere die fünfte Nährzelle darstellt (Fig. 211).

c) Das erste Wachstumsstadium der Oocyte und der Nährzellen.

Oocyte und Nährzellen machen das erste Wachstum gleichartig durch, und zwar während des Raupenlebens. Erst im Puppenstadium

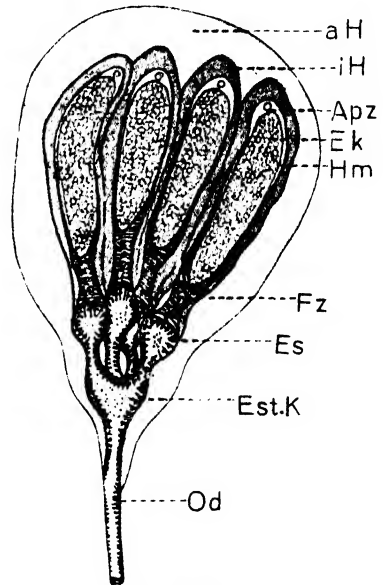


Fig. 208.

Deilephila euphorbiae L. Längsschnitt durch den Eierstock eines Räupchens in der fünften Raupenperiode, schematisiert. *aH*, *iH* äußere und innere Hülle, *Apz* Apikalzelle, *Ek* Eikammer, *Hm* Hüllmembran, *Fz* Follikelzellen, *Es* Eiröhrenstiel, *EstK* Eiröhrenkelch, *od* Ovidukt.

(Nach Schneider 1915.)

beginnen sie sich verschiedenartig zu entwickeln. Die nachfolgenden, hauptsächlich von Dederer (1915) bei *Philosamia cynthia* Dru., aber auch von Doncaster (1912 a, 1912 b) bei *Pieris brassicae* L. verfolgten Entwicklungsstufen gelten also für beide Arten von Zellen. Mit Dederer unterscheiden wir hier folgende fünf Stadien: a) Postoogoniale Kerne: in den durch die Zellkoppeln verbundenen Zellen sammelt sich das Chromatin zu stark färbaren, unregelmäßig gestalteten Körpern



Fig. 209.

Deilephila euphorbiae L. Sagittalschnitt durch das Ovar eines Räumchens vor der zweiten Häutung. *Apz* Apikalzelle, *Oog* Oogonien, *iH* innere Hülle, *Est* Anlage des Eiröhrenstiels. (Nach Schneider 1915.)

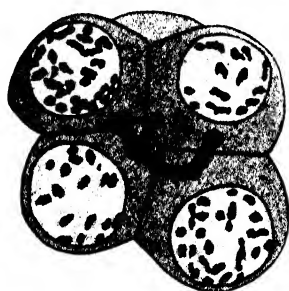


Fig. 210.

Philosamia cynthia Dru. Oocyten im Stadium a mit Verbindungsstrang. (Nach Dederer, 1915.)

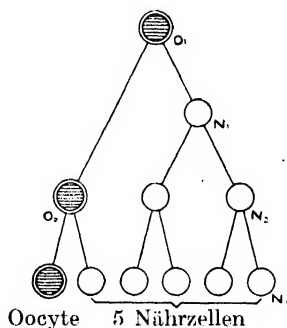


Fig. 211.

Fig. 210.

Schema der letzten Oogonienteilungen bei den Lepidopteren und Abspaltung der fünf Nährzellen. $O_1—O_2$ Oogonien, $N_1—N_3$ die Generationen der Nährzellen (Original).

an (Fig. 210). b) Präleptotän: die Chromosome formen sich zu zarten blassen Fäden um (Fig. 212 a), c) Leptotän: die Fäden beginnen sich zu verknäueln (Fig. 212 b), d) Kontraktionsstadium: durch Zusammenballung des Knäuels entsteht die Kontraktionsfigur (Fig. 212 c). Endlich folgt c) der postsynaptische Knäuel, die Fäden lockern sich und breiten sich im Kernraum aus (Fig. 213 a—b, Fig. 214 a—b). In diesem postsynaptischen Stadium sind bei *Pieris* und *Abraxas* von Doncaster und bei *Philosamia* von Dederer die Chromosome gezählt worden, sie sind in der haploiden Zahl vorhanden. Demnach findet in der Synzyse die Pseudoreduktion statt, und es dürfte, sowohl für die Oocyte wie für die Nährzellen, eine Konjugation der

Chromosome anzunehmen sein, obwohl bei *Philosamia* ungewiß ist, ob die Doppelfäden in Fig. 213 c als bivalente oder als gespaltene Fäden anzusehen sind.

Im postsynaptischen Stadium wird nun der Unterschied zwischen den Eizellen und den Nährzellen sichtbar. Vor allem unterscheiden sie sich von jetzt ab zunächst in der weiteren Umgestaltung ihres Chromatins und in dem Verhalten der Nucleolen.

d) Die Oocyte während der zweiten Wachstumsperiode.

Die Oocyten besitzen nach der synaptischen Periode zuerst einen etwas größeren Kern als die Nährzellen, ihr Fadenknäuel ist etwas



Fig. 212.

Philosamia cynthia Dru. Oocytenkerne oder Nährzellenkerne in der ersten Wachstumsperiode. a Präleptotän, b Leptotän, c Kontraktionsstadium. (Nach Dederer 1915.)

stärker verwickelt (Fig. 214 a) und die Chromatinfäden sind dicker. Noch im postsynaptischen Stadium, nach Seiler schon während der Synizese, tritt ein Nucleolus auf. Indem nunmehr die Oocyte stärker wächst, hellt sich der größere Teil ihres Cytoplasmas beträcht-

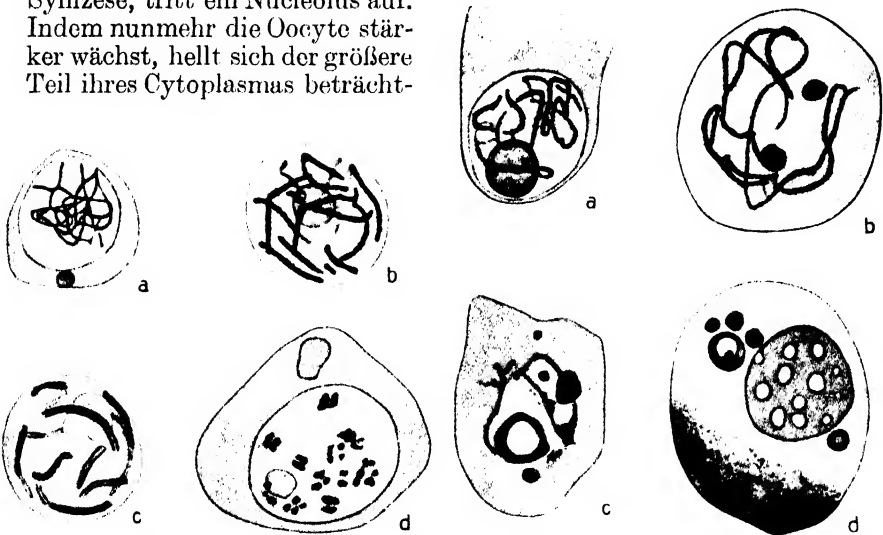


Fig. 213.

Philosamia cynthia Dru. Nährzellenkerne beim Übergang zur zweiten Wachstumsperiode. a—b postsynaptischer Knäuel, c Diplotän, d Zerteilung der Chromosome (Tetraden). (Nach Dederer 1915.)

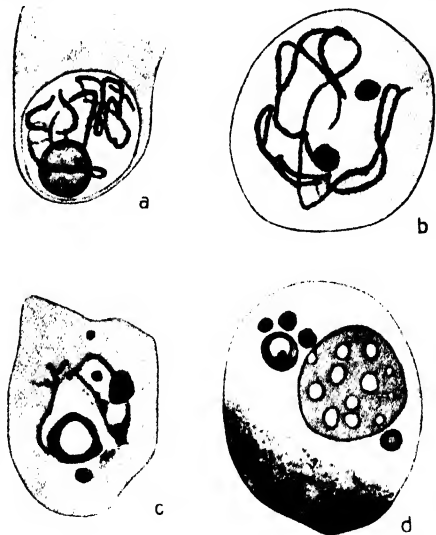


Fig. 214.

Philosamia cynthia Dru. Oocytenkerne in der zweiten Wachstumsperiode. a—b postsynaptisches Stadium, c—d nach Auflösung der Chromosome; Nucleolen. (Nach Dederer 1915.)

lich auf, nur um den Kern herum liegt eine Ansammlung von dichterem Plasma, von welchem pseudopodienartige Fortsätze durch den helleren

Zellraum ausstrahlen (Fig. 215). In diesem dunkleren Plasma liegt der Zellkern in der Nähe der Verbindungsstelle zwischen Ei- und Nährzelle. Soweit ist die Eibildung nach Schneider bei *Deilephila* gediehen, wenn der Schmetterling aus der Puppe schlüpft. Die weitere Entwicklung entfällt auf das Imaginalstadium. In dem Kern der Oocyte verschwindet das Spirein, indem es sich unmittelbar in ein unregelmäßiges Netzwerk verwandelt und an Färbbarkeit verliert. Dabei kommt es nicht mehr zur Ausbildung der tetradenähnlichen Figuren wie in den Nährzellenkernen. Der Kern enthält dann an färbbaren Elementen nur die Nucleolen, die in verschiedener Zahl und in wechselnder Form auftreten. Sie sind homogen oder vakuolisiert, stärker oder schwächer gefärbt, stellen aber, z. B. bei *Philosa-*

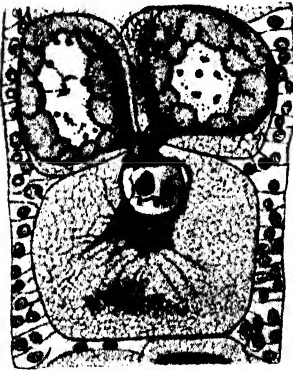


Fig. 215.

Philosamia cynthia Dru. Längsschnitt durch ein Ei und zwei Nährzellen.
(Nach Dederer 1915.)

mia, keine dauernd persistierenden Gebilde dar. Sie lösen sich schließlich auf, jedoch bleibt im Kern eine halbmondförmige dunkle Masse zurück, die an der einen Kernseite anliegt, wo von außen eine ebensolche dichte, körnige, dunkel gefärbte Masse im Cytoplasma auftritt (Fig. 214 c—d). Von nun ab wächst der Kern nicht weiter, während das Ei sich mit Dotter füllt und seine Größe vervielfacht. Das Keimbläschen liegt dann, anscheinend unbeteiligt, in dem Winkel zwischen Nährfach und Follikelwand (Fig. 218, 219).

Das weitere Wachstum des Eies und die Dotterbildung soll erst weiter unten besprochen werden.

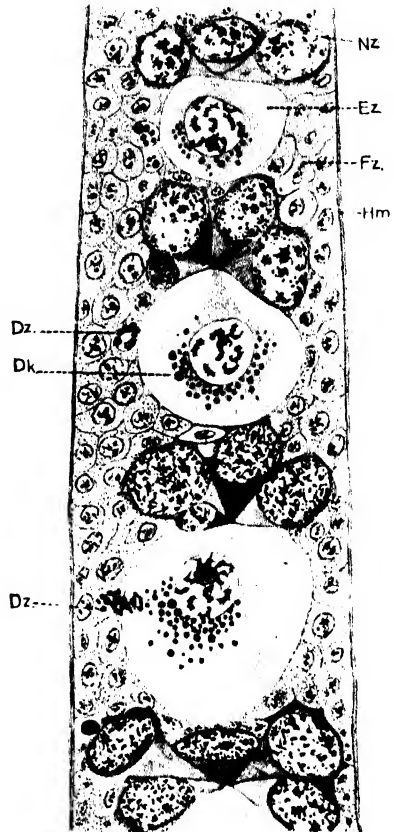


Fig. 216.

Deilephila euphorbiae L. Längsschnitt durch die Eiröhre einer Puppe. Die Eizellen *Ez* befinden sich im Anfang der zweiten Wachstumsperiode. *Nz* Nährzellen, *Fz* Follikelzellen, *Hm* Hüllmembran, *Dz* Dotterzellen, *Dk* Dottertröpfchen.
(Nach Schneider 1915.)

c) Die Nährzellen während der zweiten Wachstumsperiode.

In der postsynaptischen Periode zeigt das Chromatin der Nährzellenkerne von *Philosamia cynthia* Dru. eine Entwicklung, die auffallend an die Prophasen der Reifungsteilung erinnert. Der Fadenknäuel breitet sich aus und löst sich in einzelne Fäden auf, die in der haploiden Chromosomenzahl vorhanden sind. Die Fäden zeigen bald einen Längsspalt und ähneln völlig den Diplotämfäden der Spermioocyten (Fig. 213 c). Dann verkürzen sie sich und werden in der Mitte quer gespalten, so daß sie also nun Tetraden darstellen. Diese Tetraden zerfallen aber in viele kleine Körnchen, die sich am Kernrand anhäufen. Nach Schneider (1915) verwandeln sich die Körnchen bei *Deilephila euphorbiae* L. in Dottertröpfchen, die aus dem Kern austreten. Außerdem aber zerfällt auch der Nucleolus in Körnchen. Die Körnchen wachsen etwas heran und zerfallen abermals. Durch mehrfache Wiederholung dieses Vorganges tritt eine sehr starke Chromatinvermehrung ein. Die an der Kernmembran befindlichen Chromatinkörnchen wandern nach Schneider in das Plasma, in welchem sie sich auflösen und dem sie eine ständig zunehmende Färbbarkeit erteilen.

Die Kerne der Nährzellen sind zuerst kugelig und klein. Später wachsen sie, vor allem im imaginalen Eifach, bedeutend heran und übertreffen das Keimbläschen viele Male an Größe. Sie nehmen dann eine mehr oder weniger gelappte Form an (Fig. 218, 219) und entsenden Ausläufer nach verschiedenen Seiten. Mit Korschelt (1891) können wir in dieser Formänderung den Ausdruck einer gesteigerten Tätigkeit der jetzt stark sezernierenden Nährzelle erblicken.

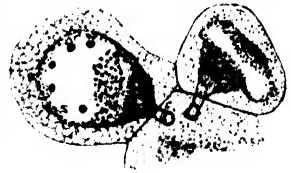


Fig. 217.

Philosamia cynthia Dru.
Junge Nährzellen, die durch flaschenhalsförmige Plasmaverdichtungen mit der Eizelle in Verbindung stehen. (Nach Dederer 1915.)

Sehr charakteristisch ist die Anordnung der Nährzellen auf der Oocyte. Alle fünf Zellen sitzen der Eizelle pyramidenförmig auf; jede einzelne nimmt dabei die Form eines umgekehrten Kegels an (Fig. 216), die sich schon vor der Abschnürung der Eifächer sehr deutlich herausbildet. Die Spitzen der Kegel berühren sich untereinander und mit der Eizelle an dem vorderen Scheitelpunkt der letzteren (Fig. 216). Hier bleibt eine Lücke in dem um die Eizelle herumwachsenden Follikel-epithel bestehen, durch welche die Nährstoffe hindurchwandern können, wie Grünberg (1903), Schneider (1915) und Dederer (1915) betonen. Nach den Befunden aller dieser Autoren zieht eine Straße von dichten Körnchen aus den Nährzellen durch diese Pforte in das Ei hinein (Fig. 215, 216, 218).

Dederer fand bei *Philosamia* eine flaschenhalsförmige Plasmadifferenzierung, die, von dem Kern der Nährzelle beginnend, durch die Epithellücke in die Eizelle mündet (Fig. 215, 217) und die jedenfalls, auch wenn es sich etwa um ein Kunstprodukt handeln sollte, mit aller Deutlichkeit den Weg der Nährstoffe versinnbildlicht.

Die Nährzellen üben ihre Tätigkeit so lange aus, wie die Eizelle wächst. Am Schluß des Eiwachstums beginnen sie zu degenerieren. Ihre Kerne zeigen Verklumpungen und Schrumpfungen des Chromatins (Fig. 218), oder es treten auch durchlöchernte Kerne auf (Gross 1903). Der Inhalt der Nährzellen soll sich schließlich in Dotter verwandeln

(Schneider 1915). Jedenfalls entleeren ihn die Nährzellen in das Ei und verschwinden dann vollständig.

f) Die Follikelzellen.

Es wurde oben darauf hingewiesen, daß die Follikelzellen während der fünften Raupenperiode in die Keimfächer vom Eiröhrenstiel aus einwachsen (Fig. 208 Fz). Während der weiteren Entwicklung des Ovars in der Raupe vermehren sie sich beständig und dringen allmählich in die Endkammer ein, in der sie vorwiegend an der Wand liegen. So

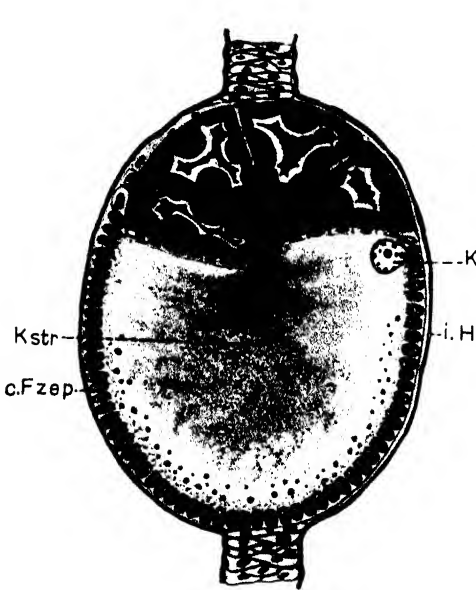


Fig. 218.

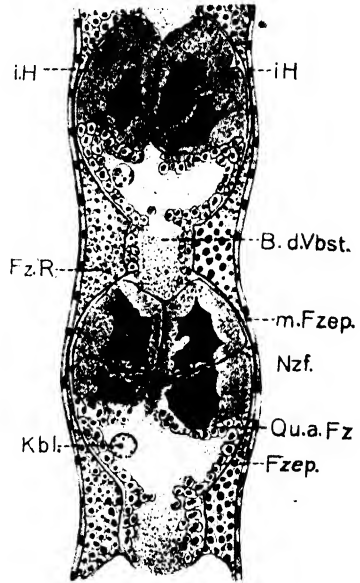


Fig. 219.

Fig. 218.

Deilephila euphorbiae L. Längsschnitt durch ein Eifach der Imago auf dem Höhepunkt der Sekretion der Nährzellen. *Kbl* Keimbläschen, *iH* innere Hülle, *Kstr* Körnchenstraße, *cFzep* cylindrisches Follikelepithel. (Nach Schneider 1915.)

Fig. 219.

Deilephila euphorbiae L. Längsschnitt durch die Eiröhre der Imago vor der Abschnürung der Eifächer, *iH* innere Hülle, *BdVbst* Bildung der Verbindungsstelle, *mFzep* membranös umgewandeltes Follikelepithel, *Nzf* Nährzellenfach, *QaFz* Querwand aus Follikelzellen, *Fzep* Follikelzellenepithel, *FzR* Follikelzellenrest, *Kbl* Keimbläschen. (Nach Schneider 1915.)

bildet sich längs der inneren Hüllmembran ein mehrschichtiger epithelartiger Belag von Epithelzellen (Fig. 216).

Während dieses Stadiums werden nach Schneider einzelne Follikelzellen in „Dotterzellen“ verwandelt. In dem Cytoplasma dieser Zellen entstehen kleine, mit Osmiumsäure sich schwärzende, also fettartige Tröpfchen, die zu größeren zusammenfließen. Die Dotterzellen wandern an die wachsende Oocyte (Fig. 216 Fz), ihr Kern und ihre Zellwand lösen sich auf, und ihr tröpfchenförmiger Inhalt fließt in das helle Plasma der Oocyte (Fig. 216, unteres Eifach), wo sie den Kern umgeben. Diese Dotterzellen finden sich in allen Eifächern.

In die an der Außenwand der Eiröhre in größerer Zahl vorhandenen Follikelzellen wachsen die Eifächer während ihrer Differenzierung hinein. Die Follikelzellen umwachsen ihrerseits die Eifächer vollständig, und eine Schicht von Follikelzellen dringt zwischen die Oocyte und das Nährfach (Fig. 218, 219). Nur an derjenigen Stelle, an der die zusammenstoßenden Spitzen der Nährzellen mit der Eizelle in Verbindung stehen, bleibt eine Lücke im Eifollikel. Das Follikelepithel der Eizelle ist zuerst mehrschichtig, wandelt sich aber während des Eiwachstums in ein einschichtiges Zylinderepithel um; in den Zellen treten bis zu diesem Abschnitt noch mitotische Teilungen auf. Das Follikelepithel der Nährkammer dagegen dehnt sich zu einer dünnen Membran aus (Fig. 218).

Zwischen je zwei Eifächern liefert das Epithel einen Verbindungsstrang (Fig. 219 und Fig. 218, in der letzteren ist der weiter vorgeschrittene Zustand dargestellt), der nach Schneider vor seinem Zusammenschluß vorübergehend von einer Ausstülpung des Eiinhalts erfüllt ist.

Das Follikelepithel scheint im letzten Stadium des Eiwachstums auch an der Dotterbildung beteiligt zu sein. Denn wenn die Degeneration der Nährzellen ihren Anfang nimmt (Fig. 220), erscheint eine feinkörnige Zone an der Außenschicht des Eiplasmas, die auf eine sezernierende Tätigkeit der Follikelzellen hindeutet.

Die Dotterhaut bildet sich nach Korschelt durch Erhärtung der Rindenschicht des Dotters als glashelles Häutchen. Das Chorion wird von den Zellen des Follikelepithels abgeschieden und zeigt auch bei den Lepidopteren eine Felderung, die aus langgestreckten, quer zur Längsachse des Eies gerichteten Feldern besteht. Jedes Feld entspricht einer Epithelzelle. Die erhabenen Leisten zwischen den Feldern sind von den Seitenflächen der Epithelzellen ausgeschieden (Korschelt 1887).

V. Die Eibildung bei den Hautflüglern.

Nachdem in den Arbeiten einer älteren Zeit (vgl. Korschelt 1886, Pauleke 1900, Gross 1903, Marshall 1907) die Eibildung der Hymenopteren in den größeren Umrissen festgestellt worden war, haben erst wenige neuere Untersuchungen (Martin 1914, Hegner 1915) eine weitergehende Vertiefung gebracht. Hierher rechnen besonders die Untersuchungen von Buchner (1918) über die „accessorischen Kerne“ der Hymenoptereierei. Allerdings fehlen noch befriedigende Arbeiten über das Verhalten der Chromosome in den Oogonien und in der ersten Wachstumszeit der Oocyte, außer der Untersuchung von Hogben (1920).

a) Der Bau des Ovariums.

Die Ovarien der Hautflügler sind alle büschelförmig. Die Zahl ihrer Eiröhren ist sehr verschieden, bei der Honigbiene beläuft sie sich jederseits auf 180—200, bei den Wespen aber nur auf sechs, bei den Hummeln auf vier, während bei *Andrena clarkella* K. jederseits nur zwei Eiröhren vorhanden sind (Gross 1903).

Der Endfaden kann überhaupt fehlen, wie bei den auch sonst abweichend gebauten Ovarien von *Ageniaspis* (Martin 1914), sonst ist er sehr lang und geht schließlich ohne äußere oder innere Abgrenzung in die Endkammer über. Er ist aus einer einzigen Reihe von hohen,

schmalen, zu seiner Achse senkrecht stehenden Zellen aufgebaut. Mehrfach wird berichtet, daß er eine Längsstreifung aufweist, also wohl ähnliche Fibrillen enthält wie der Endfaden der Geradflügler.

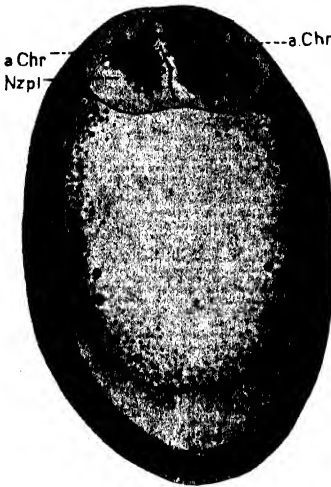


Fig. 220.

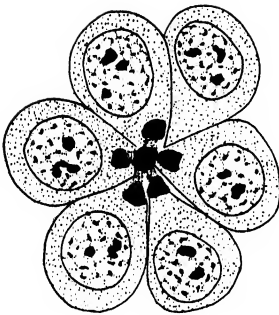


Fig. 222.

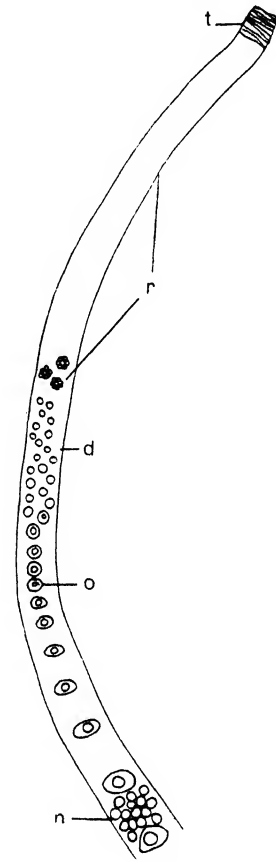


Fig. 221.

Fig. 220.

Deilephila euphorbiae L. Längsschnitt durch ein Eifach während der Rückbildung der Nährzellen. Dotterabscheidung durch die Follikelzellen. *aChr* in Auflösung begriffenes Chromatin, *Nzpl* Nährzellenplasma. (Nach Schneider 1915.)

Fig. 221.

Apis mellifica L. Schematisiertes Übersichtsbild über das vordere Ende einer Eiröhre. *t* Endfaden, *r* Rosettenzone, *d* Differenzierungszone, *o* junge Oocyten, *n* Nährzellen. (Nach Hegner 1915.)

Fig. 222.

Apis mellifica L. Oögonienrosette im Querschnitt. (Nach Hegner 1915.)

b) Die Endkammer und die Oögonien.

Der zwischen Endfaden und Eikammern liegende Abschnitt der Eiröhre darf als Endkammer angesprochen werden, obwohl ihm nach vorn und nach hinten eine scharfe Abgrenzung fehlt und obwohl er sich äußerlich nicht deutlich markiert. Aber in ihm befinden sich die Oögonien und in ihm geht die Differenzierung von Ei- und Nährzellen

vor sich. Bei der Honigbiene unterscheidet Hegner (1915) in der Endkammer zwei Abschnitte: erstens die Zone der Zellrosetten und zweitens die Differenzierungszone (Fig. 221).

Der Abschnitt der Zellrosetten nimmt ungefähr die Hälfte des ganzen Ovarials ein und ist von zahlreichen rosettenförmigen Zellgruppen erfüllt. Diese Rosetten bestehen aus den Oogonien und enthalten bis zu 16 Zellen in einer Gruppe. Sie gleichen damit den rosettenförmigen Gruppen der Spermiogonien. Nachtsheim (1913), Maziarsky (1913) und Hegner (1915) berichten, daß die Zellen einer Gruppe durch Zellkoppeln miteinander verbunden sind (Fig. 222). Wie Maziarsky bei der Wespe nachgewiesen hat, entstehen die Zellkoppeln aus den Spindelresten. Sie ähneln vollständig den gleichen von Meves in den Spermiogonien und Spermiocyten der Biene beschriebenen Zellkoppeln. Die Mitosen aller Zellen einer Rosette treten gleichzeitig auf. Ähnlich verhalten sich auch die Oogonien der Ameisen, wie Buchner (1918) bei *Camponotus* beobachtete, sowie auch die der Gallwespen *Cynips* und *Rhodites* (Hogben 1920). Die Teilungen der Oogonien sind nur wenig untersucht worden. Nachtsheim fand in ihnen bei *Apis mellifica* L. 16 Chromosome; demnach hat die Bildung der Sammelchromosome schon vorher stattgefunden (vgl. S. 997 und Seite 1092).

Die sehr bedeutende Länge des die Oogonienrosetten enthaltenden Abschnittes bei *Apis mellifica* L. erlaubt den Schluß, daß in ihm sämtliche für das ganze Leben einer Bienenkönigin erforderlichen Oogonienmutterzellen aufgespeichert sind. Die früher vertretene Anschauung von der fortlaufenden Neubildung der Oogonienmutterzellen aus dem Endfaden ist, wie die entwicklungsgeschichtlichen und vergleichenden Untersuchungen an Orthopteren, Hemipteren, Lepidopteren und Dipteren ergeben haben, hinfällig. Da eine Bienenkönigin während der Haupttrachtzeit täglich etwa 1000 Eier ablegt, könnte man aber bei ihr noch am ersten geneigt sein, die ständige Neubildung von Urkeimzellen aus einem indifferenten Epithel anzunehmen. Diese Annahme erübrigt sich jedoch, wie folgende zahlenmäßige Schätzung lehrt. Wenn eine Königin jährlich rund 100000 Eier hervorbringt, dann muß jede der 400 Eiröhren 250 Eier im Jahre liefern. Diese 250 Oocyten können aber — unter der Voraussetzung, daß die Zahl der Oogonienteilungen sich auf sechs bis acht beläuft, wie die der Spermiogonienteilungen, also im Mittel auf sieben — von zwei Urkeimzellen hervorgebracht werden, da 2×2^7 gleich 256. Bei einer Lebensdauer von vier Jahren reichen also acht Urkeimzellen in jedem Ovariol aus, um den Bedarf an Oocyten für das ganze Leben einer Bienenkönigin zu decken. Die Größenordnung dieser Zahl liegt innerhalb der aus anderen gut untersuchten Fällen zu erschießenden Wahrscheinlichkeit, wie denn z. B. bei *Myastor* nach Kahle (1908) jedes Ovar vier Urkeimzellen enthält. Sie würde sich selbst dann nur unwesentlich ändern, wenn man voraussetzen wollte, daß die Königin nicht nur in der Haupttrachtzeit, sondern den ganzen Sommer hindurch täglich 1000 Eier legt.

In der Differenzierungszone geht dann die Sonderung der Nährzellen von den Eizellen vor sich, die bei *Camponotus* (Buchner 1918) nach der letzten Oogonienmitose einsetzt. Hier beginnt bereits kurz nach der Telophase ein etwas stärkeres Wachstum von einem oder zwei Kernen in einer Zellgruppe (Fig. 223). Die größere Zelle wird dann zur Eizelle, während die übrigen sich zu Nährzellen entwickeln. Der Zusammenhang und die gemeinsame Abstammung der Ei- und Nährzellen zeigt sich bei *Camponotus*, bei *Vespa vulgaris* L. und bei *Apis mellifica* L. durch das Auftreten der von einem Ring eingefassten Plasmabrücken, wie sie Nachtsheim (1913), Maziarsky (1913), Hegner (1915) und Buchner gefunden haben (Fig. 223, 228). Nicht selten sind auch zwei nebeneinander liegende und an ihrer Größe als Oogonien zu erkennende Zellen durch Plasmabrücken verbunden. Buchner nimmt an, daß die eine von ihnen sich doch noch zu einer

Nährzelle entwickelt, denn häufig sind die der Eizelle zunächst gelegenen Nährzellen größer als die übrigen. Die weitere Differenzierung der Nährzellen besteht zunächst darin, daß in ihnen die pachytänen Fäden sich lockern und auflösen, während sie in der Oocyte sich zu Tetraden umwandeln.

c) Die Oocyte und ihr Wachstum, accessorische Kerne; Keimbahnkörper.

Die erste Wachstumsperiode der Oocyte findet schon in der Differenzierungszone ihren Abschluß. Die vorerwähnte Ausbildung von chromosomatischen Fäden führt dabei bei *Camponotus* über ein Leptotänstadium zu einem Pachytänstadium, in beiden sind die Fäden annähernd bukettförmig nach dem Nucleolus zu orientiert (Fig. 223); auch bei *Cynips*, *Rhodites* und *Lasius* sind nach Hogben (1920) die leptotänen Fäden deutlich, verschmelzen aber vor der Entstehung des Diplotäns zu einer synaptischen Chromatinmasse. Später verlieren



Fig. 223.

Camponotus. Oocyte und drei Nährzellen im Pachytänstadium; stärkeres Wachstum der Oocyte.
(Nach Buchner 1918.)

die Chromosomfäden diese Anordnung und ziehen sich zu Tetraden zusammen (Fig. 224 a); alsdann „verkleben sie sich wieder zu einem einzigen Ballen, dem der Nucleolus anliegt“ (Fig. 224 b, Buchner 1918). Der Kern behält diese Struktur auch weiterhin bei. Abgesehen von einigen kleinen, an der Kernmembran liegenden Nucleolen, die später wieder verschwinden, bleibt der Nucleolarapparat unfaltbar. Der Kern wächst auch nicht weiter, sondern bleibt verhältnismäßig klein, wie bei allen Eiern, die durch

eine Nährkammer ernährt werden. Dagegen beginnt nun das Wachstum des Eiplasmas recht auffallend zu werden (Fig. 224, a und b), nachdem sich die Nährzellen mit dem Ei zu einem festen Verband vereinigt haben.

Bei einer Reihe von Schlupf- und Gallwespen bilden sich in einem früheren oder späteren Stadium des Eiwachstums bereits wieder deutliche Chromosome aus, die auch zu einer Spindelfigur zusammentreten, so bei *Copidosoma buyssoni* Mayr (Silvestri 1914), bei *Ageniaspis fuscicollis* Dalm. (Martin 1914), bei *Copidosoma gelechia* How., *Apanteles glomeratus* L., *Andricus punctatus* Bign. (Hegner 1914, 1915), bei *Trichogramma* (Gatenby 1917), bei *Cynips*, *Neuroterus* und *Rhodites ignota* O.-S. (Hogben 1920). Das geschieht, indem sich der dichte Chromatinknäuel des Keimbläschens — in welchen nach Hogben die Chromosome nach parasyndetischer Vereinigung eingetreten waren — auflockert und alsbald in einzelne Chromosomfäden zerlegt. Die Fäden vereinigen sich dann aber paarweise telosyndetisch durch Verschmelzung ihrer Enden. Diese Doppelchromosome ordnen sich nunmehr parallel zu einander zu einer Kernspindel, der jedoch fast immer eine Strahlung fehlt. Endlich verschmelzen sie miteinander, und die Spindel verdichtet sich zu einem rautenförmigen Chromatinklumpen. Man hat den Eindruck, als wenn es sich bei diesen Vorgängen um eine frühzeitige Vorbereitung der ersten Reifungsteilung handelt; jedoch ist diese Beziehung noch nicht sichergestellt.

Die accessorischen Kerne. Während des Eiwachstums, oft schon ziemlich früh, tritt bei Ameisen und Wespen die eigentümliche Neubildung von kleinen „accessorischen Kernen“ auf, die zuerst

von Blochmann (1886) entdeckt worden sind und deren genauere Untersuchung wir Buchner (1918) verdanken. Die accessorischen Kerne entstehen „aus basichromatischen Granulis, die in den Nährzellen gebildet, ins Ei einwandern und, eine Flüssigkeitsansammlung erregend, zum primären Nucleolus werden“ (Buchner 1918). Fig. 225 zeigt in *a* einen solchen im Plasma auftretenden Nucleolus, in *b—g* sind die Ansammlung der Flüssigkeit und das Heranwachsen des accessorischen Kernes dargestellt, in dessen Innern sich allmählich ein Gerüstwerk mit Chromatin-

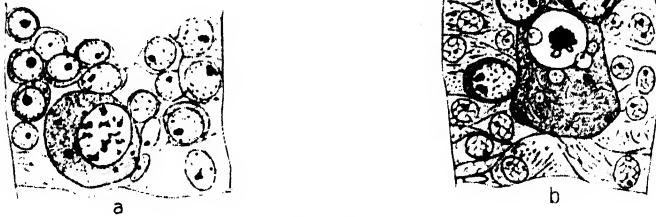


Fig. 224.

Camponotus. *a* ein junger Ei-Nährverband. Basichromatische Tröpfchen im Ei-plasma; Pilze im Follikel. *b* erstes Auftreten der accessorischen Kerne um den Eikern; Pilze im Ei-plasma. (Nach Buchner 1918.)

stäubchen ausbildet. Später beginnt eine Knospung an den accessorischen Kernen (Fig. 225 *h—r* und *v*), durch welche sie sich vermehren; daneben treten auch direkte Teilungen auf. Zur Mitose sind sie nicht befähigt.

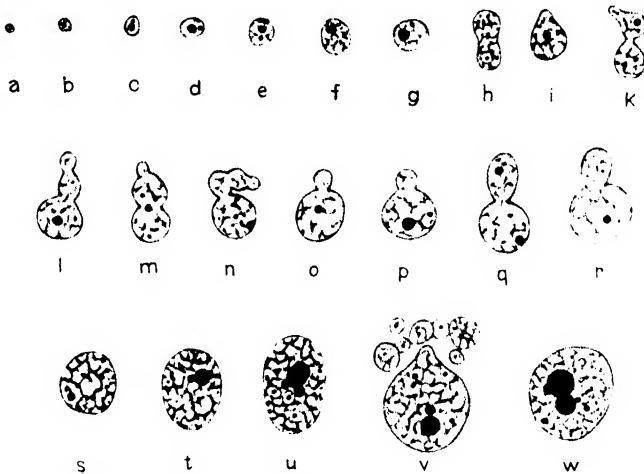


Fig. 225.

Solenius vagus L. Entwicklung und Teilung der Blochmannschen Kerne im Plasma des Eies. (Nach Buchner 1918.)

Die accessorischen Kerne entstehen ohne direkte Anteilnahme des Eikernes, jedoch oft in seiner nächsten Nähe (Fig. 224, 226), außerdem auch in den Nährzellen, aus welchen sie in das Ei-plasma übertreten. Nach der Dotterbildung oder vor der ersten Reifungsteilung degenerieren sie; Chromosome sind in ihnen, entsprechend ihrer

Entstehung, nicht enthalten. Sie sind Hilfseinrichtungen für das Eiwachstum und die Dotterbildung; häufig liegen sie in der Nähe des Hauptkernes (Fig. 226) oder unweit von der Verbindungsstelle des Eiplasmas mit den Nährzellen. Wegen ihrer offensichtlichen Beziehungen zu der Ernährung des Eies nennt Buchner sie „Trophonuclei“. Daß sie zu dem Hauptkern in engen Beziehungen stehen, geht aus ihrer Lage um den Kern oder in dessen Nähe hervor. Außerdem schwinden die Chromatinnucleolen des Kerns zu der Zeit, in der die accessorischen Kerne auftreten (Buchner). — Auch bei parasitär sich

entwickelnden Hymenopteren sind accessorische Kerne gefunden worden, so bei *Apanteles glomeratus* L. (Hegner 1915), ferner bei

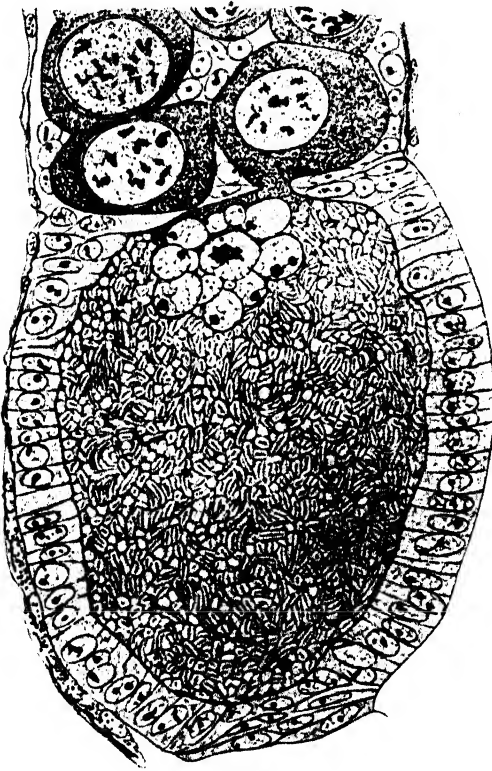


Fig. 226.

Camponotus. Die accessorischen Kerne liegen dicht gehäuft um den Eikern; das Eiplasma ist völlig von Pilzschläuchen durchsetzt.

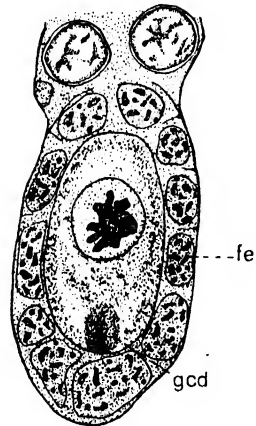


Fig. 227.

Copidosoma gelechiae How. Jüngere Oocyte, fe Follikelepithel, gcd Keimbahnkörper. (Nach Leiby 1922.)

der Rosengallwespe *Rhodites ignota* O.-S. (Hegner 1915); hier liegen sie über das ganze Ei verteilt, und zwar bilden sie in mäßiger Entfernung von der Eioberfläche eine

fortlaufende Reihe. — Weitere Untersuchungen hierzu haben Loyez (1908), Gatenby (1920) und Hogben (1920 a) geliefert.

Im Cytoplasma der Eier von verschiedenen Schlupfwespen und Gallwespen erscheint während der zweiten Wachstumsperiode, zum Teil schon ziemlich früh, ein Keimbahnkörper oder Oosoma (vgl. Silvestri 1906—1908, 1914, Martin 1914, Hegner 1914, 1915, Buchner 1915, Gatenby 1917, 1920a, 1920b, Hogben 1920 und Leiby 1922). Er bildet sich an dem hinteren Ende des Eies. Zuerst erscheint eine kleine Anhäufung von Körnchen, die allmählich heranwachsen (Fig. 227); in ihrer Mitte liegt bei *Agéniaspis* ein aus mehreren größeren nucleolenähnlichen Körpern bestehender Ballen. Bei *Copidosoma* tritt

der Keimbahnkörper von vornherein als dichte, stark färbbare Masse auf, die allmählich heranwächst und sich später etwas auflockert, während sich die vielen Körnchen des Keimbahnkörpers bei *Ageniaspis* zu einer dichteren, aber vakuolisierten Masse zusammenschließen, so daß der Keimbahnkörper von Silvestri und Martin zunächst als Nucleolus angesehen wurde. Martin (1914) konnte den Keimbahnkörper von *Ageniaspis* bis in die Eifurchung hinein verfolgen, in welcher er nur in eine der beiden Blastomeren gelangt und deren weitere Teilung verlangsamt. Nach der Analogie zu anderen Fällen ist dieser Körper als der „Keimbahnbestimmer“ anzusehen. Nach Buchner (1915) tritt der Keimbahnkörper auch bei *Camponotus* in der jungen, noch wenig gewachsenen Oocyte als intensiver gefärbte Plasmainsel auf, die sich später scharf abgrenzt und einen linsenförmigen, aus Waben zusammengesetzten Körper von bedeutender Färbbarkeit liefert. Hier handelt es sich nach Buchner (1918) um ein besonderes Nährzellensekret, das sich an dieser Stelle niederschlägt.

Die Eier mancher Schlupfwespen und Gallwespen formen sich am Ende des Wachstums in sehr merkwürdiger Weise um, indem sie an dem vorderen Ende zu einem langen dünnen Fortsatz mit keulenförmig verdicktem Ende auswachsen. Bei *Ageniaspis* und anderen Formen liegt in dem vorderen Abschnitt der Kern, im hinteren der Keimbahnkörper.

d) Die Nährzellen.

Wie oben bereits ausgeführt wurde, ist die generative Abstammung der Nährzellen bei *Camponotus* sichergestellt (Buchner 1918). Auch bei der Bienenkönigin gehen nach Hegner (1915) die Nährzellen aus einem Oogonium hervor. Allerdings lassen sich keine bestimmten Differenzierungsteilungen feststellen. Die Zahl der in einer Nährkammer vereinigten Nährzellen ist bei den Hymenopteren verschieden. Bei *Ageniaspis fuscicollis* Dalm. sind es sieben (Martin 1914), bei *Solenius vagus* L. (Sphegidae) 15 (Buchner 1918), bei *Apis mellifica* L. nach Paulcke (1900) dagegen 48. Während bei den erstgenannten Formen die Teilungen von Ei- und Nährzellen synchron verlaufen dürften, ist bei *Apis* anzunehmen, daß nach der Bildung von drei Nährzellen diese noch vier Teilungsschritte zurücklegen, während die Oocyte sich nicht weiter teilt. Beobachtungen darüber liegen nicht vor. Jedenfalls aber wird von Hegner (1915), Gross (1903), Hogben (1920) u. a. m. betont, daß die Nährzellen sich mitotisch teilen.

Beim Beginn der Differenzierung haben die Nährzellen noch keine bestimmte Anordnung, sondern sind unregelmäßig zwischen den Oocyten zerstreut (Fig. 228 a). Erst wenn sich die Oocyten in der Eiröhre in einer Reihe hintereinander anordnen, schließen sich auch die Nährzellen enger zusammen (Fig. 228 b, c). Sie sind jedoch untereinander, oder soweit sie die Eizelle berühren, mit dieser durch die von einem stark färbbaren Ring umschlossenen Plasmabrücken verbunden (Fig. 228). Zuweilen liegt auch nach Hegner (1915) eine Nährzelle am hinteren Pol der Eizelle (Fig. 228 b), wird jedoch später beiseite geschoben und schließt sich vermutlich den übrigen Nährzellen an. Der enge Zusammenschluß der zu einer Nährkammer vereinigten Zellen erfolgt jedenfalls erst, wenn die Epithelzellen das ganze Eifach umwachsen, wobei die letzteren um das Ei ein hohes Zylinderepithel, um die Nährkammer dagegen ein dünnes Plattenepithel bilden (Fig. 229).

Bei den Bienen, Hummeln und Wespen treibt das Ooplasma dann bald einen Zapfen gegen die Nährkammer vor (Fig. 229), in welchen die Nährzellen alle einmünden, soweit sie dem Ei benachbart sind.

Die Kerne der Nährzellen verlieren die in ihrem Frühstadium aufgetretenen Nucleolen durch weitgehenden Zerfall (sehr ausführliche Angaben darüber bringt Buchner 1918). Ihr Chromatin macht z. B. bei den Gallwespen alle Phasen des Leptotän- bis Diplotänstadiums

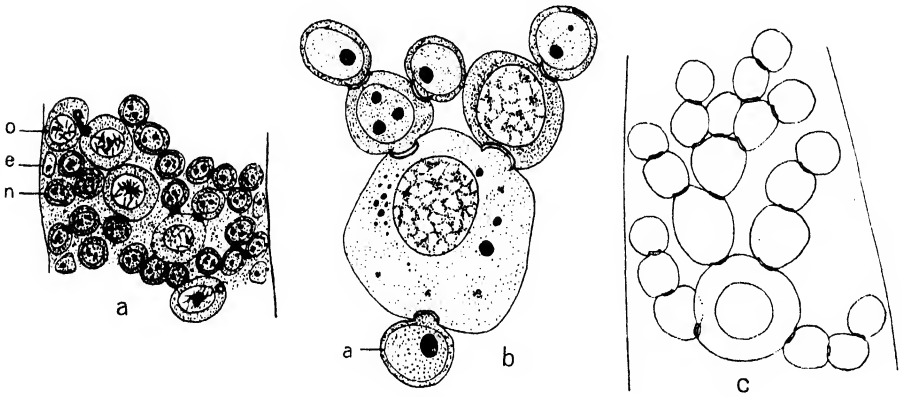


Fig. 228.

Apis mellifica L. Oocyten mit Nährzellen. a Beginn der Differenzierung, b, c Anordnung der Nährzellen, o Oocyte, e Epithelkern, n Nährzelle. (Nach Hegner 1915.)

durch (Hogben 1920) und tritt zuerst noch in tetradenförmigen Figuren (Fig. 226) auf, zerfällt aber auch bald in zahlreiche Körnchen, die das Kerninnere gleichmäßig anfüllen. Indem nun die Nährkammer sehr erheblich wächst, übertrifft sie zunächst die Eizelle um ein Mehrfaches

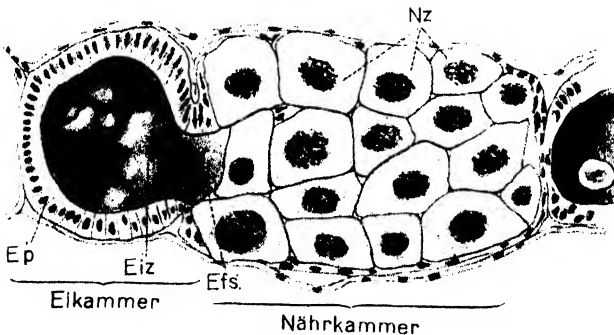


Fig. 229.

Apis mellifica L. Eikammer mit Nährzellen Nz, Epithelzellen Ep, Eizelle Eiz und Eifortsatz Efs. (Nach Paulcke 1900.)

an Größe (Fig. 229). Die Kerne der Nährzellen nehmen lappige, zackige, pseudopodienartige Umrisse an, so daß jeder Kern schließlich den Raum seiner Zelle mit mehrfachen Verzweigungen und abgegliederten, gestielten Teilstücken erfüllt (Fig. 230). Mit Korschelt (1891), Paulcke, Gross u. a. können wir diese Umformung der Nährzellenkerne als ein Zeichen der lebhaften sekretorischen Tätigkeit der Zellen

ansehen, wie ja überhaupt die Funktion der Nährzellen eine drüsenartige ist.

Auch die bei der Bildung der accessorischen Kerne auftretenden Granula entstehen zum Teil in den Nährzellen, unter Umständen beginnt die Entstehung der accessorischen Kerne schon in dem Nährzellenplasma (Buchner).

Am Schluß des Eiwachstums, nach erfolgter Dotterbildung, verschwinden die Nährzellen, z. B. bei *Ageniaspis*; bei *Apis* entleert die

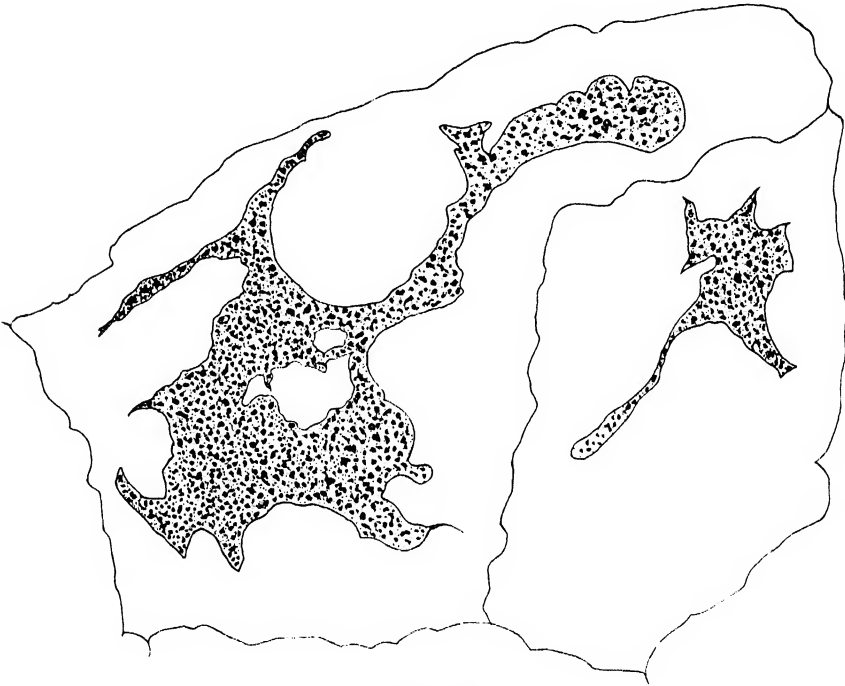


Fig. 230.

Bombus terrestris L. Zwei Nährzellen mit stark gelappten Kernen (Original, halb schematisch).

Nährkammer den größeren Teil ihres Inhalts in das Ei, wo man dann noch die Überreste der zackigen Nährzellenkerne finden kann (Pauleke).

VI. Die Eibildung bei den Käfern.

In der Ordnung Coleoptera geht die Eibildung nicht, wie in den übrigen Ordnungen, nach demselben gleichartigen Typus vor sich, sondern nach zwei verschiedenen Typen. Die zu der Unterordnung Polyphaga gehörenden Käfer haben telotrophe Eiröhren, die in ihrem feineren Bau weitgehend denen der Hemiptera Heteroptera ähneln (Korschelt 1886, Gross 1903). Dagegen sind die Eiröhren der bis jetzt untersuchten Adephaga polytroph.

Besondere Bedeutung haben die Untersuchungen über die Eibildung der zu den Adephaga gehörenden Dytisciden gewonnen, denn hier wies Giardina (1901, 1902) die Entstehung der Nährzellen aus den Keimzellen und die Differenzierung der letzteren durch den

Chromatinring nach. Seine Befunde wurden durch Debaisieux (1909) und Günthert (1910) sowie durch Nusbaum-Hilarowicz (1917) durchaus bestätigt. Sie besitzen einen hohen theoretischen Wert, da sie, wie schon Gross (1903) betonte, die Entstehung der Nährzellen bei allen polytrophen Insektenovarien erklären, also auf die ähnlichen, jedoch nicht ganz so eindeutigen Verhältnisse bei den Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren usw. ein helles Licht werfen. Mit dieser Entdeckung war die Vorstellung von der Entstehung der Nährzellen aus dem indifferenten Epithel des Endfadens hinfällig geworden. Sie zeigte vielmehr, daß die Nährzellen umgeänderte generative Zellen darstellen (Fig. 231). Aus diesem Grunde behandeln wir hier die Eibildung der Dytisciden ausführlicher und vor der Eibildung der polyphagen Käfer.

a) Der Bau des Ovariums.

Die Ovarien der Käfer sind teils büschelförmig, wie bei den Carabiden und den Lamellicorniern, teils kammförmig, wie bei den Sil-

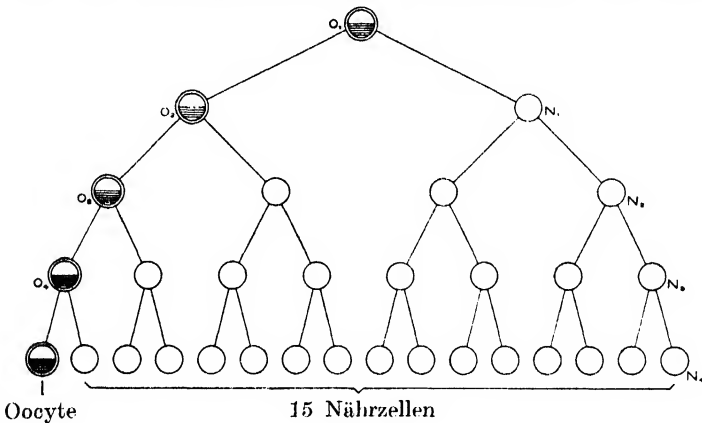


Fig. 231.

Schema der Differenzierungsteilungen bei der Entstehung der Nährzellen aus einer Keimzelle von *Dytiscus* (Original im Anschluß an Giardina).

phiden, teils traubenförmig, wie bei den Lampyriden (Näheres bei Gross 1903). Die Zahl der Eiröhren ist ebenfalls sehr verschieden, die Bostrychiden und Curculioniden haben jederseits nur zwei Ovariolen, während *Coccinella ocellata* L. etwa 300 besitzt (Gross 1903). Endfäden sind meist vorhanden, fehlen aber den Lampyriden, den Telephoriden und bei *Geotrupes*.

Die Endkammern sind verschieden ausgebildet. Bei den Adephaga sind sie wenig abgesetzt und enthalten die Vermehrungs- und Differenzierungszone, bei den Polyphaga dagegen sind sie deutlich abgesetzt und enthalten die angehäuften Nährzellen, den protoplasmatischen Raum und das sogenannte Keimlager.

b) Die Endkammer.

Nach vorn ist die Endkammer der Käfer in der Regel deutlich gegen den Endfaden abgegrenzt, entweder durch quer gestellte Zellen, wie bei *Feronia vulgaris* L., *Silpha obscura* L., *Dytiscus marginalis* L., oder durch die Tunica propria, wie bei *Phyllopertha horticola* L., *Hylobius*

abietes L., *Timarcha coriaria* L., *Coccinella ocellata* L., *C. septempunctata* L. und *Leptinotarsa signaticollis* Stål.

Bei den Dytisciden enthält die Endkammer nach Günthert nur zwei Arten von Zellen: erstens die Urgeschlechtszellen, bzw. Oogonien und zweitens die Epithelzellen. Die letzteren kleiden die Endkammer aus und liegen zwischen den Keimzellen zerstreut.

In der Endkammer vollzieht sich bei den Dytisciden die Vermehrung der Oogonien und die Differenzierung von Nährzellen und Eizellen.

c) Die Vermehrungs- und Differenzierungsteilungen in den Dytisciden-ovarien.

Die Oogonien vermehren sich in der Endkammer durch mehrere Teilungen, wobei sie an Größe nicht ab-, sondern zunehmen (Günthert). Aus den Spindelfasern der Telophasen entsteht bei jeder dieser Teilungen ein Spindelrestkörper, der als kugelförmiger, verdichteter Plasma-

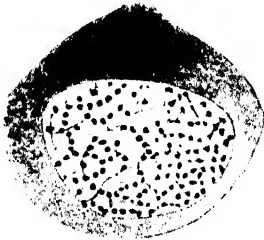


Fig. 232.

Fig. 232.
Colymbetes fuscus L. Oogonien, beginnende Chromatindifferenzierung.
(Nach Günthert 1910.)

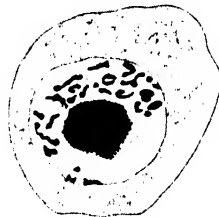


Fig. 233.

Fig. 233.
Dytiscus marginalis L. Oogonium, Zusammenballung der „Chromatinmasse“.
(Nach Debaisieux 1909.)

ballen in der Zelle fortbesteht und mit dem Spindelrest der nächsten Mitose verschmilzt. Nach Giardina und Debaisieux tritt der Spindelrestkörper erst in der letzten Oogoniengeneration auf. Er verbindet die Zellen auch im Ruhezustand miteinander.

Die Differenzierung in den Oogonien. Die letzten vier Teilungsschritte der Oogonien führen zu der Sonderung von Eizelle und Nährzellen (vgl. Fig. 231). Dabei tritt schon in den Ruhekernen der Oogonien eine qualitative Differenzierung des Chromatins in zwei verschiedene Chromatinarten auf, die nach Boveri (1904) als ein Diminutionsvorgang anzusehen ist. Giardina glaubte dabei allerdings den Austritt ganzer Chromosome annehmen zu müssen. Debaisieux und Günthert konnten dagegen feststellen, daß die zu der Entstehung des Chromatinringes führende Chromatindifferenzierung ohne Änderung der Chromosomenzahl vor sich geht und nicht mit der Individualitätslehre in Widerspruch steht, denn die Zahl der Chromosome ist nach der Differenzierung in den Äquatorialplatten dieselbe wie vorher. Beim Übergang aus dem Ruhekern in die Prophase der ersten Differenzierungsteilung verändern die auf dem Kernnetz verteilten Chromatinkörnchen in der einen Hälfte des Kerns ihre Beschaffenheit. Sie verteilen sich sehr viel feiner als die Chromatinkörner der anderen Kernhälfte

(Debaisieux) und verlieren ihre basichromatische Beschaffenheit, so daß sie sich, wie Fig. 232 zeigt, nur mit Plasmafarben färben (Günthert 1910, Frederikse 1922). Wenn sich die regelrecht färbbaren Körnchen zu den Chromosomen verdichten, vereinigt sich das diffusere, plasmatisch färbbare Chromatin zu einer zusammenhängenden, schließlich aber auch stark färbbaren Masse, die zunächst den einen Teil des Kerns für sich erfüllt (Fig. 233). Bei der Formung der Teilungsspindel bleibt die Masse außerhalb der Äquatorialplatte liegen und erstreckt sich schließlich während der Metaphase als sogenannter Chromatinring kreisförmig um die Spindel (Fig. 234). Der Chromatinring besteht aus groben,

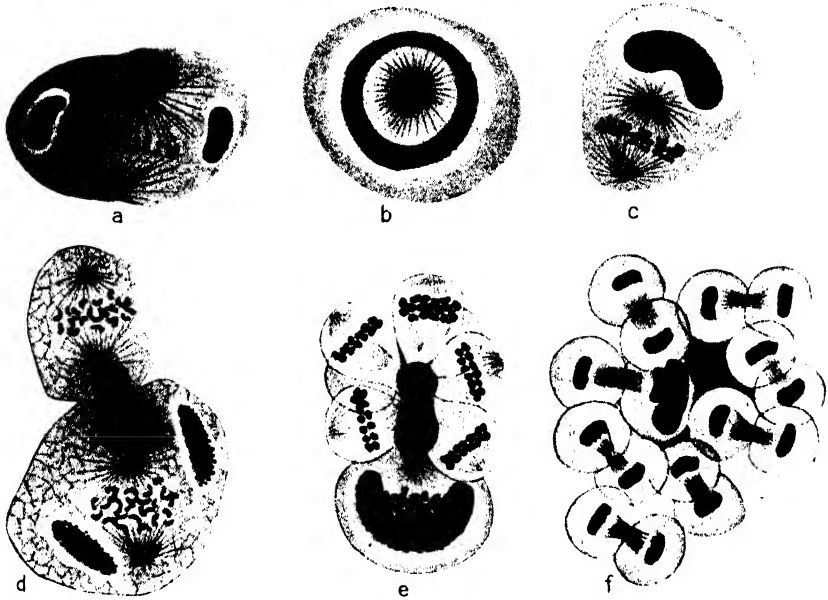


Fig. 234.

Dytiscus marginalis L. (a, b, d) und *Colymbetes fuscus* L. (c, e, f.) a—c erste, d zweite, e und f vierte Differenzierungsteilung. In a und b ist die „Chromatinmasse“ ringförmig entwickelt, a Seitenansicht, b Polansicht der ersten Mitose. (Nach Günthert 1910.)

stark färbbaren Körnern und unterscheidet sich deswegen deutlich von der Masse der eigentlichen Chromosome, die homogen verdichtet sind.

In den nun folgenden Differenzierungsmitosen spielt der Chromatinring offenbar eine passive Rolle. Er umgibt die Kernspindel in der Ebene ihres Äquators (Fig. 234 a, b), wird aber bei beginnender Anaphase nach dem einen der beiden Pole gedrängt und tritt somit nur in die eine der beiden Tochterzellen ein, nämlich in diejenige, die den Spindelrestkörper enthält. Bei der Rekonstitution des Kernes wird der Chromatinring in das Kerninnere aufgenommen und füllt hier in Form einer etwas stärker verdichteten Kappe dessen Raum etwa zur Hälfte an. Die mit dem Chromatinring ausgestattete Zelle ist die größere von beiden, sie ist die Eizelle, die kleinere ist die Nährzelle. Diese Differenzierungsteilung wiederholt sich noch dreimal. Die „Chromatinmasse“ formt dann immer wieder den außerhalb der Spindel gelegenen Ring (Fig. 234 d, e), in den Ruhekernen verdichtet sie sich immer mehr, bleibt aber meist noch vakuolisiert. Gleichzeitig mit

dem Oogonium teilen sich auch die Nährzellen wieder (Fig. 234 d—f), so daß schließlich 15 Nährzellen neben der Oocyte entstehen. Dabei findet keine vollständige Trennung der Zellen statt, da alle durch den Spindelrest mit der Mutterzelle verbunden sind (Fig. 234d, e). Die zunächst noch unregelmäßig gelegenen Nährzellen ordnen sich bald zu einer „Nährzellenrosette“ am vorderen Pol der Oocyte an (Fig. 235). Das Schema Fig. 231 soll die Differenzierungsteilungen bei den Dytisciden übersichtlich zusammengefaßt darstellen.

Die Natur des Chromatinringes ist nicht einwandfrei erklärt. Am besten dürfte er zu den Keimbahnkörpern gezählt werden, und zwar zu den infolge einer Chromatindiminution entstandenen. Frederikse (1922) hat ihn mikrochemisch untersucht und findet, daß er dieselben Reaktionen zeigt wie das Kernchromatin. Er hält ihn — aber unter



Fig. 235.

Dytiscus marginalis L. Nährzellenrosette mit Oocyte.
(Nach Günthert 1910.)

Ablehnung der Diminutions-theorie — für „Trophochromatin“. — Eine der chromatischen Masse wohl homologe Ansammlung von Körnchen fand Kern (1912) in den Oogonien von *Carabus*.

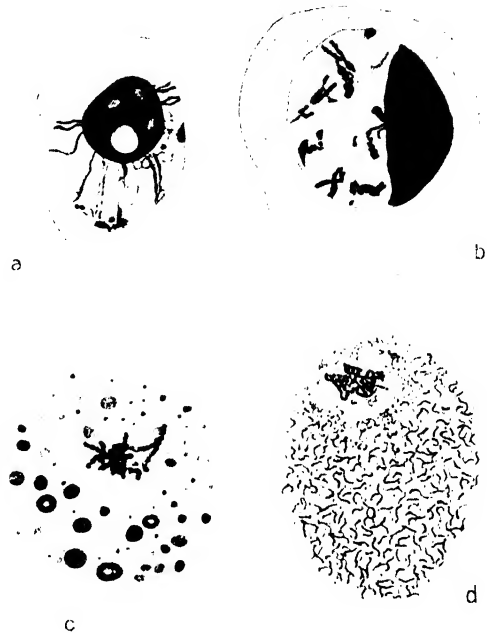


Fig. 236.

Dytiscus marginalis L. Oocytenkerne.
a Pachytän, b Diplotän, c Auflösung der chromatischen Masse in „Nucleolen“, d Keimbläschen mit Chromosomenknäuel und Faden-netz. (Nach Debaisieux 1909.)

d) Die Oocyte im Wachstumsstadium.

Nach dem völligen Zusammenschluß der Nährzellen wird die Eizelle in der Eiröhre weiter nach hinten gedrängt und beginnt zu wachsen. Sie macht vorher bei *Dytiscus*, wie Debaisieux mitteilt, eine „synaptische“ Periode durch. In dem Kern erscheinen einzelne Chromatinfäden, die zu einer Art von Bukett angeordnet sind, dessen Mitte die chromatische Masse bildet (Fig. 236a). Vermutlich liegt hier das Pachytänstadium vor, die Fäden sind längsgespalten. Später läßt sich das Diplotänstadium erkennen (Fig. 236b). Die chromatische Masse verdichtet sich unterdessen zu einer sehr kompakten Kalotte

an der Kernmembran, und die diplotänen Chromatinfäden versammeln sich in der Mitte des Kernes, wo sie einen knäuelartigen Haufen bilden (Fig. 236c). Während des nun beginnenden Eiwachstums wird die Form des Chromosomenknäuels nicht wesentlich verändert, doch wandert er allmählich an die eine Seite des Keimbläschens, wo er, von einem helleren Hof umgeben, noch in recht großen Eiern gefunden werden kann. Die chromatische Masse vakuolisiert sich wieder und zerteilt sich in immer kleinere nukleolenartige Stücke (Fig. 236c). Schließlich entwickelt sich aus ihr ein gröberes Netzwerk von kurzen Fäden, das allmählich den ganzen Kern völlig anfüllt (Fig. 236d).

e) Die Funktion der Nährzellen.

Bei den Dytisciden läßt sich die Funktion der Nährzellen sehr klar aus den morphologischen Verhältnissen erschließen, wobei ihre verhältnismäßig geringe Zahl ein weiteres günstiges Moment bildet. Erheblich größer ist übrigens die Zahl der Nährzellen bei den Caraben, hier fand Kern (1912) bei *Carabus violaceus* L. 127 Nährzellen.

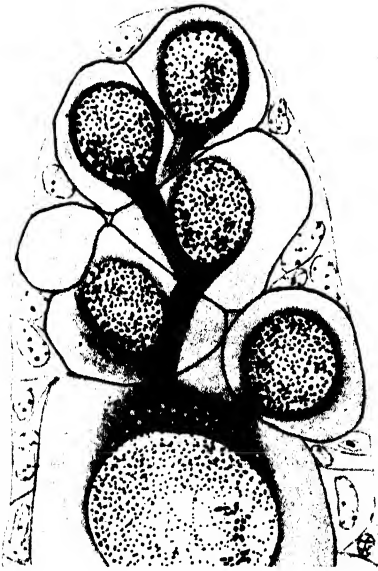


Fig. 237.

Dytiscus marginalis L. Nährzellen und ein Teil der Oocyte. Körnchenstraßen von den Nährzellen zur Oocyte. (Nach Günthert 1910.)

Die vier unmittelbar an die Oocyte angrenzenden Nährzellen stehen mit dieser durch eine Plasmabrücke, d. h. eine von einem Ring umschlossene Öffnung in der Zellmembran in Verbindung (Fig. 237). Nach Günthert sind diese Plasmakommunikationen aus den Spindelrestkörpern entstanden. Durch ebensolche Brücken sind die Nährzellen unter sich verbunden (Fig. 237). Das Chromatin der Nährzellen erfährt eine zunehmende Vermehrung, indem es in viele tetradenähnliche Körper zerfällt, von denen sich jeder nach Trennung der Partner wieder weiter in vier Körner zerteilt. So füllt sich der Kern mit außerordentlich vielen Chromatinkörnchen.

Es beginnt nunmehr eine lebhaft sekretorische Tätigkeit der Nährzellen. Ihre Kerne sind von dunkleren, aus vielen feinen Körnern bestehenden Höfen umgeben, von denen sich breite, körnige Bänder durch die Plasmabrücken hindurch nach der Eizelle ziehen (Fig. 237). Die Körnchenstraßen aus den weiter oben gelegenen Zellen durchziehen die näher an dem Ei gelegenen Nährzellen. Nusbaum-Hilarowicz (1917) erkannte diese in sehr großer Menge auftretenden Körnchen als Mitochondrien. Ein Übertritt von Chromidien aus den Nährzellenkernen, wie er von Günthert angenommen wurde, findet nach Nusbaum-Hilarowicz nicht statt. Jedenfalls trägt dieser Mitochondrienstrom sehr erheblich zu dem Wachstum des Eies bei, aber auch in dem Ooplasma findet eine Neubildung von Mitochondrien in der Nähe des Kernes statt. — Die Angaben von Korschelt (1891), daß auch von dem nach dem Ovidukt zu gelegenen Pol des Eies eine Körnchenströ-

mung zum Kern hin stattfinde, konnten weder Günthert noch Nusbäum-Hilarowicz bestätigen, ebensowenig fanden sie die von Korschelt beschriebenen pseudopodienartigen Fortsätze, die von dem Kern aus dem auch von Korschelt beobachteten oberen Körnchenstrom entgegengestreckt sein sollen; vielmehr meint Günthert, daß diese „Pseudopodien“ als Artefakte anzusehen sind, da sie nur bei mechanischer oder chemischer Reizung der Eiröhren in vitro auftreten.

f) Die Eibildung der Polyphaga.

Die Eibildung bei den polyphagen Käfern geht im ganzen ebenso vor sich wie bei den heteropteren Hemipteren. Die in der Endkammer angehäuften Nährzellen treten durch die Dotterstränge unter Ausbildung eines protoplasmatischen Raumes mit den Eizellen in Verbindung (Korschelt 1886, Gross 1903, Wieman 1910). Bei *Melolontha vulgaris* L. allerdings kommt es in der Regel nicht zur Ausbildung des protoplasmatischen Raumes und der Nährstränge, sondern hier werden, wie Mollison (1904) eingehend beschrieben hat, die Oocyten durch das sie umgebende Follikelepithel ernährt. Die Epithelzellen senden dabei pseudopodienartige Fortsätze in die Randpartie des Eies hinein und sondern einen Nährsubstanzhof um das Ei ab. In ähnlicher Weise geschieht nach Mollison auch die Ernährung des Eies bei *Geotrupes vulgaris*. Auf eine stärkere ernährende Tätigkeit des Follikelepithels deutet ebenso die bei *Rhizotrogus solstitialis* L. von Rabes (1900) beschriebene tiefe Einfaltung desselben in das Ei plasma.

VII. Die Eibildung bei den sonstigen Gruppen.

1. Apterygogenea.

Wie A. Handlirsch an anderer Stelle dieses Handbuches nachweist (Bd. III, Seite 360—362), „ist es noch nicht vollkommen erwiesen, daß alle jene Formen, welche man gegenwärtig als Apterygogenea, also ursprünglich ungeflügelte Insekten zusammenfaßt, wirklich eine einheitliche Insektengruppe bilden . . .“ Dieser Mangel an Einheitlichkeit kommt auch in den Verschiedenheiten der Struktur der Eiröhren und in dem ungleichartigen Verlauf der Eibildung bei den vier Ordnungen der Apterygogenea zum Ausdruck.

Die Thysanuren haben panoistische Ovarien, die nach Grassi (1884, 1885) metamer angeordnet sind; bei *Lepisma* sind sie jedenfalls in den erwachsenen Tieren büschelförmig (Gross 1903). Die Eibildung verläuft nicht wesentlich anders als in den panoistischen Eiröhren der Odonaten, Orthopteren usw. (vgl. Grassi 1884, 1885, Heymons 1897, Lécaillon 1900, 1901, Gross 1903).

Die Ovariolen der Entotrophi sind teils panoistisch, wie bei *Japyx*, teils polytroph, wie bei *Campodea* (Lécaillon 1900, 1901). Bei *Campodea* ist die Endkammer von der Eiröhre durch eine aus abgeplatteten, quergestellten Zellen zusammengesetzte Zwischenschicht getrennt, die bei der Entstehung des Follikelepithels beteiligt sind. Die Nährfächer enthalten je zwölf Nährzellen (Grassi 1885, Lécaillon 1900, 1901).

Die Ovarien der Collembolen weichen am meisten von denen der übrigen Insekten ab, hier sind auch die Bauverhältnisse noch am wenig-

sten geklärt. Besonders bemerkenswert ist einerseits die ventrale Lage der beiden schlauchförmigen Ovarien, andererseits die Anordnung der „Keimzone“, die nicht am vorderen Ende, sondern weit hinten an der Seite oder in der Mitte der Eiröhre angetroffen wird. Die Keimzellen bleiben in der Mitte des Ovars, vermehren sich mitotisch und durchlaufen später ein „synaptisches“ Stadium. Sie sind jede von etwa zehn Nährzellen begleitet. An der Dotterbildung sollen sich nach Lécaillon (1901) auch die Mesodermzellen beteiligen, die zuerst die Wand der Eiröhren bilden, später aber zu einem die Eier und die Nährzellen umschließenden Netz auswachsen. Die Eizellen sind amöboid und können die „Dotterzellen“ umfassen. Das Keimbläschen bleibt sehr klein und wird schließlich bei *Anurida* und *Podura* unsichtbar (Claypole 1898, de Winter 1913). — Da die meisten Untersuchungen (vgl. auch Prowazek 1900, Willem 1900) schon recht lange Zeit zurückliegen, wären hier erneute Untersuchungen wohl am Platze.

2. Odonata.

Die Eibildung der Odonaten geht in panoistischen Eiröhren vor sich und weicht nur in wenigen Punkten von der Oogenese der Orthopteren ab (vgl. Gross 1903, McGill 1906, Hogben 1921a, 1921b).

Der Endfaden ist von der Endkammer deutlich durch quergestellte Zellen getrennt. Die Vermehrung der Oogonien geschieht in den Larven und scheint bei deren beträchtlicher Lebensdauer sehr langsam fortzuschreiten (Hogben 1921b). Oocyten der ersten Wachstumsperiode findet man am besten in den zweijährigen Nymphen, die Dotterbildung dagegen erst in den dreijährigen Nymphen von *Libellula depressa* L., kurz vor dem Ausschlüpfen der Imago (Hogben).

In den Oocyten von *Libellula* ist das Schleifenbukett besonders schön ausgebildet. Es ähnelt nach Hogben dem Bukett der Spermiocyten in hohem Maße, nur daß sich in den Spermiocyten das Monosom als dichter, keulenförmiger Stab deutlich hervorhebt, während sich die beiden X-Chromosome der Oocyten genau so wie die Autosome in feinkörnige Leptotänfäden umwandeln. Außerdem ist in den Oocyten noch ein dunkel gefärbter Nucleolus vorhanden. Beim Übergang zum Pachytänstadium ist die parallele Konjugation der Fäden deutlich erkennbar. Im Diplotänstadium füllen die nunmehr in haploider Zahl vorhandenen Chromosomfäden den Kern fast völlig aus. Dann kontrahieren sie sich und wandeln sich in kreuzförmige, längs- und quergespaltene Tetraden um, die im Kern zerstreut liegen. Bis hierher weicht die Entwicklung der Oocytenkerne von denjenigen der Spermiocytenkerne in keiner Weise ab. Die kreuzförmigen Tetraden vergrößern sich jedoch jetzt und unterliegen dem körnigen Zerfall, der zu der Bildung des oxychromatischen Chromatins führt.

Nachdem sich das Chromatin diffus verteilt hat, schwillt in der zweiten Wachstumsperiode der bis dahin kaum veränderte Nucleolus erheblich an. In seinem Innern entstehen nach Hogben (1921b) größere Vakuolen, die sich nach und nach dunkler färben, aus dem Nucleolus in den Kernsaft und aus dem Kern in das Ooplasma übertreten, wo sie in kleine Kügelchen zerfallen. Diese Kügelchen bilden den ersten Dotter. — Der von McGill beschriebene „Dotterkern“ besteht nach Hogben aus einer Ansammlung von Mitochondrien.

3. Perlariae.

Bei *Nemura* und *Perla* bilden die beiden Ovarien zusammen ein unpaares hufeisenförmiges Organ (Gross 1903, Schoenemund 1912, Junker 1923), an dem jederseits eine größere Anzahl von Eiröhren sitzt. Bei *Perla marginata* Panzer treten nach Junker auch an dem Hoden ein Paar von Ovariolen auf, wo sie dicht an der Mitte des ebenfalls hufeisenförmigen Organs sitzen; in ihnen geht eine regelrechte Eibildung vor sich.

Die Ovariolen der genannten Perlariae sind panoistisch, die Eibildung weicht nicht wesentlich von den bei anderen Insekten untersuchten Vorgängen ab. In den Oocyten sind Leptotänstadium, Schleifenbukett und parallele Konjugation der Chromosome sehr deutlich, und zwar sowohl im Weibchenovar wie im Männchenovar von *Perla marginata* Panzer. Während des zweiten Wachstumsstadiums findet nach Junker und nach Nakahara (1918) in den Eiern des Weibchenovars von *Perla* ein Austritt von großen kugeligen Gebilden aus dem Keimbläschen in das Ooplasma statt. — Im Männchenovar von *Perla* beginnt die Eibildung ebenso wie im Weibchenovar und verläuft bis zur Bukettbildung und zur Parasyndese der Chromosome vollständig wie dort. Im zweiten Wachstumsstadium erreichen die Männcheneier aber nie die Größe der normalen Weibcheneier, sondern gehen zugrunde. Bei dieser Degeneration treten in ihren Kernen eigentümliche Bilder auf, die wie abnorme Reifungsteilungen mit Tetrastern usw. aussehen (Junker).

Recht bemerkenswert sind die Chromosomenverhältnisse von *Perla marginata* Panzer. Die Spermiogonien besitzen 22 Chromosome und unter diesen zwei ungleich große Heterochromosome x und x' (vgl. oben Seite 1018). Die Oogonien des Weibchenovars besitzen 24 Chromosome, die Heterochromosome x und x' sind jedes doppelt vorhanden. Die Oogonien des Männchenovars weisen aber wieder 22 Chromosome auf, die beiden ungleich großen Heterochromosome sind nur einfach vorhanden. Während der Parasyndese der leptotänen Schleifen bleiben in den Männchenoocyten zwei ungleich große Fäden ungepaart, die auch noch während des weiteren Wachstums isoliert liegen, bis sie sich auflockern. Diese ungepaarten Fäden können nur die Heterochromosome sein (Junker).

Auch in den Hodenfollikeln von *Perla marginata* Panzer können Eier auftreten, und zwar einzeln oder in Cysten. Ihre Chromosomenzahl ist die der Männchen. Sie degenerieren im Pachytänstadium oder gleich nach dessen Beendigung.

4. Dermaptera.

Die Ovariolen von *Forficula* sind polytroph, bringen aber nur je ein Ei zur Ausbildung (Brauns 1912), obwohl mehrere angelegt werden. Die Nährkammer des Eies wird von einer einzigen Nährzelle erfüllt (Korschelt 1891). Dieselbe Struktur besitzen auch die Ovariolen von *Hemimerus talpoides* Walk. (Heymons 1912).

Die Vermehrungsteilungen der aus den Urgeschlechtszellen hervorgehenden Oogonien treten bei *Forficula* nach Heymons (1895) und Brauns schon während der frühen embryonalen Entwicklung auf, so daß die Endkammern der jungen Larvenovarien nach der Auffassung von Brauns bereits Oocyten enthalten. Jedenfalls kommen in den Larven

keine Oogonienteilungen mehr vor. Die einzige von Brauns beschriebene Zellteilung der Geschlechtszellen ist die zu der Differenzierung der Nährzelle führende Mitose, die der Autor als „Oocyntenteilung“ ansieht, da in ihr die Chromosome in haploider Zahl auftreten. Diese Beobachtung ist bisher nicht weiter bestätigt worden. Sie steht in einem noch nicht erklärbaren Gegensatz zu den sonstigen Mitteilungen, nach welchen die Differenzierung der Nährzellen durch Teilung der Oogonien vor sich geht. -- Die beiden aus der „Oocyntenteilung“ hervorgehenden Zellen sind einander zunächst vollkommen gleich. Die Nährzelle zeichnet sich durch das Auftreten eines chromatischen Fadenknäuels im Kern aus. Ihr Kern wächst dann und nimmt eine stark gelappte und verzweigte Form an. Sein Chromatin zerteilt sich sehr stark, es zerfällt in sehr viele Bruchstücke, von denen jedes aus vier Körnchen besteht. Die Körnchen wachsen ein wenig, zerfallen wieder jedes in vier Teile usf., bis der Kern ganz und gar von einer feinkörnigen Chromatinmasse angefüllt ist. Die Nährzellenkerne und das Keimbläschen sollen Chromatin nach außen abgeben (Brauns).

5. Blattaeformiae.

α) Die Eibildung der Blattariae verläuft in den panoistischen Ovariolen ebenso wie bei den Orthopteren.

β) Von den übrigen Gruppen der Überordnung sind bisher nur die Mallophagen und Pediculiden in bezug auf ihre Eibildung untersucht worden (Gross 1905). Die Ovarien sind büschelförmig und bestehen aus jederseits fünf polytrophen Eiröhren. Die peritoneale Hülle fehlt, dafür ist die Tunica propria sehr stark. Die Endfäden zeichnen sich durch beträchtliche Länge aus, bei *Haematopinus* degenerieren sie in den erwachsenen Weibchen. — Bei *Nirmus* spec. und den anderen Pediculiden gehen die fünf Nährzellen und die Oocyte aus derselben Mutterzelle hervor. Die Mallophagen besitzen 3—5 Nährzellen. Die Kerne der Nährzellen sind unregelmäßig gebuchtet und durchlöchert. Am Hinterende der Endkammer liegt eine Zone von quergestellten Epithelzellen, aus denen das Follikelepithel der Eier hervorgeht. Die Reste der Nährkammern degenerieren schließlich im Follikelepithel.

Am hinteren Ende der Eier von *Haematopinus*, *Pediculus*, *Nirmus* und *Trichodectes* befindet sich das sogenannte Eistigma, eine gefaltete, von feinen Poren durchsetzte Chitinbildung, die durch einen besonderen Zellpfropf der Follikelzellen geliefert wird.

6. Strepsiptera.

Die Untersuchungen von Brues (1903) und Hughes-Schrader (1924) derselben *Xenos peckii* Kirby oder *Acroschismus Wheeleri* Pierce genannten Species geben ein höchst rätselvolles Bild von der Oogenese der Strepsipteren. In den beiden einzigen Eiröhren, aus denen das Ovar besteht, befinden sich alle Eier auf demselben Entwicklungszustand. Die jüngsten Stadien der Eibildung finden sich in kugeligen Zellhaufen, die aus radiär angeordneten, konischen Zellen bestehen und von Brues und Hughes-Schrader als die „primitiven Eier“ bezeichnet werden. Jeder kugelförmige Haufen ist von einem Epithel umhüllt. Es ist unbekannt, ob alle konischen Zellen als Urgeschlechtszellen oder als Oogonien anzusehen sind und wie sich die Oogonien vermehren. Später liegen zwei- bis dreimal soviel junge Eier dort,

wo sich vorher die primitiven Eier in dem Ovarialstrang befanden. Jedes Ei trägt an dem einen Pol eine große Gruppe von kleinen „Nährzellen“ und an dem andern eine Kappe von einigen radiär angeordneten Zellen, die vermutlich den Rest der konischen Zellen der primitiven Eier darstellen. Sowohl die Nährzellen wie die Zellen der Polkappe sind nach Hughes-Schrader an der Dotterbildung beteiligt; beide degenerieren zum Schluß. — Die Entwicklung des Eikerns ist unbekannt.

7. Planipennia.

α) Megaloptera. Die Ovarien von *Sialis fuliginosa* P. sind telotroph. Der protoplasmatische Raum der Endkammer fällt durch seine besondere Größe auf, die Nährzellen liegen vorwiegend in der Achse der Nährkammer. Das fertige Ei trägt an seinem Vorderende einen eigentümlichen Mikropylenaufsatz, der durch einen besonderen sackförmigen Anhang des Follikelepithels abgeschieden wird (Gross 1903).

β) Neuroptera. Die Ovarien von *Chrysopa* besitzen polytrophe Ovariolen. Die Oogonien vermehren sich noch während des Imago-Lebens. Jede Oocyte trägt eine aus fünf Nährzellen bestehende Nährkammer. Die junge Oocyte ist anfangs nur durch ihren helleren Kern von den Nährzellen unterschieden, wächst aber bald bedeutend stärker als jene. Auf dem Vorderende des fertigen Eies befindet sich ein besonderer, vom Exochorion gebildeter Mikropylapparat (Gross 1903).

8. Panorpatæ.

Die polytrophen Eiröhren von *Panorpa communis* L. haben, wie aus den Angaben von Gross (1903) hervorgeht, manche Ähnlichkeit mit denen der Bienen. Der lange Endfaden geht ohne Grenze in die sich allmählich verbreiternde Endkammer über. Im vorderen Teil der Endkammer finden sich häufig Mitosen der „Keimkerne“. Hinter dieser Zone der Vermehrungsteilungen sind die Kerne mit gewundenen Fäden gefüllt, machen also die „Synapsis“ durch. Noch weiter hinten differenzieren sich die Kerne; einige von ihnen behalten vorläufig ihren Fadenknäuel, die Mehrzahl jedoch füllt sich mit dunkel gefärbten Chromatinbrocken. Die erstgenannten wandeln sich in die hellgefärbten Keimbläschen um, die letztgenannten in die Nährzellenkerne. Von der Wand der Endkammer her wandern dann die Epithelzellen ein und umgeben je ein Ei und drei Nährzellen mit dem Follikelepithel. Das Plasma der Nährzellen setzt sich eine Zeitlang unmittelbar in das Ooplasma fort. Die Nährzellenkerne buchten sich vielfach ein und aus, sie sind häufig schüsselförmig. Im Plasma der Nährzellen bilden sich, abweichend von den Verhältnissen bei anderen Insekten, bereits die eosinophilen Dotterschollen aus, die später in das Ei gelangen (Gross 1903).

9. Trichoptera.

Die Eiröhren sind polytroph. Vermehrungsteilungen findet man nur in den jüngsten Larven. Nährzellen und Eizellen gleichen sich zuerst und durchlaufen das Leptotän-, Bukett- und Pachytänstadium. Die gepaarten Chromosome der Nährzellenkerne wandeln sich regelmäßig in Tetraden um, die dann in zahlreiche Chromatinbrocken zerfallen. In den Oocytenkernen werden auch oft erst Tetraden gebildet, ehe die Umwandlung in oxychromatisches Chromatin eintritt. Der Nukleolus der Nährzellen ist zuerst nur schwach färbbar, in älteren

Puppen färbt er sich stark und zerfällt in eine große Zahl von Stücken. Der Nukleolus der Keimbläschen bleibt stets schwach färbbar (Marshall 1907).

10. Suctoria.

Der Hundefloh, *Ceratopsyllus canis* Dugès, hat panoistische Eiröhren (Landois 1867, Gross 1903). Die Eibildung verläuft typisch.

Dritter Abschnitt:

Die Befruchtung.

Die Insekteneier eignen sich wegen ihrer harten Schale und wegen ihres Dotterreichtums nicht besonders gut zur Untersuchung des Befruchtungsvorgangs; künstliche Befruchtung ist daher an ihnen noch nicht beschrieben worden. In den wesentlichen Zügen verläuft die Befruchtung bei allen Insekten gleichartig, so daß hier eine Trennung der Darstellung nach den Ordnungen nicht erforderlich ist.

Mit der Befruchtung steht bei den Insekten die Reifung der Eier in engster Beziehung, denn die Reifungsteilungen beginnen erst abzulaufen, nachdem die Samenfäden in das Ei eingedrungen sind, so daß die Wandelung des Spermakopfes in den männlichen Vorkern sich gleichzeitig mit der Entstehung des weiblichen Vorkerns abspielt. Auch die Reifungsteilungen der befruchteten Eier gehen überall recht gleichartig vor sich.

Bei vielen Insekten tritt Parthenogenese auf. Da die Reifung der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier gewisse Abweichungen von der normalen Reifung zeigen, muß sie in einem besonderen Abschnitt gewürdigt werden.

a) Die normale Reifung und Befruchtung der befruchtungsbedürftigen Eier¹⁾.

1. Das Eindringen der Samenfäden.

Die Imprägnation der Eier mit den Spermatozoen erfolgt in dem Ovidukt, indem die Eier bei der Ablage an dem Ausführungsgang des Receptaculum seminis vorbeigleiten, oder sie geschieht in der als Uterus bezeichneten distalen Erweiterung des Ovidukts.

Die äußeren Vorgänge der Befruchtung entziehen sich meist der Beobachtung. Nur bei *Drosophila* sind sie von Nonidez (1920) ausführlich geschildert worden. Bei dieser Fliege gleitet das Ei sehr schnell durch den Eileiter, der fortgesetzt rhythmische Kontraktionen

¹⁾ An dieser Stelle sei zur Ergänzung der in den drei Abschnitten dieses Kapitels behandelten Samenreifung, Eireifung und Befruchtung auf die abweichenden Vorgänge bei den Mischlingen (vgl. Federley, 1913 bis 1923, Seiler, 1917 bis 1925), bei Intersexen (vgl. Goldschmidt 1920, Goldschmidt-Saguchi 1922, Goldschmidt-Pariser 1923, Goldschmidt 1927) und auf die Erscheinungen der „Nicht-Trennung der Chromosome“ (Non-disjunction, vgl. Bridges 1916, Morgan, Bridges, Sturtevant 1926) hingewiesen. Die Behandlung dieser Abweichungen mußte aus Gründen der Raumerparnis unterbleiben.

ausführt. Wegen der Lage der Mikropyle kann die Imprägnation nicht im Eileiter stattfinden (Fig. 238), denn das hindurchgleitende Ei drängt die Samenfäden beiseite. Das Ei füllt den Uterus vollständig aus und die beiden an seinem Vorderende befindlichen Anhänge versperren für die Spermien den Weg in den Ovidukt. Am vorderen Ende des Uterus bleibt aber ein kleiner Zwischenraum frei, in den gerade das ventrale Receptaculum seminis einmündet (Fig. 238 f). In diesen „Befruchtungsraum“ ragt die Mikropyle des Eies hinein, so daß sie gegen die Mündung des Receptaculums gerichtet ist. — Außer dem Receptaculum seminis haben sich nach der Begattung auch die Spermatheken (Fig. 238 s) mit Samen-

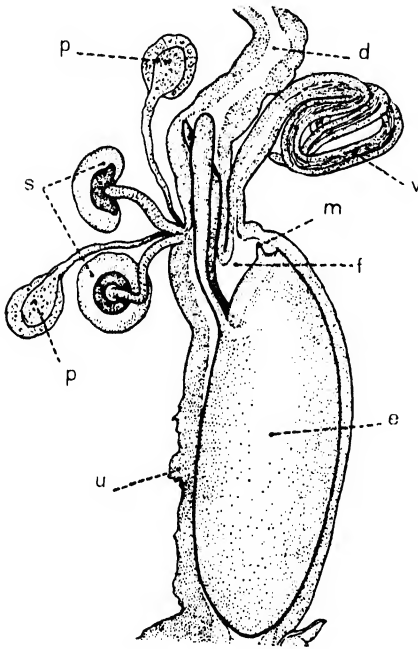


Fig. 238.

Drosophila melanogaster Meig. Längsschnitt durch den mit einem Ei gefüllten Uterus. *d* Ovidukt, *v* ventrales Receptaculum seminis, *m* Mikropyle, *f* Befruchtungsraum, *e* Ei, *p* Parovarien, *s* Spermatheken, *u* Uterus.
(Nach Nonidez 1920.)

theken (Fig. 238 s) mit Samenfäden gefüllt, ihr Inhalt dient wahrscheinlich als Reserve. Die außerdem noch vorhandenen Parovarien liefern nach Nonidez vermutlich eine zur Aktivierung der Spermien dienende Flüssigkeit (Fig. 238 p). — Das Eindringen der Spermien in das Ei konnte auch hier nicht unmittelbar beobachtet werden, da das Vorderende des Uterus nicht durchsichtig genug ist.

Die Mikropyle des Eies befindet sich bei *Drosophila* in einem Kegel des Chorions am vorderen Eipol. Der Mikropylkanal endet nicht unmittelbar unter der Spitze des Kegels, sondern läuft noch etwas seitwärts nach hinten (Fig. 239). Bei *Pyrrhocoris* biegt der Kanal eines jeden der 4—5 Mikropylkegel unter dem Chorion in tangentialer Richtung ab (Henking 1892). In den Mikropylkegel hinein ragt bei *Drosophila* ein Protoplasmafortsatz (Fig. 239 p), der vielleicht einen dauernd vorhandenen Empfängnishügel darstellt.

Im Augenblick der Ablage sind die Eier also schon befruchtet. Die Wanderungen und Umwandlungen der Samenfäden sowie die Reifungsteilungen des Eies spielen sich außerhalb des mütterlichen Körpers ab.

Polyspermie. Nach den übereinstimmenden Berichten fast aller Beobachter dringen bei den Insekten normal mehrere bis viele Samenfäden in ein Ei ein. Blochmann (1887) fand in den Wintereiern von *Aphis aceris* L. 1—3; Henking (1892) in den Eiern von *Pyrrhocoris apterus* L. und von *Agelastica alni* L. 7 Spermien; Blochmann (1889) und Petrunkewitsch (1901) stellten die Polyspermie der Arbeiterinnen-eier bei der Honigbiene fest, nach Nachtsheim (1913) dringen in der Regel 3—7, höchstens 10 Spermien in das Bienenei ein; Seiler (1917)

fand in den Eiern von *Phragmatobia* und *Orgyia* gewöhnlich nur einen Samenfaden, häufig zwei, selten drei. Bei *Lymantria* sind es sehr häufig drei. Huettner (1924) konnte unter 300 Eiern von *Drosophila melanogaster* Meig. nur 9 monosperm befruchtete zählen, in einzelnen Fällen sah er mehr als 30 Samenfäden in einem Ei. Neue Spermien treten in das Ei von *Drosophila* noch ein, wenn die ersten bereits ein Drittel des Dotters durchquert haben. — Eine Ausnahme von der allgemein verbreiteten Polyspermie der Insekten machen die parasitisch sich entwickelnden Hymenopteren, denn Patterson (1917) und Silvestri (1915, 1916) fanden in den befruchteten Eiern stets nur einen einzigen Samenfaden.

Die Polyspermie der Insekteneier ist zweifellos ein normaler, physiologischer Vorgang, wie schon Henking (1892) durch die

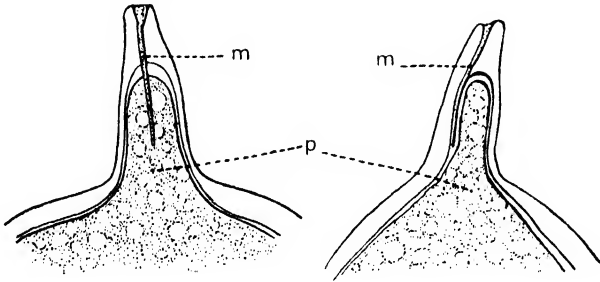


Fig. 239.

Drosophila melanogaster Meig., ventrale und seitliche Ansicht des Mikropylkegels.
m Mikropyle, p Protoplasmafortsatz des Eies. (Nach Nonidez 1920.)

statistische Auswertung seiner Züchtungsversuche mit Eiern von *Pyrrhocoris* bewiesen hat. Die cytologischen Untersuchungen zeigen, daß die Vorgänge der Reifung, der Kernkopulation und der Furchung in keiner Weise durch die Anwesenheit von mehreren bis vielen Samenfäden gestört werden. Die überzähligen Spermien sinken, jeder Faden von einer Plasmainsel umgeben, in die Dottermasse ein, manche gelangen allerdings nicht aus dem Randplasma heraus. Das weitere Verhalten der Spermien ist verschieden, selbst in den Eiern derselben Spezies (Henking, Huettner). Einige gehen ohne weitere Entwicklung zugrunde, während andere sich zu regelrechten Vorkernen mit deutlichen Chromosomen umbilden, einzelne liefern sogar Mitosen, die dann allmählich degenerieren (*Drosophila* nach Huettner). Seiler sah bei den Lepidopteren immer nur einen Spermienkopf in den Vorkern sich umwandeln.

Zur Kopulation mit dem weiblichen Vorkern gelangt aber stets nur ein einziger männlicher Vorkern, und zwar derjenige, der sich am ersten dem Eikern nähert. Nachtsheim (1913) und Seiler (1914) vermuten, daß sich die männlichen Vorkerne abstoßen, wie Rückert bei den ebenfalls polyspermen Selachiereiern glaubhaft machen konnte.

2. Die Bildung der Richtungskörper und die Befruchtung.

Die Reifungsteilungen beginnen erst, nachdem die Samenfäden in das Ei eingedrungen sind, aber das Ei erwartet die

Imprägnation in einem Zustande der weitgehenden Vorbereitung. Denn das Keimbläschen des Ovarialeies hat sich schon vorher verkleinert und ist an den Rand des Dotters gewandert, sein Chromatin sammelt sich dabei zu Chromosomen. In dem Ei, das für die Imprägnation fertig vorbereitet ist, liegt bereits die erste Reifungsspindel im Zustand der Prophase oder der Metaphase in einem Plasmahof, der sich im vorderen Teil des Eies, meist auf dessen dorsaler Seite, befindet. Bei verschiedenen Schlupf- und Gallwespen differenzieren sich die Chromosome sogar schon während der zweiten Wachstumsperiode der Eier, verschmelzen aber dann wieder zu einem kompakten Chromatinklumpen (vgl. Seite 1064).

Die Reifungsspindeln entbehren der Polstrahlung. Sie können jedoch mit Centriolen ausgestattet sein, z. B. bei *Miastor* nach Kahle (1908) und bei *Drosophila*, wo Huettner die Centriole abbildet, aber nicht erwähnt; meist jedoch fehlen die Centriole (Doncaster 1906 bei Tenthrediniden, Schleip 1908 bei *Formica*, Nachtsheim 1913 bei *Apis*, Seiler 1914 bei Lepidopteren).

Sobald die Samenfäden in das Ei eindringen, setzt sich die erste Reifungsspindel in Bewegung und geht in die Anaphase über (Fig. 240a). Wenn sie die Telophase erreicht hat, ist bei *Drosophila* ein Samenfaden in ihrer Nähe angelangt und verbleibt hier bis zur Kernkopulation (Fig. 240 b). In anderen Fällen, wie sie von Henking (1892), Seiler (1914) u. a. m. beschrieben worden sind, wandert der weibliche Vorkern nach der zweiten Reifungsteilung dem männlichen Vorkern entgegen.

Die erste Richtungsspindel liegt oft senkrecht zur Oberfläche des Eies, oft aber auch schräg oder parallel zu ihr. Nach Huettner zielen die Achsen der Reifungsspindeln stets auf den Kopf des in ihrer Nähe liegenden Samenfadens. Zu einer völligen Telophase mit Verklumpung und nachfolgender Auflösung der Chromosome kommt es nicht. Sondern die erste Reifungsspindel geht ohne Ruhestadium in die zweite über, bei Tenthrediniden sogar schon unmittelbar nach der Anaphase (Doncaster 1906).

Zu dieser Zeit löst sich bei *Drosophila* der Kopf des Samenfadens von dem Schwanz los, das Centriol wird zwischen Kopf und Schwanz deutlich sichtbar und erzeugt eine ausgezeichnete Strahlung (Fig. 240 c). Sehr bald verdoppelt sich das Centriol und der Spermienkopf beginnt anzuschwellen. Bei den Lepidopteren ist die Strahlung sehr schwach und das Centriol sehr klein. Die Auflockerung des Kopfes ist von eigenartigen spiraligen Verdrehungen und Krümmungen seiner Chromatinmasse begleitet. Schließlich vergrößert sich der Kopf unter Flüssigkeitsaufnahme zu einem runden Bläschen, dessen Inhalt vorübergehend, meist während oder nach der zweiten Richtungskörperbildung, oxychromatisch wird. Bei *Icerya purchasi* Mask. formt sich das Chromatin des Spermienkopfes schon während der Metaphase der ersten Reifungsteilung nach vorübergehender Anschwellung in die haploiden Chromosome um, deren Zahl hier 2 beträgt.

Die Spindel der zweiten Reifungsteilung geht unterdessen in die Ana- und Telophase über und liefert somit einerseits den weiblichen Vorkern, welcher nach dem Innern des Eies zu liegt, und den zweiten Richtungskörperkern, der weiter nach außen liegt (Fig. 240 d).

Der erste Richtungskörper wird bald nach seiner Entstehung über die Eioberfläche emporgehoben und abgeschnürt. Die Abschnürung kann

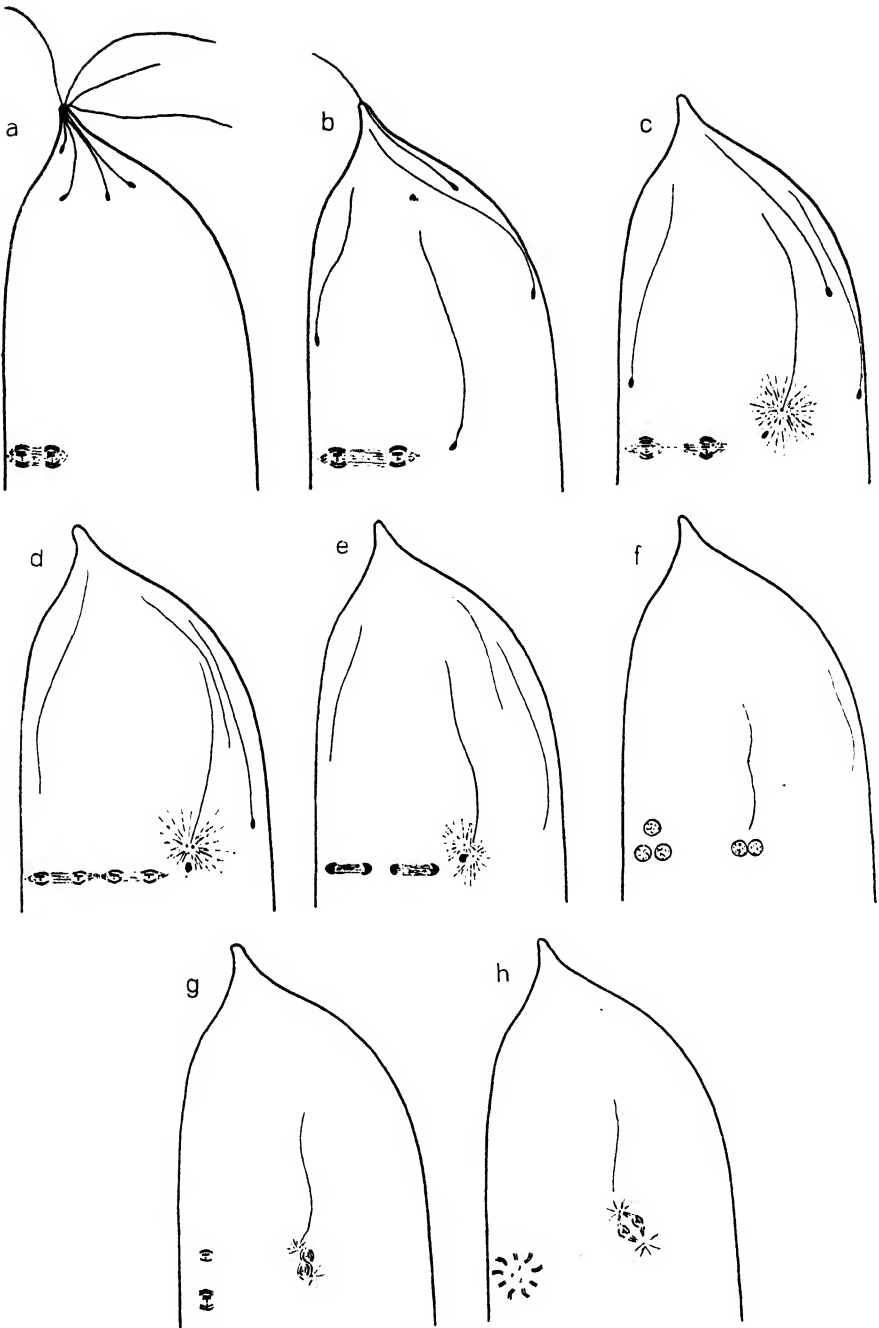


Fig. 240.

Schematische Darstellung der Befruchtung und der Reifungsteilungen bei *Drosophila melanogaster* Meig. (Nach Huettner 1924.)

aber auch unterbleiben (*Drosophila*). Während der zweiten Reifungsteilung teilt sich auch der erste Richtungskörper mitotisch (Fig. 240 d, e),

so daß im ganzen drei Richtungskörper entstehen, die für die befruchtungsbedürftigen Eier charakteristisch sind. Bei *Pseudococcus citri* Fern. unterbleibt die Teilung des ersten Richtungskörpers (Fr. Schrader 1923). Alle drei Richtungskörper oder die innere Hälfte des ersten und der zweite verschmelzen miteinander. Bei den Schmetterlingen liefert das Verschmelzungsprodukt noch verzerrte, oft mehrpolige Spindeln (Seiler 1914), bei den Hymenopteren bildet sich durch die Verschmelzung des zweiten mit der inneren Hälfte des ersten Richtungskörpers der Richtungskopulationskern (Petrunkewitsch 1901, 1903), der eine oder mehrere mitotische Teilungen durchmacht, um dann endlich zu zerfallen, wie denn überhaupt die Richtungskörper oder ihre Derivate spätestens während der Blastodermbildung degenerieren. Nur bei *Litomastix truncatellus* Dalm. und bei *Pseudococcus citri* Fern. bleiben sie erhalten und verschmelzen ganz oder teilweise. Bei *Litomastix* (Silvestri 1906, 1908) entsteht durch Teilungen des Verschmelzungskerns eine größere Zahl von Zellen, die den Embryo wie eine Kappe umschließen. Bei *Pseudococcus* vereinigen sich die diploide Chromosomengruppe des ersten und die haploide des zweiten Richtungskörperkernes zu einer triploiden Gruppe, die sich mitotisch teilt, wobei sich ihre Chromosomenzahl noch verdoppelt. Die Abkömmlinge dieses Richtungskopulationskerns umgeben sich mit Cytoplasma und liefern Riesenzellen, die sich mit den pilzartigen Symbionten des Eies vergesellschaften (Fr. Schrader 1923).

Die Reduktion der Chromosomenzahl. Es ist nicht überall feststellbar, in welcher Teilung die Reduktion der Chromosomenzahl stattfindet, die durch die Syndese der Oocytenchromosome vorbereitet ist. Nach den Mitteilungen von Fr. Schrader (1923), Huettner (1924) und Hughes-Schrader (1925) enthält die erste Reifungsspindel bei *Pseudococcus*, bei *Drosophila* und bei *Icerya* die diploide, dagegen die zweite Reifungsteilung in den Chromosomengruppen der Anaphase die haploide Zahl, so daß demnach die zweite Reifungsteilung als die Reduktionsteilung anzusehen ist. In allen andern Fällen (vgl. Seiler 1917, 1921) wurde in beiden Reifungsteilungen die haploide Zahl festgestellt, die durch die Pseudoreduktion in der ersten Wachstumsperiode entstanden ist. Jedenfalls enthält der weibliche Vorkern der befruchtungsfähigen Eier stets die haploide Chromosomenzahl. Bei *Drosophila* liegen in der Anaphase der ersten Reifungsteilung und in der Metaphase der zweiten die homologen Chromosome noch paarweise nebeneinander, wie ja überhaupt die homologen Chromosome der Dipteren stets oder vorwiegend gepaart auftreten (vgl. Seite 963), während in der Ana- und Telophase der zweiten Reifungsteilung jede Tochtergruppe nur die nicht gepaarten haploiden Chromosome enthält (Fig. 240 c—d). An Stelle des Richtungskopulationskernes entsteht bei *Drosophila* ein aus allen Chromosomen der drei Richtungskörperkerne gebildeter Ring, in dessen Mitte die drei kleinsten liegen (Fig. 240 h), also eine Art von hexaploider Äquatorialplatte; nach der Blastodermbildung zerfallen sie (Huettner 1924).

Der männliche und der weibliche Vorkern haben nach der zweiten Reifungsteilung die Form von Ruhekernen angenommen. In diesem Zustande nähern sie sich einander, und nachdem sie sich berührt haben, löst sich die Kernmembran an der Vereinigungsstelle auf, so daß die völlige Verschmelzung stattfindet (Fig. 241). Dabei können sich die Chromosome schon während der Verschmelzung wieder diffe-

renzieren (Fig. 241 c, d). Die Centriole sind während des Ruhekernstadiums in den meisten Fällen unsichtbar geworden. Sie tauchen nun wieder auf und liegen zuerst in der Furche zwischen den beiden verschmelzenden Kernmembranen, wo sie auch die Polstrahlung zu bilden beginnen (Fig. 240 g). Während oder gleich nach der Verschmelzung werden die Chromosome in dem Kopulationskern deutlich sichtbar. Bei *Drosophila* liegen die männliche und die weibliche haploide Gruppe getrennt nebeneinander und bleiben auch voneinander getrennt, wenn sie gemeinsam in die Metaphase des ersten Furchungskerns eintreten (Fig. 240 g, h), so daß hier eine deutliche Gonomerie sichtbar ist, die aber während der Telophase der ersten Furchungsspindel verschwin-

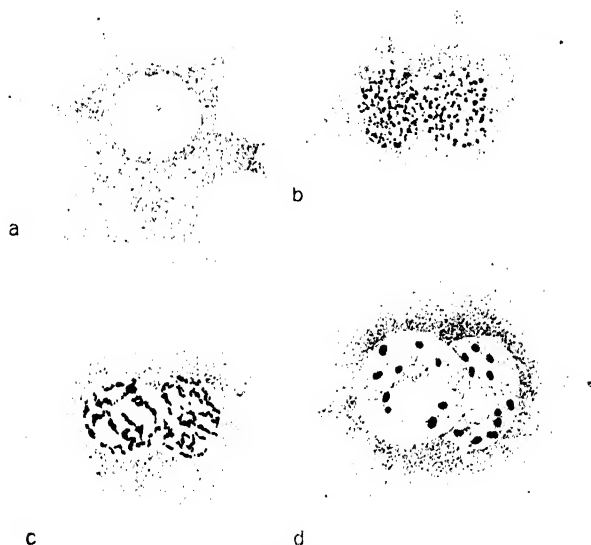


Fig. 241.

a *Lymantria dispar* L., männlicher Vorkern kurz vor der Konjugation, *b—d* *Phragmatobia fuliginosa* L., aufeinander folgende Stadien der Verschmelzung der Vorkerne. Auftauchen der Chromosome. (Nach Seiler 1914.)

det. Von der Prophase der zweiten Furchungsteilung an liegen die homologen Partner wieder, wie meistens in den Mitosen der Dipteren, paarweise nebeneinander (Huettner). — Noch auffallender ist die Gonomerie in den Furchungskernen von *Mantis religiosa* L. (Giardina 1897). Bei den übrigen Insekten ist die Trennung der beiden elterlichen Kernanteile in der ersten Furchungsspindel nicht beschrieben worden.

3. Chromatinabgabe während der Reifungsteilungen.

Bei den Schmetterlingen *Phragmatobia fuliginosa* L., *Lymantria dispar* L., *Lymantria japonica* Motsch., *Lymantria monacha* L., *Orgyia antiqua* L. und *Orgyia gonostigma* F. (Seiler 1914), *Talaeporia tubulosa* Retz (Seiler 1917b), *Fumea casta* Pall., *Solenobia pineti* Z. und *Solenobia triquetrella* F. R. (Seiler 1922, 1923) und *Abraxas grossulariata* L. (Doncaster 1922) findet während der ersten Reifungsteilung ein eigentümlicher Diminutionsvorgang an den Chromosomen statt. Vor Beginn der Anaphase sieht man, z. B. bei *Fumea casta* Pall. (Seiler 1923), „in der Mitte der Tetrade eine dunkle Zone, darüber und darunter einen hellen

Raum, in den das Tochterchromatin abströmt.“ Die Umrisse der Tetrade bleiben dabei unverändert; in dem Maße „wie die Tochterchromosomen wachsen, nimmt die Chromatinmasse in der Mitte der Tetrade ab. Schließlich rücken zu Beginn der Anaphase die Tochterchromosomen auseinander und lassen zwischen sich ein größeres oder kleineres Eliminationschromosom liegen“ (Fig. 242). Der Eliminationsvorgang ist sehr variabel, er kann sich bei einzelnen Chromosomen bis in die Interkinese und in die zweite Reifungsteilung hinein verzögern. Der Chromatinverlust von je zwei zusammengehörenden Tochterchromosomen ist gleich, aber bei einzelnen Chromosomen derselben Platte sehr verschieden. Er beträgt bis zur Hälfte des Chromosomenvolumens, jedoch



Fig. 242.

Fig. 242.

Lymantria dispar L. Erste Reifungsspindel im Ei. Ausscheidung des Eliminationschromatins. (Nach Seiler 1914.)

Fig. 243.

Lymantria dispar L. Anaphase der zweiten Reifungsteilung, Degeneration des Eliminationschromatins. (Nach Seiler 1914.)

geben nicht immer alle Chromosome einer Spindel Chromatin an die Eliminationsplatte ab. — Das weitere Schicksal des eliminierten Chromatins ist sehr verschieden. Häufig bildet es einen Kern, der zwischen den beiden Spindeln der zweiten Reifungsteilung liegt, häufig aber auch nicht. In allen Fällen schrumpft das Eliminationschromatin schließlich zusammen (Fig. 243), wird plasmatisch und verschwindet schließlich. Manchmal entsteht aus dem Eliminationskern auch eine neue Teilungsspindel, in der wieder eine Eliminationsplatte gebildet wird. Vermutlich bestand auch das von Henking (1892) bei *Pieris brassicae* L. beschriebene „Thelyid“ aus abgegebenem Chromatin.

Die Bedeutung dieses Diminutionsvorganges ist unklar. Seiler (1914, 1923) vermutet, daß durch ihn das Massenverhältnis zwischen Kern und Plasma wiederhergestellt wird, wenn es durch verschieden stark wirksame Ernährungsverhältnisse während des Eiwachstums gestört worden war. Er fügt (1923) hinzu, daß möglicherweise

bei den „Umschmelzungsvorgängen in der Tetrade“ zu Beginn der Chromatinalgabe eine Verlagerung von Erbfaktoren stattfinden könne, die vielleicht zu einem Faktorenaustausch führt.

Die Größenverhältnisse der Chromosome werden durch die Elimination nicht verändert, „in den Äquatorialplatten der zweiten Reifungsteilung treten immer die für die Art charakteristischen Größenordnungen unter den Chromosomen auf. Schwierigkeiten für die Individualitätshypothese erwachsen aus diesen Beobachtungen also nicht“ (Seiler 1917).

4. Die Heterochromosome während der Eireifung und Befruchtung.

Bei allen den Insekten, bei welchen das männliche Geschlecht digametisch und das weibliche monogametisch ist, bei denen also die Oogonien gleichmäßig zwei X-Chromosome enthalten, treten die Heterochromosome in den Reifungsteilungen der Eier in keiner Weise hervor. Soweit die Konjugation der Chromosome während des Leptotänstadiums der Oocyten beobachtet werden konnte (vgl. z. B. Mohr 1915 bei *Leptophyes* und Hogben 1921b bei *Libellula*), verhalten sich die beiden Heterochromosome genau ebenso wie die Autosome (Fig. 184, S. 1031). Dementsprechend ist auch bei allen diesen Formen nirgends eine Heterokinese oder ungleichartige Verteilung der X-Chromosome während der Richtungkörperbildung beobachtet worden. Jedes Ei erhält ein X-Chromosom, d. h. die Eier der erwähnten Insekten sind morphologisch gleichwertig, so daß das weibliche Geschlecht monogametisch ist.

Es mag hier gleich eingeschaltet werden, daß bisher auch in den Vorkernen, weder den männlichen noch den weiblichen, niemals eine Spur von Heteropyknose der Heterochromosome beobachtet worden ist, obwohl man bei denjenigen Insekten, die ein Monosom vom Acridier- oder Protenortyp besitzen, das sich in den Spermiden erst sehr langsam auflöst (Orthopteren und z. B. *Pyrrhocoris*), erwarten dürfte, daß das Heterochromosom sich in dem männlichen Vorkern wieder besonders früh verdichtet.

Nun kennt man, in Übereinstimmung mit den Befunden der experimentellen Vererbungsforschung, auch Insekten, bei denen nicht das männliche, sondern das weibliche Geschlecht digametisch ist, nämlich mehrere Schmetterlinge. Unter diesen sind es die Psychiden *Talaeporia tubulosa* Retz und *Fumea casta* Pall., die in den Reifungsteilungen ein durch seine Heterokinese auffallendes unpaares Heterochromosom aufweisen, wie Seiler (1917b, 1920, 1921) nachgewiesen hat. Denn in den Mitosen der ersten Richtungkörperbildung tritt während der Anaphase ein Chromosom auf, das später als die übrigen zu dem einen Pol wandert und somit die gleiche Heterokinese zeigt wie das Monosom in der Samenreifung digametischer Männchen (Fig. 244). Die eine Tochterplatte erhält daher bei *Talaeporia tubulosa* 30, die andere 29 Chromosome. Das X-Chromosom gelangt ebenso oft in den Richtungskörper wie in den Eikern; in der zweiten Reifungsmitose teilt es sich aequal. Da nun die somatischen Zellen der Männchen von *Talaeporia tubulosa* Retz 60, die der Weibchen 59 Chromosome enthalten und die Spermien dementsprechend 30 Chromosome, so ergibt sich, daß die Geschlechtsbestimmung hier formal ebenso vor sich geht, wie unter Ver-

tauschung der Geschlechter, bei der männlichen Digametie des Acridier- und Protenortyps. Die Befruchtung ergibt also bei *Talaeporia* folgende Kombinationen:

$$\begin{array}{rclcl} & \text{Spermien} + \text{Eier} = \text{Zygoten} & & & \\ \text{Chromosomensätze: } & \left\{ \begin{array}{l} 30 \\ 30 \end{array} \right. + \begin{array}{l} 30 \\ 29 \end{array} = \begin{array}{l} 60 \\ 59 \end{array} = \begin{array}{l} \text{♂} \\ \text{♀} \end{array} \end{array}$$

Das Heterochromosom der Eier von *Talaeporia tubulosa* Retz zeigt nach Seiler (1920) bei Wärme und Überreife die Tendenz „mit Vor-

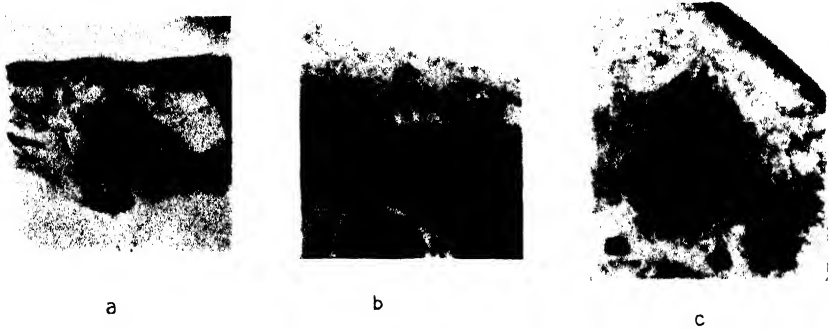


Fig. 244.

Talaeporia tubulosa Retz. Anaphasen der ersten Reifungsteilung im Ei. *a—b* von normalen, *c* von einem überreifen Ei. (Nach Seiler 1920.)

liebe nach innen in den weiblichen Pronucleus zu wandern, bei Kälte gelit es umgekehrt nach außen in den Richtungskörper“. Das Verhältnis der Geschlechter kann also experimentell verschoben werden: „im ersten Fall zugunsten der Männchen, im zweiten zugunsten der Weibchen“.

Gleichzeitig mit Seiler hat Doncaster (1914a, 1914b) ein unpaares Heterochromosom bei einem Schmetterlingsweibchen, nämlich bei

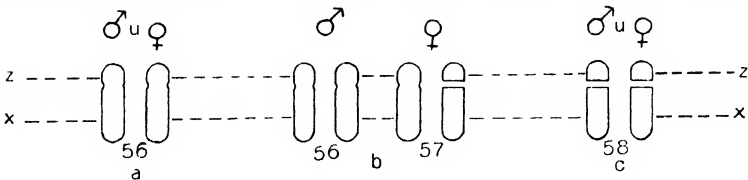


Fig. 245.

Phragmatobia fuliginosa L. Die großen Chromosome der drei Rassen: *a* reine 28er Rasse, *b* 28er Rasse mit nachweisbarer weiblicher Digametie, *c* 29er Rasse. (Nach Seiler 1925.)

einer Varietät von *Abraxas grossulariata* L., festgestellt. Jedoch folgt dessen Anwesenheit cytologisch nur aus den Chromosomenzahlen, indem alle Spermiden die haploide Zahl 28, die Eier dieser Varietät dagegen entweder 28 oder 27 Chromosome besitzen.

Bei *Phragmatobia fuliginosa* L. gibt es nach Seilers Untersuchungen (1925) folgende, durch ihren Chromosomenbestand unterschiedene Rassen (vgl. Fig. 245): 1. eine Rasse mit diploid 58 und haploid in beiden Geschlechtern 29 Chromosomen, unter denen ein größeres, bei den Weibchen stabförmiges, bei den Männchen in den Spermioeyten kugelförmiges Chromosom auffällt (Fig. 245 c). 2. Zwei Rassen mit haploid 28

Chromosomen, die eine Rasse ist (Fig. 245 a) in beiden Geschlechtern mit diploid 56 Chromosomen monogametisch, die andere (Fig. 245 b) dagegen im weiblichen Geschlecht digametisch. Der männliche diploide Chromosomensatz weist in dieser Rasse unter den 56 Chromosomen zwei gleich lange Chromosome auf, die sich in der Spermiocyte zu einer großen Tetrade zusammenlegen und in der Spermiocyten-Teilung mit einiger Verzögerung trennen (vgl. Fig. 154, Seite 984); sämtliche Spermiden erhalten 28 Chromosome, darunter ein großes. Der weibliche diploide Chromosomensatz enthält 57 Chromosome, unter denen ebenfalls zwei lange Chromosome auffallen, jedoch sind diese beiden verschieden.

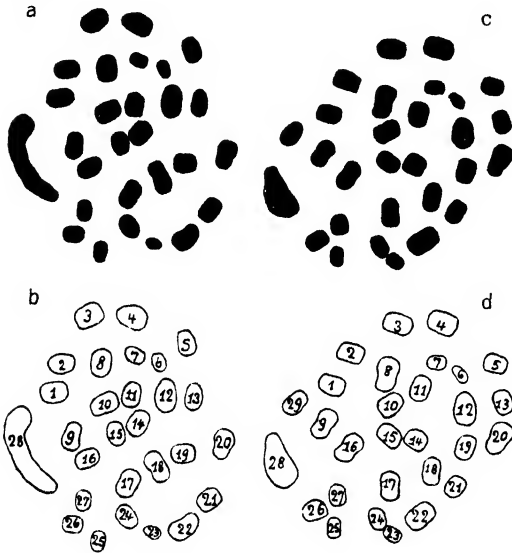


Fig. 246.

Phragmatobia fuliginosa L. a und c Tochterplatten der ersten Reifungsteilung im Ei, b und d dieselben, homologe Chromosome mit den gleichen Nummern versehen. (Nach Seiler 1914.)

Das eine ist viermal, das andere aber nur dreimal so lang wie die größeren gewöhnlichen Chromosome. Insofern entspricht der Chromosomensatz dieser Rasse dem *Lygaeus*-typus. Während der ersten Reifungsteilung der Eier bildet sich nun die weibliche Digamete heraus. Denn in der Äquatorialplatte der ersten Reifungsteilung sind zwar 28 Chromosome enthalten, aber sie werden während der Anaphase inäqual geteilt. Die inäquale Teilung betrifft das große Chromosom, das in Fig. 246 b mit 28 bezeichnet ist. In der einen Tochterplatte (a und b) bleibt es unverändert, in der anderen jedoch ist es in zwei verschieden lange Chromosome zerlegt, die in Fig. 246 d mit 28 und 29 bezeichnet sind. Die Tochterplatte mit 29 Chromosomen enthält das von Seiler (1914, 1925) mit x bezeichnete kleine Chromosom getrennt von dem größeren, z genannten, während in der Tochterplatte mit 28 Chromosomen z und x miteinander verklebt sind. Entsprechend der Wahrscheinlichkeitsregel gelangt die Platte mit 29 Chromosomen ebenso oft in den Eikern wie in den Richtungskörper, so daß die eine Hälfte der Eier 29, die andere Hälfte 28 Chromosome enthält. Wie oben erwähnt, sind die weiblichen Zellen diploid mit 57 Chromosomen ausgestattet, und es ergibt sich, daß die weibliche Digamete von *Phragmatobia* ebenfalls dem bekannten Schema der Geschlechtsbestimmung entspricht, indem auch hier, da die Männchen monogametisch sind, der Chromosomenbestand der Eier das Geschlecht festlegt.

legt, die in Fig. 246 d mit 28 und 29 bezeichnet sind. Die Tochterplatte mit 29 Chromosomen enthält das von Seiler (1914, 1925) mit x bezeichnete kleine Chromosom getrennt von dem größeren, z genannten, während in der Tochterplatte mit 28 Chromosomen z und x miteinander verklebt sind. Entsprechend der Wahrscheinlichkeitsregel gelangt die Platte mit 29 Chromosomen ebenso oft in den Eikern wie in den Richtungskörper, so daß die eine Hälfte der Eier 29, die andere Hälfte 28 Chromosome enthält. Wie oben erwähnt, sind die weiblichen Zellen diploid mit 57 Chromosomen ausgestattet, und es ergibt sich, daß die weibliche Digamete von *Phragmatobia* ebenfalls dem bekannten Schema der Geschlechtsbestimmung entspricht, indem auch hier, da die Männchen monogametisch sind, der Chromosomenbestand der Eier das Geschlecht festlegt.

	Spermien + Eier = Zygoten
Chromosomensätze:	$\left. \begin{array}{l} \{ \quad 28 \quad + \quad 28 \quad = \quad 56 = \text{♂} \\ \quad \quad \quad \{ \quad 28 \quad + \quad 29 \quad = \quad 57 = \text{♀} \end{array} \right.$

Noch deutlicher werden diese Beziehungen, wenn man das aus x und z bestehende Chromosom als w, dagegen die getrennten Chromosome mit x und z bezeichnet, wie folgendes Schema zeigt:

$$\begin{array}{rcll} & \text{Spermien} + & \text{Eier} & = & \text{Zygoten} \\ \text{Chromosomensätze: } & \left\{ \begin{array}{l} 27 + w + 27 + w \\ 27 + w + 27 + x + z \end{array} \right. & & = & \begin{array}{l} 54 + 2w \\ 54 + w + x + z \end{array} & \begin{array}{l} = \text{♂} \\ = \text{♀} \end{array} \end{array}$$

Ein anderer Geschlechtsunterschied, der sich in der Bildung und Zerlegung von Sammelchromosomen ausprägt, ist von Seiler und Haniel (1921) bei *Lymantria monacha* L. festgestellt worden. Alle reifen Eier und alle reifen Spermien enthalten 28 Chromosome, darunter ein großes Chromosom. Es müßte also die diploide Zahl 56 zu erwarten sein; Geschlechtschromosome sind nicht nachweisbar. Die diploide Chromosomenzahl beträgt aber 62, und die zu erwartenden beiden großen Chromosome fehlen in den diploiden Sätzen. Die großen Chromosome sind Sammelchromosome, die sich aber in den beiden Geschlechtern zu verschiedenen Zeiten bilden. Bei der Spermiogenese entstehen sie vermutlich vor der Reduktionsteilung, bei der Eireifung dagegen erst nach der Reduktionsteilung, als welche die erste Reifungsteilung anzusehen ist. Ihre Zerlegung geschieht wahrscheinlich nach der Befruchtung. Das Gesagte wird durch folgendes Schema des Chromosomenzyklus von *Lymantria monacha* L. verdentlicht:

	Gonien	Cyten	I. Reifungs- teilung	Inter- kinese	II. Reifungs- teilung	
♀	62	...	31	28	28	56
			31	28	28	
♂	62	...	28	28	28	56
			28	28	28	
						62 = ♀
						62 = ♂

Bei *Solenobia pineti* Z. gibt es eine Rasse mit haploid 30 Chromosomen, unter denen ein dreiwertiges Element vorhanden ist, das sowohl in der Samenreifung wie in der Eireifung in zwei oder drei selbständige Elemente aufsplittern kann. Dadurch entstehen weitere Rassen mit 31 oder 32 Chromosomen, denn Kreuzungen zwischen den verschiedenen „Chromosomenrassen“ erfolgen ohne jede Störungserscheinung.

b) Die Reifung der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier.

Aus dem Gesetz der konstanten Chromosomenzahlen folgt die Notwendigkeit der Reduktionsteilung bei der Reifung der Samen- und Eizellen. Wenn die beiden Vorkerne, wie wir oben sahen, jeder mit der haploiden Zahl von Chromosomen ausgestattet ist, wird bei ihrer Verschmelzung im Befruchtungsvorgang die normale, diploide Zahl wiederhergestellt und dadurch als arteigene Zahl festgehalten. Vom Standpunkt der Zellenlehre aus erhebt sich nun die sehr wesentliche Frage, wie sich die Reifung der für eine parthenogenetische Entwicklung bestimmten Eier verhält. Solche Eier können normal reifen wie die befruchtungsbedürftigen Eier, also eine Reduktionsteilung durchmachen. Dann treten sie in die Furchung nur mit dem haploiden Chromosomenbestand ein und zeigen die sogenannte „haploide Parthenogenese“ (Max Hartmann 1909). Oder sie können sich ohne vorhergehende Reduktion ihrer Chromosomenzahl vermöge einer zurzeit noch unerklärten Vorausbestimmung entwickeln, dann liegt der Fall der „diploiden Parthenogenese“ vor, bei welcher die Ei-

reifung verschieden vor sich gehen kann. Die Reifungsteilungen müssen äqual verlaufen und können entweder alle beide auftreten, oder die eine von ihnen kann unterdrückt sein, oder schließlich können beide ausfallen.

Wir werden sehen, daß bei den Insekten, deren Biologie durch eine so reizvolle Mannigfaltigkeit ausgezeichnet ist und bei denen die Parthenogenese in den verschiedensten Formen auftritt, jede dieser aufgezählten Möglichkeiten sich verwirklicht findet.

1. Die haploide Parthenogenese.

Soweit bei den Insekten die parthenogenetische Entwicklung haploider Eier vorkommt, fällt sie zusammen mit der sogenannten „fakultativen“ Parthenogenese. Die Eier machen zwei Reifungsteilungen durch, von denen die eine die Reduktionsteilung ist, und besitzen daher im Vorkern nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl. Werden sie befruchtet, so entwickeln sie sich alle zu Weibchen, unbefruchtet zu Männchen. Das klassische Beispiel der haploiden Parthenogenese und der mit ihr verbundenen Geschlechtsbestimmung ist bekanntlich die Fortpflanzung der Honigbiene. Daß die unbefruchtet sich entwickelnden Eier der Biene ebenso wie die befruchteten zwei Reifungsteilungen durchmachen, wurde zuerst von Blochmann (1889) festgestellt und durch die Arbeiten von Paulcke (1899), Petrunkevitch (1901, 1903) und Nachtsheim (1913) bestätigt. Die letztgenannten beiden Autoren fanden ferner, daß alle, also auch die unbefruchtet sich furchenden Drohneneier, die Reduktionsteilung durchmachen und im Vorkern nur die haploide Chromosomenzahl enthalten.

Allerdings sind die Chromosomenverhältnisse bei *Apis mellifica* L. etwas verwickelt, weil sich im Zyklus der Entwicklung jedes Individuums Sammelchromosome bilden und zerlegen, so daß die Feststellung der wahren Diploidzahl erschwert wird. Wie Nachtsheim (1913) nachgewiesen hat, ist die haploide Chromosomenzahl 16, im Vorkern vereinigen sich aber je zwei Elemente zu einem Sammelchromosom, so daß er nur acht Chromosome aufweist. Bei der ersten Furchungsteilung zerfallen diese wieder in 16 Teile, die während der Blastodermbildung noch weiter in 32 oder auch 64 Einzelchromosome zerlegt werden können. In den jungen Keimzellen der männlichen Genitalanlage legen sich die Einzelchromosome wieder zu 16 Sammelchromosomen zusammen, die während der Spermiogenese vereinigt bleiben.

Die Drohnen der Honigbiene sind also haploide Lebewesen, wie Nachtsheim (1921) noch einmal gegenüber den Einwänden von P. Hertwig (1920) mit Entschiedenheit feststellte. Mit dieser Feststellung stimmt auch durchaus die Beobachtung überein, daß die Spermiogenese der Drohnen ohne Reduktionsteilung vor sich geht (Meves, Doncaster, Mark und Copeland, Nachtsheim, Armbruster, vgl. oben Seite 1002).

Ebenso wie bei *Apis mellifica* L. entwickeln sich auch die Eier der Wespen und Ameisen, der Schlupf- und Gallwespen nach erfolgter Chromosomenreduktion, wenn sie unbefruchtet bleiben, zu Männchen, befruchtet zu Weibchen (Henking 1892: *Lasius niger* L., Schleiþ 1908: *Formica sanguinea* Latr., Doncaster 1907, 1910, 1911: *Nematus ribesii*, *Neuroterus lenticularis* Ol. (= *Spathogaster buccarum* L.) geschlechtliche Generation, Martin 1914: *Ageniaspis fuscicollis* Dalm., Silvestri 1914: *Copidosoma buyssoni* Mayr, Patterson 1917: *Paracopidosomopsis floridanus* Ashmead, Leiby 1922: *Copidosoma gelechia*

How). Dieser Entwicklungstypus ist also bei den Hymenopteren sehr häufig, wenn nicht allgemein vorhanden.

Auch bei zwei Homopterenarten findet er sich, erstens bei *Trialeurodes vaporariorum* (F. Schrader 1920 und M. Thomsen 1925), bei deren amerikanischer Rasse alle Eier zwei Reifungsteilungen mit Chromatinreduktion durchmachen, die unbefruchteten liefern haploide Männchen. In der Spermiogenese fällt die Reduktionsteilung fort. Die befruchteten Eier entwickeln sich zu den diploiden Weibchen.

Zweitens liegt der gleiche Entwicklungsmodus bei den in geringer Zahl — neben den viel häufigeren Hermaphroditen — auftretenden reinen Männchen der kalifornischen Rasse von *Icerya purchasi* Mask. vor, die aus unbefruchteten haploiden Eiern entstehen. In ihrer Spermiogenese findet nur eine äqual verlaufende Reifungsteilung statt (Hughes-Schrader 1925, F. Schrader und Hughes-Schrader 1926). Die englische Rasse von *Icerya purchasi* Mask. besteht fast nur aus Weibchen.

2. Die diploide Parthenogenese.

Wenn sich die Eier ohne Befruchtung entwickeln, sollte man eigentlich erwarten, daß sie überhaupt keine Reifungsteilung durchmachen, weil die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte ihrer Normalzahl überflüssig ist und sogar dem Gesetz der Konstanz der Chromosomenzahl widersprechen würde. In der Tat treten aber doch fast durchweg die Reifungsteilungen auf, entweder beide oder nur eine. Nur in einem Falle sind sie völlig unterdrückt (*Neuroterus*). Allerdings sind die Reifungsteilungen in diesen Fällen — mit wenigen Ausnahmen — äqual, so daß dem Eikern sein diploider Chromosomensatz ungeschmälert erhalten bleibt.

a) Zwei Reifungsteilungen sind beobachtet worden von Doncaster (1906, 1907) bei den Tenthrediniden *Nematus ribesii*, und *Poecilosoma luteolum*, soweit es sich um die parthenogenetische Entwicklung von Weibchen handelt; bei der Gallwespe *Rhodites rosae* L. von Henking (1892), Schleip (1909); bei *Carausius morosus* Br. von Pehani (1925). In allen den aufgezählten Fällen findet keine Reduktionsteilung statt, die Chromosomenzahl des Furchungskerns ist die diploide. Andererseits hat von Baehr (1907) bei *Bacillus rossii* Fabr. eine Reduktion der Chromosomenzahl in der zweiten Reifungsteilung beschrieben, die Eier entwickeln sich mit ihrer haploiden Chromosomenzahl durchaus normal.

Der erste Richtungskörper kann sich wie bei der normalen Reifung befruchteter Eier noch einmal teilen oder ungeteilt bleiben, die Verhältnisse liegen hier sehr wechselvoll. Da die Teilung des ersten Richtungskörpers jedoch minder wichtig ist, seien nur zwei einander nahe stehende Spezies genannt, die sich verschieden verhalten: bei *Bacillus rossii* Fabr. teilt sich der erste Richtungskörper, bei *Carausius morosus* Br. bleibt er ungeteilt. Ebenso variabel ist das Auftreten des Richtungskopulationskerns.

Wenig geklärt ist die Cytologie einiger Fälle von gelegentlich auftretender Parthenogenese, wie sie von Platner (1888) bei *Lymantria dispar* L., von Henking (1892) bei *Bombyx mori* L. und von Goldschmidt (1917) bei *Lymantria dispar* L. beschrieben worden sind. Platner und Henking fanden bei ihren Objekten die normalen Reifungsteilungen der Eier. Goldschmidt stellte aber in den Spermiogonien und Oogonien der parthenogenetisch erzeugten Raupen von *Lymantria* die diploide Chromosomenzahl fest.

Recht interessant sind die Mitteilungen von Seiler (1923) über die Parthenogenese von *Solenobia triquetrella* F. R. Diese Psychide pflanzt sich vorwiegend parthenogenetisch fort, die unbefruchteten Eier ergeben ausschließlich Weibchen. In die erste Reifungsteilung des Eies treten typische Tetraden ein, aber während der frühen Anaphase zerfallen die bivalenten Chromosome in ihre Partner, so daß die Tochterplatten der ersten Teilung diploid sind. Während der Interkinese findet wieder eine Paarung der Partner statt, die aber während der zweiten Reifungsteilung gelöst wird, diese Teilung ist äqual. Die erste Furchungsteilung geschieht mit der diploiden Chromosomenzahl. Nach der zweiten Furchungsteilung entsteht durch Kernverschmelzung die tetraploide Zahl in den Blastodermzellen.

β) Eine Reifungsteilung und damit die Entstehung von nur einem Richtungskörper ohne Reduktionsteilung ist als regelmäßige Erscheinung bei den Aphiden und Phylloxeren beobachtet worden (Stschelkanovcev 1904, Stevens 1905, Morgan 1906, 1908, 1909, Tannreuther 1907, von Baehr 1908, 1909, 1912, 1920, u. a.). Dies ist der typische Fall der diploiden Parthenogenese bei Erzeugung einer größeren Zahl aufeinander folgender Generationen von Weibchen, wie sie auch bei Daphniden und Rädertierchen vorkommt. Auf die Verhältnisse der Geschlechtschromosome bei der Eireifung der männchenerzeugenden Eier der Blattläuse soll noch weiter unten eingegangen werden. — Auch die Eier der pädogenetisch sich fortpflanzenden Larven von *Miastor* machen nur eine einzige, äquale Reifungsteilung durch (Kahle 1908).

Bei einer Psychide finden sich wieder recht eigenartige Verhältnisse. *Solenobia pineti* Z. pflanzt sich an einigen eng begrenzten Fundorten parthenogenetisch und zwar rein thelytok fort. In den Eiern dieser Tiere wird nur die erste Reifungsteilung ganz durchgeführt, die Chromosome sind konjugiert und treten in haploider Zahl in die Metaphase ein, dann zerfallen aber die Tetraden, und die Reifungsteilung halbiert wie bei *S. triquetrella* F. R. univalente Chromosome, so daß nunmehr die diploide Zahl entsteht. Die zweite Reifungsteilung wird aber nur angedeutet durch äquale Teilung der Chromosome; da es dann nicht zur Ausbildung einer Spindel kommt, wird die Chromosomenzahl zur tetraploiden verdoppelt, die sich auch im Furchungskern und in den Blastodermmitosen findet (Seiler 1923).

Ohne Reifungsteilung und daher mit diploidem Chromosomensatz entwickeln sich die Eier der parthenogenetischen thelytoken Frühjahrgenerationen von *Neuroterus lenticularis* Ol. (= *Spathogaster baccharum* L.) nach Doncasters Beobachtungen (1910, 1911, 1916). Die erste Reifungsspindel gelangt zwar am Eirand zur Vorbereitung, sinkt darauf aber in die Tiefe und geht in die diploide Furchungsspindel über. Die haploiden Eier der im Sommer auftretenden Geschlechtsgeneration dieser Gallwespe entwickeln sich, wenn sie unbefruchtet bleiben, zu Männchen (s. oben Seite 1092).

Chromosomenkonjugation und diploide Parthenogenese. Morgan (1915) hat darauf hingewiesen, daß in den unbefruchtet sich entwickelnden Eiern auch die Pseudoreduktion und somit die Konjugation der Chromosome in den Oocytenkernen fortfallen müsse, da diese Eier der Regel nach ohne Reduktionsteilung reifen. Bei den Phylloxeren und Aphiden fand Morgan diese Erwartung bestätigt, denn in entsprechenden Eiern der Stamm-Mütter und der parthenogenetischen

Weibchengenerationen der Phylloxeren fehlt jede Andeutung der Chromosomenkonjugation. So bleiben in den Oocyten der „Bärentraubenblattlaus“ *Phyllaphis coveni* Cockerell vom Beginn der ersten Wachstumsperiode an dauernd sechs Chromosome (die diploide Zahl) sichtbar. Dagegen machen die Oocytenkerne der geschlechtlichen Generation, wie auf der andern Seite zu erwarten ist, während des Kontraktionsstadiums eine Pseudoreduktion durch, indem nach der Kontraktion des Chromatins nur drei Chromosome auftreten, die in dieser bivalenten Form in die Reifungsspindel eintreten.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Aphis „palmae“*, wo von Baehr (1920) in den Oocyten diploide Leptotänfäden, in der Diakinese aber nur die haploide Chromosomenzahl fand. Hier tritt also die Pseudoreduktion ein, jedoch nicht für die Dauer, denn nach der Diakinese sind die Chromosome wieder univalent und in diploider Zahl vorhanden.

Eine volle, in gut erkennbaren Buketttschleifen vor sich gehende Konjugation der Chromosome beschreibt Pehani (1925) bei *Carausius*



Fig. 247.

Carausius morosus Br. Oocyten mit Bukettstadium. a Leptotänstadium, b—c Pachytän, d Strepsitän. (Nach Pehani 1925.)

morosus Br. (Fig. 247). Die Bukettbildung findet schon im Leptotänstadium statt (Fig. 247a), im Pachytän- und Strepsitänstadium (Fig. 247b—c und d) ist die Zahl der stark kontrahierten Schleifen geringer, so daß Chromosomenkonjugation mit Recht zu vermuten ist. In der Diakinese ist die Zahl der Chromosome allerdings größer als die haploide, und in den beiden Reifungsteilungen ist sie wieder diploid. — Wenn bei *Carausius* zwar die Chromosomenkonjugation auftritt, aber die Reifungsteilungen doch diploid verlaufen, darf wohl angenommen werden, daß hier die Diploidie der Eier noch nicht zur reinen Ausbildung gelangt ist, weil bei dieser Stabheuschrecke gelegentlich, wenn auch selten, noch Männchen auftreten.

Bei *Rhodites rosae* L. tritt die Chromosomenkonjugation wohl ein, kann aber nicht einwandfrei verfolgt werden (vgl. Henking 1892, Schleip 1909, Hogben 1920). In den Kernen der Nährzellen vollzieht sich eine Parasyndese der Chromosome, in den Oocytenkernen löst sich jedoch das Chromatin gleichzeitig zu einer diffusen Masse auf, aus der hernach 9 Chromosome entstehen, die nach Hogben aber teleutosyndetisch vereinigt sind. Da die somatische Zahl 18 beträgt, muß die Konjugation eingetreten sein. In den Reifungsmitosen teilen sich nach Henking und Schleip 10—12 Chromosome. Der weibliche Vorkern verschmilzt schließlich kurz vor der ersten Furchungsteilung mit der äußeren Hälfte des ersten Richtungkörpers, so daß die erste Furchungsspindel wieder 18 Chromosome enthält.

3. Das Verhalten des Geschlechtschromosoms bei dem Generationswechsel zwischen diploider Parthenogenese und Amphigonie.

Unter den Insekten mit Generationswechsel kommt ein nachweisbares Geschlechtschromosom nur bei den Aphididen und Phylloxeren vor. Bei diesen besitzen die Männchen der geschlechtlichen Generation ein unpaares — bei *Phylloxera fallax* und *Ph. caryaecaulis* allerdings verdoppeltes — X-Chromosom, während die thelytoken Stamm-Mütter und die Weibchen der parthenogenetischen Generationen zwei (bei den *Phylloxera*-Arten also vier) X-Chromosome mit sich führen. Wenn die Theorie der Geschlechtsbestimmung durch das X-Chromosom zutreffend ist, muß demnach eines dieser beiden Geschlechtschromosome aus den Eiern der männchenerzeugenden Sexu-

paren, also aus denjenigen Eiern ausgestoßen werden, die sich parthenogenetisch zu Männchen entwickeln. Denn wenn wir den Chromosomensatz der Weibchen durch $2a + 2x$ ausdrücken, so wird jedes Weibchen der parthenogenetischen Generation diesen Chromosomensatz unverändert empfangen, da die einzige Richtungskörpermitose in den Eiern dieser Generation äqual verläuft. Dagegen ist, wie oben Seite 949 und 956 ausgeführt wurde, der Chromosomensatz der entsprechenden Männchen $2a + x$, und daraus folgt, daß bei der parthenogenetischen Entstehung der Männchen das eine X-Chromosom des weiblichen Sortiments ausgeschieden werden muß. Diese Folgerung wurde — nach einem

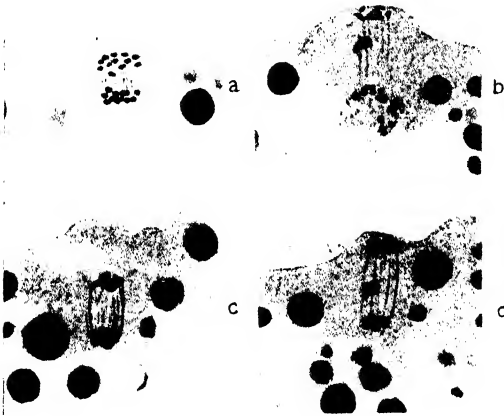


Fig. 248.

Phylloxera fallax (a—b) und *Phylloxera caryaecaulis* (c—d). Anaphase der Reifungsteilung, a und c im weibchenerzeugenden, b und d im männchenerzeugenden Ei. In b und d wird das eine der beiden (verdoppelten) Geschlechtschromosome ausgegestoßen.

(Nach Wallace bei Morgan 1915.)

vorläufigen Fund von Stevens (1909) — durch die Beobachtung von Morgan (1915) vollauf bestätigt. Bei den *Phylloxera*-Arten *Ph. fallax* und *Ph. caryaecaulis* haben die Stamm-Mütter und die von ihnen erzeugten parthenogenetischen Weibchen zwölf bzw. sechs Chromosome, darunter zwei (wie bei *Syromastes* verdoppelte, aber jedes Paar nur einem einzigen X äquivalente) Geschlechtschromosome. Bei der einzigen Reifungsteilung der Eier dieser parthenogenetischen Weibchen werden alle Chromosome äqual geteilt. Die sexuparen Weibchen produzieren nun zwei Arten von Eiern, nämlich große weibchenerzeugende und kleine männchenerzeugende Eier. In der Richtungsspindel der großen Eier teilen sich alle Chromosome, also auch die X-Chromosome äqual (Fig. 248 a, c). Dagegen bleibt in der Richtungsspindel der kleinen Eier ein doppeltes Chromosom

ungeteilt, während sich die übrigen äqual teilen, schleppt in der Anaphase nach (Fig. 248 b, d) und gelangt in den Richtungskörper. Diejenige Tochterplatte, aus der nachher der Vorkern des Eies entsteht, enthält infolgedessen nur das eine der beiden verdoppelten X-Chromosome. So entstehen dann Männchen mit dem Chromosomensatz $2a + x$, und die Geschlechtschromosomen-Hypothese ist durch diese Vorgänge ebenso verifiziert wie durch die oben (Seite 956) beschriebene Spermiogenese der Blattlausmännchen.

Das Verhalten der Geschlechtschromosome in der Ei- und Samenreifung der Blattläuse stellt demnach eine der stärksten Stützen dar, die von der Cytologie für die Theorie der Geschlechtsbestimmung und damit für die Bedeutung der Chromosome als Träger der Erbfaktoren überhaupt gewonnen worden sind!

Literaturverzeichnis.

Vorbemerkung. Wegen der großen Fülle der einschlägigen Literatur habe ich die vor dem Jahre 1900 erschienenen Arbeiten nur in Auswahl mitgeteilt. Die ältere Literatur ist in den Werken von Korschelt und Heider (1902) und von Berlese (1909), sowie in der Arbeit von Gross (1903) zusammengestellt.— Die nachfolgende Anordnung entspricht der Reihenfolge, in der die Ordnungen oben behandelt worden sind (vgl. S. 828).

I. Allgemeines.

(Hier auch solche Arbeiten, die mehrere Insektengruppen behandeln.)

- Ballowitz, K., Zur Kenntnis der Samenkörper der Arthropoden. Intern. Monatschr. f. An. u. Phys. Bd. 11, 1894.
- Baumgartner, W. J., Some new evidence for the individuality of chromosomes. Biol. Bull. Bd. 8, 1904.
- Bělař, K., Chromosomen und Vererbung. Die Naturwissenschaften, Bd. 13, Nr. 34, 1925.
- Berlese, A., Fenomeni che accompagnano la fecondazione in taluni insetti. I. u. II. Riv. di Patol. veg. Bd. 6 u. Bd. 7, 1898, 1899.
- Gli insetti, Bd. 1. Mailand. 1909.
- Blochmann, F., Über die Richtungskörper bei den Insekteneiern. Biol. Ztbl. Bd. 7, 1887.
- Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904.
- Bowen, R. H., Studies on insect spermatogenesis III: On the structure of the „Nebenkern“ in the insect spermatid and the origin of the „Nebenkern“-patterns. Biol. Bull. Bd. 42, 1922b.
- On certain features of spermatogenesis in Amphibia and insects. Amer. Journ. of Anat. Bd. 30, 1922 d.
- On the idiozome, Golgi-apparatus and acrosom in the male germ cells. Anat. Record Bd. 24, 1922 e.
- Studies on insect spermatogenesis VI: Notes on the formation of the sperm in Coleoptera and Aptera, with a general discussion of flagellate sperms. Journ. of Morph. Bd. 39, 1924.
- The Golgi-apparatus. Its structure and functional significance. Anat. Record Bd. 32, 1926.
- Buchner, P., Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre. Biol. Ztbl. Bd. 33, 1913.
- Praktikum der Zellenlehre I. Allgemeine Zellen- und Befruchtungslehre. Berlin 1915.
- Tier und Pflanze in intrazellulärer Symbiose. Berlin 1921.
- Bütschli, O., Mitteilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insekten (zwei Abhandlungen). Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 21, 1871.
- Carnoy, J. B., La cytodierèse chez les arthropodes. La Cellule, Bd. 1, 1885.
- Cholodkovsky, N., Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Zool. Anz., Bd. 17, 1894.

- Cowdry, N. H., The general functional significance of mitochondria. Amer. Journ. of Anat., Bd. 19, 1916.
- E. V., General cytology. Chicago 1924. (Hierin die Keimzellen bearb. von C. E. McClung und T. H. Morgan.)
- Demodikoff, K., Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens (vorl. Mitt.) Zool. Anz. Bd. 25, 1902.
- Duesberg, J., Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71, 1907.
- Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Arch. f. Zellf. Bd. 6, 1911.
- Fauré-Fremiet, E., Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. Arch. d'Anat. micr. Bd. 11, 1910.
- Farmer, J. B. und Moore, J. E. S., On the meiotic phase (reduction divisions) in animals and plants. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. Bd. 48, 1905.
- Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. His-Waldeyers Arch. f. Anat. u. Physiol. (Anat. Abt.) 1905, Suppl.
- Zur Konjugation der Chromosomen. Arch. f. Zellf. Bd. 1, 1908.
- Einiges über Vererbung. Abh. d. Preuß. Akad. d. Wiss. 1924, Jahrg. 24, Phys.-math. Kl., Nr. 3.
- Bemerkungen über einige Vererbungsfragen. Die Naturwissenschaften Bd. 13, Nr. 24, 1925.
- Gilson, G., Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes. La Cellule, Bde. 1, 2, 4, 1885, 1886, 1888.
- Goldschmidt, R., Ist eine parallele Chromosomenkonjugation zu beweisen? Arch. f. Zellf. Bd. 1. 1908.
- Crossing over ohne Chiasmotypie? Genetics Bd. 2, 1917.
- Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.
- Einführung in die Vererbungswissenschaft. 4. Aufl. Berlin 1923.
- Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin 1927.
- Gross, J., Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 18, 1903.
- Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten. Zool. Jahrb. Abt. allg. Zool. Bd. 32, 1912.
- Gutherz, J., Zur kausalen Analyse des Spermiendimorphismus. Biol. Ztbl. Bd. 46, H. 9, 1926.
- Haecker, V., Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 1, 1907.
- Ergebnisse und Ausblicke in d. Keimzellenforschung. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbgslehre Bd. 3, 1910.
- Allgemeine Vererbungslehre. 3. Aufl. Braunschweig 1921.
- Hartmann, M., Autogamie bei Protisten und ihre Bedeutung für das Befruchtungsproblem. Arch. f. Protistenkde, Bd. 14, 1909.
- Allgemeine Biologie, I. Zelle, Statik, Dynamik und Stoffwechsel. Jena 1924.
- Harvey, E. N. Browne-, A review of the chromosome numbers in the metazoa I, II. Journ. of Morph. Bd. 28 u. 34, 1916, 1920.
- Hegner, R. W., Studies on germ cells I. The history of the germ cells in insects usw. II. The origin and significance of the Keimbahn-determinants in animals. Journ. of Morph. Bd. 25, 1914.
- The germ-cell cycle in animals. New York 1914 b.
- Henking, H., Untersuch. üb. d. ersten Entwicklungsvorgänge in d. Eiern d. Insekten III. Spezielles u. Allgemeines. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 54, 1892.
- Henneguy, F., Les insectes. Paris 1904.
- Hertwig, P., Haploidie und haploide Parthenogenese. Biol. Ztbl. Bd. 40, 1920.
- Hewitt, C. G., The cytological aspect of parthenogenesis. Mem. and Proc. Manchester Lit. Phil. Soc. Bd. 50, 1906.
- Janssens, F. A., La théorie de la chiasmotypie. La Cellule Bd. 25, 1909.
- Jörgensen, M., Morpholog. Studien zum Problem des Eiwachstums I u. II. Arch. f. Zellf. Bd. 10, 1913.
- Korschelt, E., Über die Bildung des Chorions und der Mikropylen bei Insekten. Zool. Anz. Bd. 7, 1884.
- Die Bildung des Chorions bei einigen Wasserwanzen. Zool. Anz. Bd. 7, 1884.
- Zur Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insektenovarien. Zool. Anz. Bd. 8, 1885.
- Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 43, 1886.

- Korschelt, E., Über einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insekten-eier. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, 1887 a.
- Über die Bildung der Eihüllen, Mikropylen, Chorionanhänge usw. bei den Insekten. Nova Acta Acad. Leop. Carol., Bd. 51. 1887 b.
- Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 4, 1891.
- und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil Bd. I. Jena 1902.
- Lawson Anstruther, A., The phase of the nucleus known as synapsis. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh Bd. 47, 1911.
- McClung, C. E., The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull. Bd. 3, 1902.
- Meek, C. F. U., A metrical analysis of chromosome complexes usw. Phil. Transact. Roy. Soc. of London, Ser. B., Bd. 203. 1912 a.
- The correlation of somatic characters on chromatin rod length usw. Journ. Linn. Soc. London, Bd. 32, 1912 b.
- A further study of chromosome dimensions. Proceed. Roy. Soc. of London, Ser. B., Bd. 91, 1920.
- Meves, Fr., Es gibt keine parallele Konjugation der Chromosomen! Arch. f. Zellf. Bd. 1, 1908.
- Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 72, 1908.
- Montgomery, T. H., Are particular chromosomes sex determinants? Biol. Bull. Bd. 19, 1910.
- Morgan, T. H., Random segregation versus coupling in mendelian inheritance. Science Bd. 34, S. 384, 1911.
- (übersetzt von Nachtsheim, H.), Die stoffliche Grundlage der Vererbung. Berlin 1921.
- Moore, J. E. S., und Arnold, G., On the existence of permanent forms among the chromosomes of the first meiotic division in certain animals. Proceed. Roy. Soc. of London, Ser. B. Bd. 77, 1906.
- Nachtsheim, H., Sind haploide Organismen (Metazoen) lebensfähig? Biol. Ztbl. Bd. 41, 1921.
- Rabl, C., Über Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885.
- Roux, W., Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. 1883. Gesamm. Abhandlungen, Bd. II. Leipzig 1895.
- Schleip, W., Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool., Bd. 3, 1913.
- Soyer, C. Considérations théoriques sur l'ovogénèse des insectes. Cpts. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 62, 1907.
- Nouvelle série de faits cytologiques relatifs à l'ovogénèse des insectes. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 63, 1907.
- Considérations sur les cellules folliculeuses et certaines homologues de l'ovaire des insectes. Cpts. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 63, 1907.
- Stevens, N. M., Studies in spermatogenesis with especial reference to the „accessory chromosome“. Carnegie Inst. Washingt., Publ. 36, 1905.
- Studies in spermatogenesis II. A comparative study of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial reference to sex determination. Carnegie Inst. Washingt. Publ. 36 II, 1906 a.
- Stieve, H., Neuzeitliche Ansichten über die Bedeutung der Chromosomen usw. Ergebn. Anat. u. Entwicklsgesch., Bd. 24, 1923.
- Sutton, W. S., The chromosomes in heredity. Biol. Bull., Bd. 4, 1903.
- Tichomirow, A., Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz., Bd. 21, 1898.
- Vejdovsky, F., Zum Problem der Vererbungsträger. Prag 1911/12.
- Waldeyer, W., Die Geschlechtszellen, in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte 1903, Bd. 1. Jena 1906.
- Weismann, A., Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anz. Bd. 9, 1886.
- Wilson, E. B., Mendels principles of heredity and the maturation of the germ cells. Science, N. S., Bd. 16, S. 991—993, 1902.
- The cell in development and heredity, 3. Aufl. New York 1925.
- und Morgan, T. H., Chiasmotypie and crossing-over. Americ. Naturalist, Bd. 54, 1921.
- Zeleny, C. und Faust, E. C., Size dimorphism in the spermatozoa from single testes. Journ. of exper. Zool., Bd. 18, 1915 a.

- Zeleny, C. und Faust, E. C., Dimorphism in size of spermatozoa and its relation to the chromosomes. Proc. Nat. Acad. Sc., Bd. 1, 1915 b.
 — und Senay, C. T., Variation in head length of spermatozoa in seven additional species of insects. Journ. of exper. Zool., Bd. 19, 1915.
 Ziegler, H. E., und vom Rath, O., Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biol. Ztrbl., Bd. 11, 1891.

II. Orthoptera.

- Artom, C., Cromosomi ed eterochromosoma nelle cinesi spermatogenetiche di *Stauronotus maroccanus* Thunb. Biologica, Bd. 2, 1909.
 von Baehr, W. B., Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 24, 1907.
 Baumgartner, W. J., The spermatid transformation of *Gryllus assimilis*, with special reference to the Nebenkern. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 1 (= Kansas Univ. Quarterly Bd. 9) 1902.
 — Spermatogenesis in the mole cricket. Science N. S. (2) Bd. 33, Febr. 1911.
 — Spermatogenesis in the Gryllidae. Science N. S. (2), Bd. 35, S. 937, 1912.
 Boldyrew, B. Th., Die Begattung und der Spermatophorenbau bei der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa gryllotalpa* L.). Zool. Anz., Bd. 42, 1913.
 Brunelli, G., Contributo alla conoscenza della spermatogenesi negli Ortoteri. Atti della R. Accad. dei Lincei, Ser. V, Rend. Sc., Bd. 16, 2, 1907.
 — La spermatogenesi del *Gryllus desertus* Pall. Divisione spermatogoniali e maturat. Mem. R. Accad. dei Lincei, Ser. 5 a, Bd. 7, 1909.
 — La spermatogenesi della *Tryxalis*, Parte I. (Divisione spermatogonici). Mem. Soc. Ital. del Sci. Ser. 3 a, Bd. 16, 1910.
 — La spermatogenesi della *Tryxalis*, Parte II (Divisione maturative) Mem. R. Acad. dei Lincei Ser. 5 a, Bd. 8, 1911.
 Buchner, P., 1909 Das accessorische Chromosom in Spermatogenese u. Oogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion. Arch. f. Zellf., Bd. 3, 1909.
 — Zur Bedeutung der Heterochromosomen. (Mit einer Erwiderung an S. Gutherz.) Arch. f. Zellf. Bd. 5, 1910.
 — Von den Beziehungen zwischen Centriol und Bukettstadium. Arch. f. Zellf. Bd. 5, 1910.
 Carothers, El., The mendelian ratio in relation to certain orthopteran chromosomes. Journ. of Morph., Bd. 24, 1913.
 — The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of Acrididae (Orthoptera). Journ. of Morph., Bd. 28, 1917.
 — Genetical behavior of heteromorphic homologous chromosomes of *Circotettix* (Orthoptera). Journ. of Morph., Bd. 35, 1921.
 Carrol, M., An extra dyad and an extra tetrad in the spermatogenesis of *Camnucla pellucida* usw. Journ. of Morph., Bd. 34, 1920.
 Cholodkovsky, N., Über die Spermatodosen der Locustiden. Zool. Anz. Bd. 41, 1913.
 Conklin, E. G., Amitosis in the egg follicle cells of the cricket. Amer. Natural Bd. 37, 1903.
 Daiber, M., Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii*, nebst einigen biologischen Bemerkungen. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 39, 1905.
 Davis, H. Sp., Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae. Bull. Mus. compar. Zool. Harvard Coll., Bd. 53, 1908.
 Eisentraut, M., Die spermatogonialen Teilungen bei Acridiern mit besonderer Berücksichtigung der Überkreuzungsfiguren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 126, 1926 a.
 — Über das Auftreten von Chromosomenbläschen in den Reifungsteilungen einiger Acridier. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 128, 1926 b.
 von Erlanger, R., Spermatogenetische Fragen. Die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen, Zool. Ztrbl., Bd. 3, 1897.
 Gérard, P., Recherches sur la spermatogénèse chez *Stenobothrus biguttulus* (L.). Arch. de Biol., Bd. 24, 1909.
 Gerhardt, U., Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden I. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Bd. 35, 1913 a.
 — Zum Bau der Spermatophoren von *Gryllotalpa vulgaris* L. Zool. Anz., Bd. 43, 1913 b.
 Giardina, A., Primi stadii embrionali della *Mantis religiosa*. Nota preventiva. Monitore Zool. ital., Bd. 8, 1897.

- Giardina, Sui primi stadii dell oogenesi e principalmente sulle fasi di sinapsi. Anat. Anz. Bd. 21, 1902.
- Giglio-Tos, E. und Granata, L., I mitochondrii nelle cellule seminale maschili di *Pamphagus marmoratus* (Burn.) Biologica, Bd. 2, 1908.
- Granata, L., Le cinesi spermatogenetiche di *Pamphagus marmoratus* (Burm.) Arch. f. Zellf., Bd. 5, 1910.
- Gutherz, S., Über Beziehungen zwischen Chromosomenzahl und Geschlecht. Ztrbl. f. Physiol. Bd. 22, 1908.
- Weiteres zur Geschichte des Heterochromosoms von *Gryllus domesticus* L., Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr., Berlin, Jahrg. 1909 (1909 a).
- Wird die Annahme einer Beziehung zwischen Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung durch das Studium der *Gryllus*-Ovogenese widerlegt? Sitz.-Ber. Ges. nat. Fr., Berlin, Jahrg. 1909 (1909 b).
- Zur Lehre vom Ursprung der tierischen Keimzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 92, II. Abt., 1919.
- Haecker, V. und Eisentraut, M., Über das Vorkommen von Überkreuzungsfiguren außerhalb der Diakinese. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererb.-Lehre, Bd. 38, 1925.
- Harman, M. T., Spermatogenesis in *Paratettix*. Biol. Bull., Bd. 29, 1915.
- Chromosome studies in Tettigidae II: Chromosomes of *Paratettix* BB and CC and their hybrid BC. Biol. Bull., Bd. 38, 1920.
- The reproductive system of *Apottetix eurycephalus* Hancock. Journ. of Morph. and Phys., Bd. 41, 1925.
- Hartman, Fr. A., a) Variations in the size of chromosomes. b) Giant germ cells in the grasshopper. Biol. Bull. Bd. 24, 1913.
- Hovasse, R., Différences des propriétés histochimiques entre l'hétérochromosome et des autres chromosomes de *Gryllus domesticus*. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris Bd. 87, 1922.
- Janssens, F. A., Une formule simple expriment ce que se passe en réalité lors de la chiasmotypie dans les deux cinèses de maturation. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris Bd. 82, 1919.
- La chiasmotypie dans les insectes — Spermatogénèse dans 1. *Stethophyma grossum* (L.), 2. *Chorthippus parallelus* (Zetterstedt). La Cellule, Bd. 34, 1924.
- Johnson, H. H., Peripheral migration of a centriol derivative in the spermatogenesis of *Oecanthus*. Science N. S., Bd. 56, S. 759—760, 1922.
- Jordan, H. E., The spermatogenesis of *Aptopus mayeri*. Publ. Carnegie Inst. of Washington, Nr. 102, 1908 und Anat. Anz., Bd. 32 1908.
- Iwanowa, S. A., Zur Frage über die Spermatophorbefruchtung bei den Acridodea (*Locusta migratoria* L.). Zool. Anz., Bd. 65, 1925.
- King, R. L., Heteromorphic homologous chromosomes in three species of *Pseudotrimerotropis* (Orthoptera: Acrididae). Journ. of Morph., Bd. 38, 1923.
- Kowalski, J., Les phénomènes de cata- et de l'anachromase dans les chromosomes de deux Orthoptères: *Stenobothrus vagans* Fieb. et *Acrotylus insubricus* Scop. La Cellule, Bd. 36, 1925.
- Lee, A. Bolles, The structure of certain chromosomes and the mechanism of their division. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S., Bd. 65, 1920.
- Lewis, M. R. und Robertson, W. R. B., Mitochondria and other structures in *Chorthippus*. Biol. Bull., Bd. 30, 1916.
- Leydig, J., Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 3, 1889.
- Ludford, R. J. und Gatenby, J. Br., Dictyokinesis in germ cells, or the distribution of the Golgi apparatus during cell divisions. Proc. Roy. Soc. London Ser. B, Bd. 92, 1921.
- Machida, Jiro, The spermatogenesis of an Orthopteron, *Atractomorpha bedeli* Boliv. Journ. Coll. Agr. Univ. Tokyo, Bd. 6, 1917.
- Marshall, Wm. S., A study of the follicular epithelium from the ovary of the walking stick *Diaperhomeria femorata*. Arch. f. Zellf., Bd. 3, 1909.
- McClung, C. E., A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects. Zool. Bull., Bd. 2, 1899.
- The spermatocyte divisions of the Acrididae. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 1 (Kansas Univ. Quarterly Bd. 9) 1900.
- Notes on the accessory chromosome. Anat. Anz., Bd. 20 1901.
- The spermatocyte divisions of the Locustidae. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 1, 1902.
- Further notes on the chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Science N. S., Bd. 21, 1902.

- McClung, C. E., The chromosome complex of orthopteran spermatocytes. Biol. Bull., Bd. 9, 1905.
- Cytology and taxonomy. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 4, 1908 a.
- Spermatogenesis of *Xiphidium fasciatum*. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 4, 1908 b.
- A comparative study of the chromosomes in orthopteran spermatogenesis. Journ. of Morph., Bd. 25, 1914.
- The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria* (Orthoptera). Journ. of Morph., Bd. 29, 1917.
- Meek, C. F. U., The spermatogenesis of *Stenobothrus viridulus*; with special reference to the heterotropic chromosome as sex determinant in Grasshoppers. Journ. Linn. Soc. Zoll., Bd. 32, 1910.
- Mohr, O. L., Studien über die Chromatinreifung der männlichen Geschlechtszellen bei *Locusta viridissima* (datiert vom Febr. 1914, erschien auch separat: Lüttich 1916). Arch. de Biol., Bd. 29, 1919.
- Sind die Heterochromosomen wahre Chromosomen? Untersuchungen über ihr Verhalten in der Ovogenese von *Leptophyes punctatissima*. Arch. f. Zellf., Bd. 14, 1915.
- Mikroskopische Untersuchungen zu den Experimenten über den Einfluß der Radiumstrahlen und der Kältewirkung auf die Chromatinreifung und das Heterochromosom bei *Decticus verrucivorus* (♂). Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, 1919.
- Montgomery, T. H., The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa* usw. Proc. Acad. Nat. Science, Philadelphia, Bd. 57, 1905.
- Murray, M. R., Secretion in the amitotic cells of the cricket egg follicle. Biol. Bull. Bd. 50, 1926.
- Nachtsheim, H., Parthenogenese, Gynandromorphismus und Geschlechtsbestimmung bei Phasmiden. Ber. 2. Jahresvers. deutsch. Ges. f. Vererbgswiss. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbgslehre Bd. 30, 1923.
- Nowlin, N., The chromosome complex of *Melanoplus bivittatus*. Kansas Univ. Science Bull. Bd. 4, 1908.
- Cytological studies of *femur rubrum* and other *Melanopli*. Kansas Univ. Science Bull. Bd. 6, 1913.
- Oguma, K., The idiochromosomes of *Mantis*. Journ. of the Coll. of Agricult. Hokkaido Imp. Univ., Bd. 10, 1921.
- Otte, M., Samenreifung und Samenbildung bei *Locusta viridissima*. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 24, 1907.
- Payne, F., The chromosomes of *Gryllotalpa borealis* Burm. Arch. f. Zellf., Bd. 9, 1912.
- The mitochondria in the germ cells of *Gryllotalpa borealis*. Science N. S., Bd. 43, S. 178, 1916 a.
- A study of the germ cells of *Gryllotalpa borealis* and *Gryllotalpa vulgaris*. Journ. of Morph., Bd. 28, 1916 b.
- Pehani, H., Die Reifung der Geschlechtszellen bei Phasmiden. Biol. Ztrbl. Bd. 44, 1924.
- Die Geschlechtszellen der Phasmiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 125, 1925.
- Pinney, E., Organisation of the chromosomes in *Phrynotettix magnus*. Kansas Univ. Science Bull. Bd. 4, 1908.
- Plough, H. H., Cytoplasmatic structures in the male germ cells of *Rhomanium micropterum* Beauv. Biol. Bull., Bd. 32, 1917.
- von Rath, O., Über die Bedeutung amototischer Kernteilungen im Hoden. Zool. Anz., Bd. 14, 1891.
- Über die Bedeutung der chromatischen Elemente in der Samenbildung von *Gryllotalpa*. Ber. naturf. Ges. Freiburg, Bd. 6, 1891.
- Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 40, 1892.
- Neue Beiträge zur Frage der Chromatinreduktion in der Samen- und Eireife. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895.
- Rayburne, M. F., Chromosomes of *Nomotettix*. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 10, 1917.
- Retzius, G., Beiträge zur Kenntnis der Spermien der Insekten. Biolog. Untersuchungen, N. F., Bd. 14, 1909.
- Robertson, W. R. B., The chromosome complex of *Syrbula admirabilis*. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 4, 1908.
- Chromosome studies I: Taxonomic relationships shown in chromosomes of Tettigidae and other subfamilies of the Acrididae: V-shaped chromosomes

- and their significance in Acrididae, Locustidae and Gryllidae: Chromosomes and variation. Journ. of Morph., Bd. 27, 1916.
- Robertson, W. R. B., Chromosome studies III: Inequalities and deficiencies in homologous chromosomes; their bearing upon synapsis and the loss of unit characters. Journ. of Morph., Bd. 26, 1915.
- Chromosome studies IV: A deficient supernumerary accessory chromosome in the male of *Tettigidea parvipennis*. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 10, 1917.
- Senna, A., La spermatogenesi di *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Monit. Zool. ital., Bd. 22, 1911.
- Schellenberg, A., Das accessorische Chromosom in den Samenzellen der Locustide *Diastrammena marmorata* de Hahn. Arch. f. Zellf., Bd. 11, 1913.
- de Sinéty, R., Cinèses spermatocytiques et chromosome special chez les Orthoptères. Cpt. rend. Acad. Sc. Paris, Bd. 133, 1901.
- Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule, Bd. 19, 1901.
- Stevens, N. M., Supernumerary chromosomes and synapsis in *Ceuthophilus* (sp?). Biol. Bull., Bd. 22, 1912 a.
- Sutton, W. S., The spermatogonial divisions in *Brachystola magna*. Kansas Univ. Science Bull., Bd. 1 (=Kansas Univ. Quarterly, Bd. 9) 1900.
- On the morphology of the chromosome-group in *Brachystola magna*. Biol. Bull. Bd. 4, 1902.
- Thompson, Cr., The spermatogenesis of an Orthopteron *Ceuthophilus latebricola* Scudder with special reference to the accessory chromosome. Michigan Acad. of Science, 13 Report, 1911.
- Toedtmann, W., Die Spermatozoen von *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Zool. Anz. Bd. 57, 1923.
- Vesely, J., Zur Struktur des Monosoms in der Spermatogenese der Orthopteren (vorl. Mitt.). Anat. Anz., Bd. 43, 1913.
- Voinov, D. N., Sur une disposition speciale de la chromatine dans la spermatogénèse du *Gryllus campestris*, reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogénèse. Arch. Zool. exp. et gén. N. et R. Série 4, Bd. 2, 1904.
- La spermatogénèse chez *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 72, 1912.
- Recherches sur la spermatogénèse du *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Arch. Zool. exp. et gén., Bd. 54, 1914.
- Sur un nouveau mécanisme déterminant le dimorphisme des éléments sexuels; chromosomes à polarité variable. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 76, 1914.
- Sur une formation juxta-nucléaire dans les éléments sexuels du *Gryllotalpa vulgaris*, caduque à la fin de la spermiogénèse. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris Bd. 79, 1916.
- Sur une nouvelle inclusion cytoplasmique prenant part à la formation du perforateur dans les éléments mâles du *Gryllotalpa vulgaris*. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 88, 1923.
- Les éléments sexuels de *Gryllotalpa vulgaris* Latr. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. 63, 1925¹⁾.
- Wenrich, D. H., The spermatogenesis of *Phrynotettix magnus*, with special reference to synapsis and the individuality of the chromosomes. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Bd. 60, 1916.
- Synapsis and chromosome organisation in *Chorthippus* (*Stenobothrus*) *curtipennis* and *Trimacrotropis suffusa* (Orthoptera). Journ. of Morph., Bd. 29, 1917.
- Wilcox, E., Spermatogenesis of *Caloptenus femur rubrum* and *Cicada tibicen*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Bd. 27 u. Bd. 29, 1895, 1896.
- Woolsey, C., Linkage of chromosomes correlated with reduction in numbers among the species of a genus, also within a species of the Locustidae. Biol. Bull., Bd. 28, 1915.

III. Hemiptera heteroptera.

- Bowen, R. H., Studies on insect spermatogenesis I. The history of the cytoplasmatic components of the sperm in Hemiptera. Biol. Bull., Bd. 39, 1920.
- Studies on insect spermatogenesis II. The components of the spermatid and their rôle in the formation of the sperm in Hemiptera. Journ. of Morph., Bd. 37, 1922 a.
- Studies on insect spermatogenesis IV. The phenomenon of polymegaly in the sperm cells of the family Pentatomidae. Proc. Amer. Acad. of Arts and Sciences. Bd. 57, 1922 c.

¹⁾ Diese Arbeit konnte nicht mehr ausführlich benutzt werden.

- Bowen, R. H., Notes on the occurrence of abnormal mitoses in spermatogenesis. Biol. Bull. Bd. 43, 1922 f.
- Browne, E. N., The relation between chromosome number and species in *Notonecta*. Biol. Bull., Bd. 20, 1910.
- Study of the male germ cells in *Notonecta*. Journ. of exper. Zool., Bd. 14, 1913.
- The effect of centrifuging the spermatocyte cells of *Notonecta*, with special reference to the mitochondria. Journ. of exp. Zool., Bd. 17, 1914.
- A comparative study of the chromosomes in six species of *Notonecta*. Journ. of Morph., Bd. 27, 1916.
- de Bruyne, C., Contribution à l'étude physiologique de l'amitose. Livre jubilaire dédié à Charles van Bambeke. Brüssel 1899.
- Buchner, P., Studien an intrazellulären Symbionten IV: Die Bakteriensymbiose der Bettwanze. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 46, 1923.
- Chickering, A. M., A preliminary study of the spermatogenesis of *Belostoma (Zaitha) fluminea*. Transact. Amer. micr. Soc., Bd. 35, 1916.
- Chromosomes of *Ranatra* sp.? Transact. Amer. micr. Soc., Bd. 37, 1918.
- Divaz, N., Die Spermatogenese von *Naucoris cimicoides*. Zool. Anz., Bd. 45, 1914.
- Faust, E. C., Size dimorphism in adult spermatozoa of *Anasa tristis*. Biol. Bull., Bd. 25, 1913.
- Foot, K. and Strobell, E. C., The „accessory chromosome“ of *Anasa tristis*. Biol. Bull., Bd. 12, 1907 a.
- A study of chromosomes in the spermatogenesis of *Anasa tristis*. Amer. Journ. of Anat., Bd. 7, 1907 b.
- The nucleoli in the spermatocytes and germinal vesicles of *Euschistus variolarius*. Biol. Bull., Bd. 16, 1909.
- Amitosis in the ovary of *Protenor beltragei* and a study of the chromatin nucleoli. Arch. f. Zellf., Bd. 7, 1911.
- A study of chromosomes and chromatin nucleoli in *Euschistus crassus*. Arch. f. Zellf., Bd. 9, 1912.
- The chromosomes of *Euschistus variolarius*, *Euschistus servus* and the hybrids of the F_1 and F_2 generations. Arch. f. Zellf., Bd. 12, 1914.
- Goldsmith, W. M., Relation of the true nucleolus to the linin network in the growth period of *Pseidiodes cinctus*. Biol. Bull., Bd. 31, 1916.
- Gross, J., Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 69, 1901.
- Ein Beitrag zur Spermatogenese der Hemipteren. Verh. deutsch. Zool. Ges., 14. Vers. Tübingen 1904.
- Die Spermatogenese von *Syromastes marginatus* L., Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 20, 1904.
- Die Spermatogenese von *Pyrrhocoris apterus* L. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 23, 1907.
- Guthe, S., Zur Kenntnis der Heterochromosomen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 69, 1906.
- Harvey, E. N. Browne, Mitotic divisions of binucleate cells. Biol. Bull., Bd. 37, 1919.
- Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten: II. Über die Spermatogenese und deren Beziehungen zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus* L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 51, 1891.
- Hoy, W. E., A study of somatic chromosomes I. The somatic chromosomes in comparison with the chromosomes in the germ cells of *Anasa tristis*. Biol. Bull., Bd. 31, 1916.
- Köhler, A., Über die Bildung des Chorions bei *Pyrrhocoris apterus* (vorl. Mitt.). Zool. Anz., Bd. 26, 1903.
- Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 87, 1907.
- Lefevre, G. und McGill, C., The chromosomes of *Anasa tristis* and *Anax junius*. Amer. Journ. of Anat., Bd. 7, 1908.
- McClung, C. E. and Pinney, E., An examination of the chromosomes of *Anasa tristis*. Kansas Univ. Science Bull. (datiert 1910), Bd. 5, Nr. 20, 1912.
- Montgomery, Th. H., Preliminary note on the chromatin reduction in the spermatogenesis of *Pentatoma*. Zool. Anz., Bd. 20, 1897.
- The spermatogenesis in *Pentatoma (Euschistus)* up to the formation of the spermatid. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 12, 1898.
- Chromatinreduction in Hemiptera: A correction. Zool. Anz., Bd. 22, 1899.
- A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Transact. Americ. Phil. Soc. Philadelphia, Bd. 20, 1901a.

- Montgomery, Th. H., Further studies on the chromosomes of the Hemiptera heteroptera. Proceed. Acad. nat. Sciences Philadelphia, Bd. 53, 1901 b.
- Some observations and considerations upon the maturation phenomena of the germ cells. Biol. Bull., Bd. 6, 1904.
- The terminology of aberrant chromosomes and their behavior in certain Hemiptera. Science, N. S., Bd. 23, S. 575, 1906.
- Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera heteroptera. Transact. Americ. Phil. Soc., Philadelphia, Bd. 21, 1906.
- On the dimегalous sperm and chromosomal variation of *Euschistus* etc. Arch. f. Zellf., Bd. 5, 1910.
- The spermatogenesis of an Hemipteron, *Euschistus*. Journ. of Morph., Bd. 22, 1911.
- Morill, Cl. V., The chromosomes in the ovogenesis, fertilization and cleavage of Coreid Hemiptera. Biol. Bull., Bd. 19, 1910.
- Pantel, J., et de Sinéty, R., Sur l'évolution de la spermatide chez le *Notonecta glauca*; Sur l'évolution de l'acrosome dans la spermatide du Notonecte; Sur l'origine du Nebenkern et les mouvements nucléiniens dans la spermatide du *Notonecta glauca*. Cpt. rend. Ac. Sc. Paris, Bd. 135, 1902.
- Les cellules de la lignée mâle chez le *Notonecta glauca* L. etc. La Cellule, Bd. 23, 1906.
- Paulmier, F., Chromatin reduction in the Hemiptera. Anat. Anz., Bd. 14, 1898.
- The spermatogenesis of *Anasa tristis*. Journ. of Morph., Bd. 15, 1899, Suppl.
- Payne, F., On the sexual differences of the chromosome groups in *Galgulus oculatus*. Biol. Bull., Bd. 14, 1908.
- Some types of chromosome-distribution and their relation to sex. Biol. Bull., Bd. 16, 1909.
- The chromosomes of *Acholla multispinosa*. Biol. Bull., Bd. 18, 1910.
- The nucleolus in the young oocytes and origin of the ova in *Gelastocoris*. Journ. of Morph., Bd. 23, 1912 a.
- A further study of chromosomes in Reduviidae. Journ. of Morph., Bd. 23, 1912 b.
- Poisson, R., Spermatogénèse et chromosome exceptionnel chez *Naucoris maculatus* Fab. Cpt. rend. Ac. Sc. Paris, Bd. 172, 1921.
- Spermatogénèse chez *Plea minutissima* L. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 87, S. 1354, 1922.
- Contribution à l'étude des Hémiptères aquatiques. Bull. Biol. France et Belgique, Bd. 58, 1924.
- Les éléments cytoplasmiques figurés et leur évolution au cours de la spermatogénèse chez *Notonecta maculata* Fab. (Hém., Notonectidae). Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 94, S. 562, 1926.
- Sur la constitution du chondriosome, de l'appareil de Golgi et l'idiosome dans les cellules mâles de *Notonecta maculata* Fab. Cpt. rend. Soc. Biol., Paris, Bd. 94, S. 1007, 1926.
- Porter, L. T., The spermatocyte divisions of *Leptocoris haematoloma*. Biol. Bull., Bd. 33, 1917.
- Preuße, F., Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59, 1895.
- Soyer, C., Sur un type d'oocytes ramifiés et à forme hydroïde. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 61, 1906.
- Sur l'oogénèse de la punaise des bois. Cpt. rend. Soc. Biol., Paris, Bd. 61, 1906.
- Wielowieyski, H., Weitere Untersuchungen über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Insektenovariums. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 16, 1905 (vgl. auch Wielowieyski 1884, Biol. Ztrbl., Bd. 4; 1885 und 1886, Zool. Anz. Bd. 8 und 9).
- Wilke, G., Die Spermatogenese von *Hydrometra lacustris*. L. Jen. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 42, 1907.
- Beitrag zur Kenntnis der Chromatinreduktion der Hemipteren. Zool. Anz., Bd. 40, 1912.
- Chromatinreifung und Mitochondrienkörper in der Spermatogenese von *Hydrometra paludum* Fabr. Arch. f. Zellf., Bd. 10, 1913.
- Will, L., Bildungsgeschichte und morphologischer Wert des Eies von *Nepa cinerea* L. und *Notonecta glauca* L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.
- Wilson, E. B., Studies on chromosomes I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera. Journ. of exp. Zool., Bd. 2, 1905 a.
- The chromosomes in relation to the determination of sex in insects. Science N. S. Bd. 22, S. 500, 1905 b.
- Studies on chromosomes II. The paired microchromosomes, idiochromosomes

- and heterotropic chromosomes in Hemiptera. Journ. of exp. Zool., Bd. 2, 1905 c.
- Wilson, E. B., Studies on chromosomes III. The sexual differences of the chromosome-groups in Hemiptera with some considerations on the determination and inheritance of sex. Journ. of exp. Zool., Bd. 3, 1906.
- Note on the chromosome-groups of *Metapodius* and *Banasa*. Biol. Bull. Bd. 12, 1907 a.
- The case of *Anasa tristis*. Science N. S., Bd. 25, Nr. 631, 1907 b.
- The accessory chromosome of *Anasa tristis*. Report of Americ. Soc. Zool. Science, Bd. 27, Nr. 690, 1908.
- Studies on chromosomes IV. The „accessory chromosome“ in *Syromastes* and *Pyrrhocoris* with a comparative review of the types of sexual difference of the chromosome groups. Journ. of exp. Zool., Bd. 6, 1909 a.
- The female chromosome-groups in *Syromastes* and *Pyrrhocoris*. Biol. Bull., Bd. 16, 1909 b.
- Photographic illustrations of the morphological and physiological individuality of the chromosomes in Hemiptera. Proceed. VII. Intern. Zool. Congr. Boston 1907; (1909 c).
- Studies on chromosomes V. The chromosomes of *Metapodius*. Journ. of exp. Zool., Bd. 6, 1909 d.
- Studies on chromosomes VI. A new type of chromosome combination in *Metapodius*. Journ. of exp. Zool., Bd. 9, 1910.
- Studies on chromosomes VII. A review of the chromosomes of *Nezara* with some more general considerations. Journ. of Morph., Bd. 22, 1911 a.
- The sex chromosomes. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911 b.
- Some aspects of cytology in relation to the study of genetics. Americ. Natural., Bd. 46, 1912 a.
- Studies on chromosomes VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other forms, with considerations on synapsis and reduction. Journ. of exp. Zool., Bd. 13, 1912 b.
- A chromatoid body simulating an accessory chromosome in *Pentatoma*. Biol. Bull., Bd. 24, 1913.
- Yocom, H. B., The occurrence of telosynapsis in the male germ cells of an Hemipteron *Leptocoris vittatus* Say. Journ. of Morph., Bd. 37, 1923.

IV. Hemiptera homoptera.

- von Baehr, W. B., Über die Bildung der Sexualzellen bei Aphididen. Zool. Anz. Bd. 33, 1908.
- Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von *Aphis saliceti*. Arch. f. Zellf. Bd. 3, 1909.
- Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoreduction et la reduction (*Aphis saliceti*). La Cellule, Bd. 27, 1912.
- Recherches sur la maturation des oeufs parthenogénétiques dans l'*Aphis palmarum*. La Cellule, Bd. 30, 1920.
- Boring, A. M., A study of the spermatogenesis of twenty-two species of the Membracidae, Jassidae, Cercopidae and Fulgoridae. Journ. of exp. Zool., Bd. 4, 1907.
- The chromosomes of the Cercopidae. Biol. Bull., Bd. 24, 1913.
- und Fogler, R. H., Further notes on the chromosomes of the Cercopidae. Biol. Bull., Bd. 29, 1915.
- Buchner, P., Studien an intracellulären Symbionten I. Die intracellulären Symbionten der Hemipteren. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 26, 1912.
- Emeis, W., Über die Eientwicklung bei den Cocciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 39, 1915.
- Frolowa, S., Die Ei- und Samenreifung bei *Chermes strobilobius* und *Chermes pectinatae*. Ztschr. f. Zellen und Gewebelehre, Bd. 1, 1924.
- Hughes-Schrader, S., Cytology of hermaphroditism in *Icerya purchasi* (Coccidae). Ztschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 2, 1925.
- Kornhauser, S. J., A comparative study of the chromosomes in the spermatogenesis of *Enchenopa binotata* (Say) and *Enchenopa (Campylenchia) Stål curvata* Fabr. Arch. f. Zellf. Bd. 12, 1914.
- The sexual characteristics of the Membracid *Thelia bimaculata* Fab. Journ. of Morph. Bd. 32, 1919.
- List, J. H., *Orthesia cataphracta* Shaw. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

- Morgan, T. H., The male and female eggs of Phylloxerans of the hickories. Biol. Bull., Bd. 10, 1906.
- The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans. Functional „Female producing“ and rudimentary spermatozoa. Proc. Soc. exp. Biol. and Med. Bd. 5, 1908.
- A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool., Bd. 7, 1909.
- The elimination of the sex chromosomes from the male-producing eggs of Phylloxerans. Journ. of exp. Zool., Bd. 12, 1912.
- The predetermination of sex in Phylloxerans and Aphids. Journ. of exp. Zool., Bd. 19, 1915.
- Pierantoni, U., Studi sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* Mask. Parte I, Parte II. Arch. Zool. Ital., Bd. 5, 1912 und Bd. 7, 1913.
- Schrader, Fr., Sex determination in the white fly (*Trialeurodes vaporariorum*). Journ. of Morph., Bd. 34, 1920.
- The chromosomes of *Pseudococcus nipae*. Biol. Bull., Bd. 40, 1921.
- A study of the chromosomes in three species of *Pseudococcus*. Arch. f. Zellf., Bd. 17, 1923 a.
- The sex ratio and oogenesis of *Pseudococcus citri*. Ztschr. f. ind. Abst. u. Vererbgslehre, Bd. 30, 1923 b.
- Haploidie bei einer Spinnmilbe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 97, 1923 c.
- Schrader, Fr., und Hughes-Schrader, S., Haploidy in *Icerya purchasi*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 128, 1926.
- Shaffer, E. L., The germ cells of *Cicada (Tibicen) septemdecim*. Biol. Bull., Bd. 38, 1920.
- Shinji, G. O., Embryology of coccids with special reference to the formation of the ovary and differentiation of the germ cells etc. Journ. of Morph., Bd. 33, 1919.
- Stevens, N. M., A study of the germ cells of *Aphis rosae* and *Aphis oenotherae*. Journ. of exp. Zool., Bd. 2, 1905.
- Studies in spermatogenesis Part. II. Sex determination. Carnegie Inst. of Wash. Publ. 36, 1906 a.
- Studies on the germ cells of Aphids. Carnegie Inst. of Wash., Publ. 51, 1906 b.
- An unpaired heterochromosome in the aphids. Journ. of exp. Zool., Bd. 6, 1909.
- A note on reduction in the maturation of male eggs in *Aphis*. Biol. Bull., Bd. 18, 1910 a.
- Stschelkanow, P., Über die Eireifung bei viviparen Aphiden. Biol. Ztbl., Bd. 24, 1904.
- Tannreuther, G. W., History of germ cells and early embryology of certain Aphids. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 24, 1907.
- Thomsen, M., Sex determination in *Trialeurodes vaporariorum*. Nature Bd. 116, 1925.

V. Diptera.

- Ballowitz, E., Die Spermien der Haarmücken, Bibionidae. Ein Beitrag zur Kenntnis der Samenkörper der Dipteren. Arch. f. Zellf., Bd. 14, 1916.
- Die Spermien der Stubenfliege. Arch. f. Zellf., Bd. 14, 1917.
- Bridges, C. B., Non disjunction of the sex chromosomes of *Drosophila*. Journ. of exp. Zool., Bd. 15, 1913.
- Non disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. Genetics, Bd. 1, 1916.
- Cholodkovsky, N., Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zool. Anz., Bd. 15, 1892.
- Über den Bau des Dipterenhodens. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 82, 1905.
- Christophers, S. R., The anatomy and histology of the adult female mosquito. Roy. Soc., Reports to the malaria committee, 4. Ser. London, 1901.
- The development of the egg-follicle in Anophelines. Paludism, Simla, Bd. 2, 1911.
- Dehorne, A., Sur les chromosomes de *Corethra plumicornis*. Assoc. Française avanc. Science, Cpt. rend. 48^{me} session, 1914.
- Felt, E. P., *Miaistor americana* Felt, an account of paedogenesis. New York State Mus., Bull. 147, 1911.
- Giard, A., Sur la spermatogénèse des Diptères du genre *Sciara*. Cpt. rend. Acad. Sc. Paris, Bd. 134, 1902.
- Hance, R. T., The somatic mitoses of the mosquito *Culex pipiens*. Journ. of Morphol., Bd. 28, 1917.

- Hegner, R. W., The history of the germ cells in the paedogenetic larva of *Miastor*. Science N. S., Bd. 36, 1912 (vgl. auch Hegner, R. 1914 a, unter „Allgemeines“).
- Heimann, H., Über den Eintritt der Geschlechtsdifferenzierung bei den Larven von *Culex pipiens* L. Diss. Münster i. W. 1913.
- Henking, H., Über die ersten Entwicklungsvorgänge im Fliegen- und freie Kernbildung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.
- Huettnner, A. F., Maturation and fertilization in *Drosophila melanogaster*. Journ. of Morph. and Phys., Bd. 39, 1924.
- Jeffrey, E. C., and Hicks, G. C., The reduction division in relation to mutation in plants and animals. Americ. Naturalist, Bd. 59, 1925.
- Kahle, W., Die Pädogenese der Cecidomyiden. Zoologica, Bd. 21, 1908.
- Keuneke, W., Über die Spermatogenese einiger Dipteren. Ztschr. f. Zellen- u. Gewebelehre, Bd. 1, 1924.
- Kulagin, Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei *Culex* und *Anopheles*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 69, 1901.
- Zur Naturgeschichte der Mücken. Zool. Anz., Bd. 31, 1907.
- Lancefield, R. C., and Metz, C. W., Non disjunction and chromosome relationships of *Drosophila willistoni*. Proc. of the Nat. Acad. of Sci. (U.S.A.), Bd. 7, 1921.
- Lécaillon, A., Recherches sur la structure et le développement postembryonnaire de l'ovaire des insectes 1. *Culex pipiens*. Bull. Soc. Entom. France 1900.
- Lomen, Fr., Der Hoden von *Culex pipiens* L. Jen. Ztschr. f. Naturw., Bd. 52 (N. F., Bd. 45) 1914.
- Lowne, B. T., On the structure and development of the ovaries and their appendages in the Blow fly (*Calliphora erythrocephala*). Journ. Linn. Soc. Zool. Bd. 20, 1890.
- Metz, C. W., Chromosome studies in Diptera I. A preliminary survey of five different types of chromosome groups in the genus *Drosophila*. Journ. of exp. Zool. Bd. 17, 1914.
- Chromosome studies on the Diptera II. The paired association of chromosomes in the Diptera and its significance. Journ. of exp. Zool., Bd. 21, 1916 a.
- Chromosome studies in the Diptera III. Additional types of chromosome groups in the Drosophilidae. Americ. Naturalist, Bd. 50, 1916 b.
- Comparative study of the chromosome groups in Diptera. Yearbook 15, Carnegie Inst. Wash. 1917.
- Chromosome studies on Diptera IV. Incomplete synapsis of chromosomes in *Dasyllis grossa* Fabr. Biol. Bull., Bd. 43, 1922 a.
- Association of homologous chromosomes in tetraploid cells of Diptera. Biol. Bull., Bd. 48, 1922 b.
- Prophase chromosome behavior in triploid individuals of *Drosophila melanogaster*. Genetics, Bd. 10, 1925.
- Chromosome studies on *Sciara* (Diptera) I. The difference between the chromosomes of the two sexes. Americ. Naturalist, Bd. 60, 1926 a.
- Observations on spermatogenesis in *Drosophila*. Ztschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 4, 1926 b.
- Metz, C. W., and Moses, M. S., Chromosomes of *Drosophila*. Journ. of Heredity Bd. 14, 1923.
- Moses, M. S., and Mason, E. D., Genetic studies on *Drosophila virilis* with considerations on the genetics of other species of *Drosophila*. Carnegie Inst. of Washington, Publ. 328, 1923.
- and Nonidez, F., Spermatogenesis in the fly *Asilus sericeus* Say. Journ. of exp. Zool., Bd. 32, 1921.
- — Observations on the behavior of the nucleus and chromosomes in spermatocytes of *Lasiopogon* (Diptera). Proc. Soc. exp. Biol. and Med., Bd. 19, 1922.
- Spermatogenesis in *Asilus notatus* Wied. Arch. f. Zellf., Bd. 17, 1923.
- The behavior of the nucleus and chromosomes during spermatogenesis in the robber fly *Lasiopogon bivittatus*. Biol. Bull., Bd. 46, 1924.
- Mohr, O. L., A genetic and cytological analysis of a section deficiency involving four units of the X-chromosome in *Drosophila melanogaster*. Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgslehre, Bd. 32, 1923.
- Morgan, T. H., Bridges, C. B., and Sturtevant, A. H., The genetics of *Drosophila*. Bibliographia genetica (Haag), Bd. II, 1925.
- Nath, Vishwa, Egg-follicle of *Culex*. Qu. J. micr. Sc. Bd. 69, 1925.
- Nicholson, A. J., The development of the ovary and ovarian egg of a mosquito, *Anopheles maculipennis* Meig. Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Bd. 65, 1921.
- Nonidez, J. F., The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. Biol. Bull., Bd. 39, 1920.

- Pratt, H. S., The anatomy of the female genitale tract of the Pupipara as observed in *Melophagus ovinus*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 66, 1899.
- Shelley, S. R., Genetical and cytological examination of the phenomena of primary non-disjunction in *Drosophila melanogaster*. Genetics, Bd. 5, 1920.
- Stevens, N. M., The chromosomes of *Drosophila ampelophila*. Proc. VII intern. Zool. Congr. Boston 1907 (erschienen: Cambridge 1912).
- A study of the germ cells of certain Diptera with reference to the heterochromosomes and the phenomena of synapsis. Journ. of exp. Zool., Bd. 5, 1908.
- The chromosomes in the germ cells of *Culex*. Journ. of exp. Zool., Bd. 8, 1910.
- Further studies on the heterochromosomes of the mosquitoes. Biol. Bull., Bd. 20, 1911.
- Taylor, M., The chromosome complex of *Culex pipiens*. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 60, 1914.
- The chromosome complex of *Culex pipiens*, Pt. 2: Fertilization. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 62, 1917.
- Verheine, A., Die Eibildung der Musciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 42, 1921.
- Whiting, P. W., The chromosomes of the common house mosquito, *Culex pipiens* L. Journ. of Morph., Bd. 28, 1917.

VI. Lepidoptera.

- Bowen, R. H., Studies on insect spermatogenesis V. On the formation of the sperm in Lepidoptera. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 66, 1922 g.
- Buder, J. E., Die Spermatogenese von *Deilephila euphorbiae* L. Arch. f. Zellf., Bd. 14, 1915.
- Cholodkovsky, N., Über die Hoden der Schmetterlinge. Zool. Anz., Bde. 3, 4, 7, 1880—1884.
- Die männlichen Geschlechtsapparate der Lepidopteren. Beil. z. 52. Bd. d. Nachr. d. Akad. St. Petersburg, 1886.
- Cobelli, R., A proposito del micropilo dell' uovo dei Lepidotteri. Verh. k. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. 56, 1906.
- Cook, M. H., Spermatogenesis in Lepidoptera. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, Bd. 62, 1910.
- Dederer, P. H., Spermatogenesis in *Philosamia cynthia*. Biol. Bull., Bd. 13, 1907.
- Preliminary note on gametogenesis in *Philosamia cynthia*. Biol. Bull., Bd. 23, 1912.
- Oogenesis in *Philosamia cynthia*. Journ. of Morph., Bd. 26, 1915.
- Doncaster, L., Note on the spermatogenesis of *Abraxas grossulariata* (currant moth). Proc. Cambridge Phil. Soc., Bd. 16, 1910.
- Some stages in the spermatogenesis of *Abraxas grossulariata* and its variety *lacticolor*. Journ. of Genetics, Bd. 1, 1911.
- The chromosomes in the oogenesis and spermatogenesis of *Pieris brassicae*, and in the oogenesis of *Abraxas grossulariata*. Journ. of Genetics, Bd. 2, 1912 a.
- Note on the chromosomes in oogenesis and spermatogenesis of the white butterfly *Pieris brassicae*. Proc. Cambridge Phil. Soc., Bd. 16, 1912 b.
- Chromosomes, heredity and sex. Quart. Journ. micr. Sc. Bd. 59, 1914 a.
- On the relation between chromosomes, sex-limited transmission and sex determination in *Abraxas grossulariata*. Journ. of Genetics, Bd. 4, 1914 b.
- Further observations on chromosomes and sex determination in *Abraxas grossulariata*. Quart. Journ. micr. Sc., Bd. 66, 1922.
- Federley, H., Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigri* usw. Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererbgslehre, Bd. 9, 1913.
- Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. Oefvers. Finska Vetenskaps Soc. Förhandl. 56, 1914.
- Chromosomenstudien an Mischlingen I: *Smerinthus populi* var. *austauti* × *populi*; II. *Dicranura erminea* ♀ × *D. vinula* ♂; III. *Chaerocampa porcellus* ♀ × *el-penor* ♂. Oefvers. Finska Vetenskaps Soc. 1914—16. Förhandl. 57 u. 58, 1914/16.
- Chromosomenkonjugation, Mendelspaltung und Fertilität. Hereditas Bd. 4, 1923.
- Gatenby, J. Br., The degenerate (apyrene) sperm formation of moths as an index to the inter-relationship of the various bodies of the spermatozoon. Quart. Journ. micr. Sc., N. S., Bd. 62, 1917.
- The cytoplasmatic inclusions of the germ cells, Part I: Lepidoptera. Quart. Journ. micr. Sc. N. S., Bd. 62, 1917.
- Spermatogenesis of the Lepidoptera. Nature, Bd. 111, S. 568, 1923.

- Goldschmidt, R., The function of the apyrene spermatozoa. *Science*, N. S., Bd. 44, No. 1137, 1916.
- On a case of facultative parthenogenesis in the gypsy moth *Lymantria dispar* L. With a discussion of the relation of parthenogenesis to sex. *Biol. Bull.*, Bd. 32, 1917 a.
- Versuche zur Spermatogenese in vitro. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 14, 1917 b.
- Die Bedeutung der atypischen Spermatozoen. (Kl. Beob. u. Ideen z. Zellenlehre III.) *Arch. f. Zellf.*, Bd. 15, 1920.
- Die Sammelchromosomen der Schmetterlinge. (Kl. Beob. u. Ideen z. Zellenlehre.) *Arch. f. Zellf.*, Bd. 17, 1923.
- und Pariser, K., Triploide Intersexe bei Schmetterlingen. *Biol. Ztrbl.*, Bd. 43, 1923.
- und Sakae Saguchi, Die Umwandlung des Eierstocks in einen Hoden beim intersexuellen Schwammspinner. *Ztschr. ges. Anat.*, I. Abt., Bd. 65, 1922.
- Grünberg, K., Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 74, 1903.
- Harrison, J. W. H., and Doncaster, L., On hybrids between moths of the geometrid subfamily Bistoninae, with an account of the behavior of the chromosomes in gametogenesis in *Lycia (Biston) hirtaria*, *Ithysia (Nyssia) zonaria* and their hybrids. *Journ. of Genetics*, Bd. 3, 1914.
- Henking, H., Das Ei von *Pieris brassicae* L. nebst Bemerkungen über Samen und Samenbildung. *Ztschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 49, 1890.
- Henneguy, L. F., Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. *Arch. d'anat. micr.*, Bd. 1, 1898.
- von Kemnitz, A. G., Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoen-Dimorphismus. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 12, 1914.
- Kernewitz, Br., Spermiogenese bei Lepidopteren mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen. *Arch. f. Naturgesch.*, Bd. 81, 1915.
- Meves, F., Über Zentralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. *Anat. Anz.*, Bd. 14, 1897.
- Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 56, 1900.
- Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entwicklung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera*. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 61, 1902.
- Munson, J. P., Spermatogenesis of the butterfly *Papilio rutulus*. *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, Bd. 33, 1906.
- Nath, Vishwa, Mitochondria and sperm tail formation with particular reference to moths, scorpions and centipeds. *Quart. Journ. micr. Sc.*, Bd. 69, 1925.
- Petersen, W., Über die Spermatoophoren der Schmetterlinge. *Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. 88, 1907.
- Platner, G., Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. *Biol. Ztrbl.*, Bd. 8, 1888.
- Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung V. Samenbildung und Zellteilung im Hoden der Schmetterlinge. *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 33, 1889.
- Schneider, K., Die Entwicklung des Eierstockes und Eies von *Deilephila euphorbiae*. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 14, 1915.
- Seiler, J., Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 13, 1914.
- Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen. *Sitz.-Ber. Ges. naturf. Fr. Berlin* 1917 a.
- Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. *Ztschr. f. induct. Abst. u. Vererbgslehre*, Bd. 18, 1917 b.
- Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilungen bei *Talaeporia tubulosa* Retz. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 15, 1920.
- Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden II. Die Chromosomenzyklen von *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa*. *Arch. f. Zellf.* Bd. 16, 1921.
- Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden III. Chromosomenkopplungen bei *Solenobia pineti* Z. *Arch. f. Zellf.*, Bd. 16, 1922.
- Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden IV. Die Parthenogenese der Psychiden. *Ztschr. f. induct. Abst. u. Vererbgslehre*, Bd. 31, 1923.
- Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen I. Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. *Arch. d. Julius-Klaus-Stiftung f. Vererbgsforsch.* usw., Bd. 1, 1925.
- und Haniel, C. B., Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung

- und Samenreifung von *Lymantria monacha*. Ztschr. f. indukt. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 27, 1921.
- Takakusu, S., Beobachtungen über die Spermiogenese in vitro. Ztschr. f. Zellen- u. Gewebelehre, Bd. 1, 1924.
- Toyama, K., Preliminary account on the spermatogenesis of *Bombyx mori*. Zool. Anz., Bd. 17, 1894.
- On the spermatogenesis of the silkworm. Bull. Coll. Agric. Imp. Univ. Japan, Bd. 2, 1894.
- Valette St. George, A. von la, Spermatologische Beiträge. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 27, 28, 30, 1885—1887.
- Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner *Bombyx mori*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50, 1897.
- Vaney, C., et Conte, A., Évolution du vitellus dans l'oeuf du ver à soie. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 67, 1909.
- Verson, E., Zur Spermatogenesis bei der Seidenraupe. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 58, 1894.
- Voinov, D. N., Sur l'existence d'une double spermatogénèse chez les papillons. Arch. Zool. exp. et gén., Ser. IV, Bd. 1, 1903.
- Wilson, E. B., Secondary chromosome couplings and the sexual relations in *Abraxas*. Science N. S., Bd. 29, 1909 d.
- Yatsu, N., Notes on the spermatogenesis of the wild and the domesticated silkworms. Annot. Zool. Japonenses, Bd. 8, Teil 2, 1913.
- Zick, K., Die postembryonale Entwicklung des männlichen Genitalapparates der Schmetterlinge. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1911.

VII. Hymenoptera.

- Armbruster, L., Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (*Osmia cornuta* Latr.). Arch. f. Zellf., Bd. 11, 1913.
- Blochmann, F., Über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschr. Nat. Med. Ver. Heidelberg 1886.
- Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb., Bd. 12, 1887.
- Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bienen-eiern. Morph. Jahrb., Bd. 15, 1889.
- Buchner, P., Die accessorischen Kerne des Hymenoptereneies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 91, II. Abt., 1918.
- Doncaster, L., On the early development of the unfertilized egg in the sawfly *Nematus ribesii*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Bd. 76, 1905.
- On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae (sawflies). Quart. Journ. micr. Sci. N. S., Bd. 49, 1906.
- Spermatogenesis of the hive bee (*Apis mellifica*). Anat. Anz., Bd. 29, 1906.
- Spermatogenesis of the honey bee. Anat. Anz., Bd. 31, 1907 a.
- Gametogenesis and fertilisation in *Nematus ribesii*. Quart. Journ. micr. Sci. N. S., Bd. 51, 1907 b.
- Gametogenesis of the sawfly *Nematus ribesii*. A correction. Nature, Bd. 82, 1909.
- Gametogenesis of the sawfly *Nematus ribesii*. Science (2), Bd. 31, S. 192, 1910 a.
- Gametogenesis of the gall-fly, *Neuroterus lenticularis* (*Spathogaster baccarum*). Part I. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., Bd. 82, 1910 b.
- Gametogenesis of the sawfly, *Neuroterus lenticularis*. Part II. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. Bd. 83, 1911.
- Gametogenesis of the saw-fly *Neuroterus lenticularis* Part III. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., Bd. 89, 1916.
- Duesberg, J., Sur l'existence des mitochondries dans l'oeuf et l'embryon d'*Apis mellifica*. Anat. Anz., Bd. 32, 1908.
- Gatenby, J. Br., The segregation of the germ cells in *Trichogramma evanescens*. Quart. Journ. micr. Sci. N. S., Bd. 63, 1918.
- On the origin and probable constitution of the germ-cell determinant of *Apanteles glomeratus*, with a note on the secondary nuclei. Quart. Journ. micr. Sci. N. S., Bd. 64, 1920.
- Giglio-Tos, E., Della partenogenesi e della spermatogenesi nell' ape. Anat. Anz., Bd. 26, 1905.
- Granata, L., Le divisioni degli spermatociti di *Xylocopa violacea* L. Biologica 1909, Bd. 2.
- Ancora sulle divisioni degli spermatociti di *Xylocopa violacea* L. Monit. Zool. ital. Bd. 24, 1913.

- Hegner, R. W., Studies on germ cells III. The origin of the Keimbahn-determinants in a parasitic Hymenopteron, *Copidosoma*. Anat. Anz., Bd. 46, 1914 b.
- Studies on germ cells IV. Protoplasmatic differentiation in the oocytes of certain Hymenoptera. Journ. of Morph., Bd. 26, 1915.
- Hogben, L., Studies on synapsis I. Oogenesis in the Hymenoptera. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Bd. 91, 1920.
- Jagen, J., Zur Geschlechtsbestimmung bei *Apis mellifica*. Festschr. f. Zschokke, Basel 1920.
- Lams, H., Les divisions des spermatocytes chez la fourmi (*Camponotus herculeanus* L.). Arch. f. Zellf., Bd. 1, 1908.
- Leiby, R. W., The polyembryonic development of *Copidosoma gelechiae*, with notes on its biology. Journ. of Morph., Bd. 37, 1922.
- Loyez, M., Les noyaux de Blochmann et la formation du vitellus chez les Hyménoptères. Cpt. rend. Assoc. Anat., 10. Marseilles, 1909.
- Marchal, P., Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites I und II. Arch. de Zool. exp. et gén. (4) Bde. 2 und 4, 1904 u. 1906.
- Mark, E. L., and Copeland, M., Some stages in the spermatogenesis of the honey bee. Proc. Americ. Acad. Arts and Sci., Bd. 42, 1906.
- — Maturation stages in the spermatogenesis of *Vespa maculata* L. Proc. Americ. Acad. Arts and Sci., Bd. 43, 1907.
- Marshall, Wm. S., Contribution toward the embryology and anatomy of *Polistes pallipes*. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 86, 1907.
- Martin, F., Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Ageniaspis* (*Encyrtus*) *fuscicollis* Dalm. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 110, 1914.
- Maziarski, St., Sur la persistance des résidus fusioriaux pendant les nombreuses générations cellulaires au cours de l'ovogénèse de *Vespa vulgaris* L. Arch. f. Zellf., Bd. 10, 1913.
- Meves, F., Über „Richtungskörperbildung“ im Hoden von Hymenopteren. Anat. Anz., Bd. 24, 1903.
- Die Spermatocyteilungen bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.
- und Duesberg, J., Die Spermatocyteilungen bei der Hornisse (*Vespa crabro* L.). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71, 1908.
- Nachtsheim, H., Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Arch. f. Zellf., Bd. 11, 1913.
- Patterson, J. T., Studies on the biology of *Paracopidosomopsis* III. Maturation and fertilization. Biol. Bull., Bd. 33, 1917.
- and Porter, L. T., Studies on the biology of *Paracopidosomopsis* II. Spermatogenesis of males reared from unfertilized eggs. Biol. Bull., Bd. 33, 1917.
- Paulcke, W., Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen (*Apis mellifica* ♂). Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
- Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin (*Apis mellifica* ♀). Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 14, 1900.
- Peacock, A. D., Haploidy in the male sawfly (Tenthredinidae) and some considerations arising therefrom. Nature, Bd. 116, 1925.
- Petrunkewitsch, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenai. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 14, 1901.
- Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntnis der natürlichen Parthenogenese. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 17, 1903.
- Schleip, W., Die Richtungskörperbildung im Ei von *Formica sanguinea*. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 26, 1908.
- Die Reifung des Eies von *Rhodites rosae* L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz., Bd. 35, 1909.
- Silvestri, F., Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti I. Biologia del *Litomastix truncatellus* (Dalm). Ann. Scuol. Agr. Portici 1906, und Boll. Lab. Zool. Sc. Agr. Portici I, 1906.
- Contribuzioni etc. II. Sviluppo dell' *Ageniaspis fuscicollis* (Dalm). III Sviluppo dell' *Encyrtus aphidivorus* Mayr. IV. Sviluppo dell' *Oophthora semblidis*. Boll. Lab. Zool. Scuol. Agr. Portici, Bd. 3, 1907.
- Prime fasi di sviluppo del *Copidosoma Buyssoni* (Mayr), Imenottero Calcide. Anat. Anz., Bd. 47, 1914.
- Struttura dell' ovo e prime fasi di sviluppo di alcuni Imenotteri parassiti I—V. Boll. Lab. Zool. Scuol. Agr. Portici, Bd. 10, 1915.
- Contribuzioni etc. V. Sviluppo del *Platygaster dryomyiae* Silv. (Fam. Procto-

- trupidae) (1). Boll. Lab. Zool. Scuol. Agr. Portici, Bd. 11 1916. (vgl. auch Rend. Acc. Lincei (5), Bd. 25, 1916).
- Toedtman, W., Die Spermatozoen von *Apis mellifica*. Riv. di Biologica sperimentale e generale „Bios“, Bd. 2, 1914.
- Die Spermatozoen von *Formica rufa* L. Zool. Anz., Bd. 58, 1923.
- Wieman, H. L., Observations on the spermatogenesis of the gall fly, *Dryophanta erinacei* (Mayr.). Biol. Bull., Bd. 28, 1915.

VIII. Coleoptera.

- Arnold, G. A., The nucleolus and microchromosomes in the spermatogenesis of *Hydrophilus piceus* L. Arch. f. Zellf., Bd. 2, 1908.
- Ballowitz, E., Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Insekten). 1. Coleoptera. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890.
- Die Doppelspermatozoen der Dyticiden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.
- Die Spermiozeugmen und Spermien der Schwimmkäfergattung *Hyphydrus*. Ztschr. f. Zellf. u. mikr. Anat., Bd. 1, 1924.
- Blunck, H., Lebensdauer, Fortpflanzungsvermögen und Alterserscheinungen beim Gelbrand (*Dytiscus marginalis* L.). Zool. Anz., Bd. 58, 1924.
- Bugnion, E., et Popoff, N., Les faisceaux spermatiques doubles des Hétéromères. Cpt. rend. Soc. Biol. Paris, Bd. 63, 1907 a.
- — Les faisceaux spermatiques doubles des Tenebrions et des Mylabres. Cpt. rend. de l'assoc. des Anatom., 9. réun. Lille 1907, 1907 b.
- Debaisieux, P., Les débuts de l'ovogénèse dans le *Dytiscus marginalis*. La Cellule, Bd. 25, 1909.
- Demandt, C., Der Geschlechtsapparat von *Dytiscus marginalis* L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 103, 1912.
- Frederikse, A. M., Études sur l'ovogénèse des Dytiscides. Arch. de Biol., Bd. 32, 1922.
- Giardina, A., Origine dell'oozite e delle cellule nutrici nel *Dytiscus*. Intern. Monatsschr. Anat. u. Phys., Bd. 18, 1901.
- Sull' esistenza di una speciale zona plasmatica perinucleare nell' oozite e su altre questione. Giorn. Sc. Nat. e Econ. Publ. de Lab. Zool. Palermo, Bd. 21, 1904.
- Goldsmith, W. M., A comparative study of the chromosomes of the tiger beetles (Cicindelidae). Journ. of Morph., Bd. 32, 1919.
- Govaerts, P., Recherches sur la structure de l'ovaire des insectes, la différenciation de l'ovocyte usw. Arch. de Biol., Bd. 28, 1913.
- Günther, T., Die Eibildung der Dytisciden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 30, 1910.
- Hayden, M. A., Karyosphere formation and synapsis in the beetle *Phanaeus*. Journ. of Morph., Bd. 40, 1925.
- Hegner, R. W., The effect of removing the germ-cell determinant from the eggs of some Chrysomelid beetles. Biol. Bul., Bd. 16, 1908.
- The origin and early history of the germ cells in some Chrysomelid beetles. Journ. of Morph., Bd. 20, 1909 a.
- The effect of centrifugal force on the eggs of some Chrysomelid beetles. Journ. of exp. Zool., Bd. 6, 1909 b.
- Experiments with Chrysomelid beetles III. The effect of killing parts of the eggs of *Leptinotarsa decemlineata*. Biol. Bull., Bd. 30, 1911 a.
- Germ cell determinants and their significance. Americ. Natural., Bd. 45, 1911 b.
- Henderson, W. D., Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Dytiscus marginalis* L. usw. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 87, 1907.
- Henking, H., Über die Befruchtung des Eies von *Agelastica alni*. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen 1889.
- Holmgren, H., Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Staphylinus*. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
- Über den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Silpha carinata*. Anat. Anz., Bd. 22, 1902.
- Kern, P., Über die Fortpflanzung und Eibildung bei einigen Caraben. Zool. Anz., Bd. 40, 1912.
- von Korf, K., Weitere Beobachtungen über das Vorkommen V-förmiger Zentralkörper. Anat. Anz., Bd. 19, 1901.
- Mollison, Th., Die ernährnde Tätigkeit des Follikel epithels im Ovarium von *Melolontha vulgaris*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 77, 1904.
- Nichols, L., The spermatogenesis of *Euchroma gigantea*. Biol. Bull., Bd. 19, 1910.
- Nonidez, F. J., Los cromosomas en la espermatogénesis del *Blaps lusitanica* Herbst. Trab. Mus. Nat. Cienc. Natur. Madrid Ser. Zool., No. 18, 1914.

- Nonidez, F. J., Los cromosomas goniales y las mitosis de maduración en *Blaps lusitanica* y *Bl. Waltli*. Mem. Soc. Esp. Hist. Nat., Bd. 10, 1915.
- The meiotic phenomena in the spermatogenesis of *Blaps* with special reference to the X-complex. Journ. of Morph., Bd. 34, 1920.
- Nowlin, W. Nadine, A study of the spermatogenesis of *Coptocycla aurichalcea* and *C. guttata* etc. Journ. of exp. Zool., Bd. 3, 1906.
- Nusbaum-Hilarowicz, J., Über das Verhalten des Chondrioms während der Eibildung bei *Dytiscus*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 117, 1917.
- Prowazek, S., Spermatogenese des Nashornkäfers (*Oryctes nasicornis* L.). Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 13, 1901.
- Rabes, O., Zur Kenntnis der Eibildung bei *Rhizotrogus solstitialis*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900.
- Saint-Hilaire, Über die Entstehung des Eies bei *Dytiscus*. Protok. Naturf. Ges. Petersburg 1895, Nr. 3—4.
- Saling, Th., Notizen über die Parthenogenese bei *Tenebrio molitor* L. Zool. Anz. Bd. 29, 1905.
- Zur Kenntnis der Entwicklung der Keimdrüsen von *Tenebrio molitor*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 86, 1907.
- Schäfer, F., Spermatogenese von *Dytiscus*. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 23, 1907.
- Shaffer, E. L., Mitochondria and other cytoplasmatic structures in the spermatogenesis of *Passalus cornutus*. Biol. Bull., Bd. 32, 1917.
- A comparative study of the chromosomes of *Lachnosterna* (Coleoptera). Biol. Bull., Bd. 38, 1920.
- Stevens, N. M., The chromosomes in *Diabrotica vittata*, *Diabrotica soror* and *Diabrotica 12-punctata*. Journ. exp. Zool., Bd. 5, 1908.
- Further studies on the chromosomes of the Coleoptera. Journ. exp. Zool., Bd. 6, 1909.
- Further observations on supernumerary chromosomes and sex ratios in *Diabrotica soror*. Biol. Bull., Bd. 22, 1912.
- Stocking, R., A note on the spermatogenesis of *Tenebrio molitor*. Biol. Bull., Bd. 24, 1913.
- Voinov, D. N., La spermatogénèse d'été chez le *Cybister roeselii*. Arch. Zool. exp. et gén. (4), Bd. 1, 1903.
- von Wielowieyski, H., Untersuchungen über die Ovaria polytropha der Insekten I. Coleoptera geodephaga. Bull. intern. Ac. Sc. Cracovie, Cl. Sc. math. nat. (B, Sc. nat.), Nr. 1 B, 1913.
- Wieman, H. L., A study of the germ cells of *Leptinotarsa signaticollis*. Journ. of Morph., Bd. 21 1910 a.
- The degenerated cells in the testes of *Leptinotarsa signaticollis*. Journ. of Morph., Bd. 21, 1910 b.
- Will, L., Oogenetische Studien I., Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus* L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.
- Wolff, Cl., Über konzentrische Strukturen im Eikern von Coleopteren. Arch. f. Zellf., Bd. 16, 1923.

IX. Apterygogenea.

- Charlton, H. H., The spermatogenesis of *Lepisma domestica*. Journ. of Morph., Bd. 35, 1921.
- Claypole, A. M., The embryology and oogenesis of *Anurida maritima* (Guér.). Journ. of Morph., Bd. 14, 1898.
- Grassi, Intorno all' anatomia dei Tisanuri. Arch. Ital. Biol., Bd. 5, 1884.
- L'*Japyx* e la *Campodea*. Atti Accad. Sci. nat. Catania (3), Bd. 19, 1885.
- Heymons, R., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 62, 1897.
- Lécaillon, A., Recherches sur l'ovaire des *Collemboles*. Arch. d'Anat. micr., Bd. 4, 1901.
- Sur le testicule d'*Anurida maritima* Laboulb. Bull. Soc. Ent. France, Jahrg. 1902.
- Prowazek, S., Bau und Entwicklung der Collembolen. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 12, 1900.
- Willem, V., Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. Mém. cour. Ac. Roy. Belg., Bd. 58, 1900.
- de Winter, L., Études sur l'ovogénèse chez les Podures. Arch. de Biol., Bd. 28, 1913.

X. Libelluloidea.

- Ballowitz, E., Über einige eigenartig spiralig strukturierte Spermien mit apyrenem und eupyrenem Kopf bei Insekten. Arch. f. Zellf., Bd. 12, 1914.
- Über die Samenkörper der Libellen I. Die Spermien und Spermiozeugnen der Aeschniden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 90, Abt. II, 1918.
- Über die Samenkörper der Libellen II. Die Spermien der Agrioniden. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 93, Abt. II, 1920.
- McGill, C., The spermatogenesis of *Anax junius*. Univ. Missouri stud., Bd. 2, 1904.
- The behavior of the nucleoli during oogenesis of the dragon-fly. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 23, 1906.
- Hogben, L. T., Studies on synapsis III. The nuclear organisation of the germ cells in *Libellula depressa*. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Bd. 92, 1921 b.
- Smith, E. A., Spermatogenesis of the dragon fly *Sympetrum semicinctum* (Say) with remarks upon *Libellula basalis*. Biol. Bull. 1916, Bd. 31.
- Stevens, N. M., Studies on spermatogenesis with especial reference to the „accessory chromosome“. Carnegie Inst. of Washington, Publ. 36 (Part. 1), 1905.
- (Man vergleiche auch die unter den Hemiptera heteroptera aufgeführten Arbeiten von Lefevre und McGill 1908 und von E. B. Wilson 1912 b.)

XI. Perlariac. *

- Junker, H., Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halbzwittrigen Steinfliege *Perla marginata* (Panzer). Arch. f. Zellf., Bd. 17, 1923.
- Nakahara, W., Some observations on the growing oocytes of the stonefly, *Perla immarginata* Say. Anat. Record, Bd. 15, 1918.
- A study on the chromosomes in the spermatogenesis of the stonefly, *Perla immarginata* Say. Journ. of Morph., Bd. 32, 1919.
- Schoenemund, E., Zur Biologie und Morphologie einiger Perlaarten. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 34, 1912.

XII. Dermaptera.

- Brauns, F., Die Entstehung der Nährzelle und die Bedeutung derselben für das wachsende Ei bei *Forficula auricularia* L. Sitz.-Ber. Nat. Ges. Rostock, N. F., Bd. 4, 1912.
- Heymons, R., Über den Genitalapparat und die Entwicklung von *Hemimerus talpoides* Walk. Zool. Jahrb. Suppl. 15 (Festschr. f. Spengel), Bd. 2, 1912.
- Kornhauser, S. J., Further studies in the cytology of *Anisolabis maritima* Bon. Anat. Record, Bd. 23, 1922.
- Meek, C. F. U., The metaphase spindle in the spermatogenetic mitoses of *Forficula auricularia*. Quart. Journ. micr. Sc. Bd. 59, 1913.
- The mitotic spindle in the spermatocytes of *Forficula auricularia* (Sep. public). 1914.
- Payne, F., Chromosomal variations and the formation of the first spermatocyte chromosomes in the european earwig, *Forficula spec.* Journ. of Morph., Bd. 25, 1914.
- Randolph, H., On the spermatogenesis of the earwig, *Anisolabis maritima*. Biol. Bull., Bd. 15, 1908.
- Stevens, N. M., An unequal pair of heterochromosomes in *Forficula*. Journ. of exp. Zool., Bd. 8, 1910.
- Zweiger, H., Die Spermatogenese von *Forficula auricularia* L., Jen. Ztschr. f. Naturw., Bd. 42, 1906.

XIII. Blattariae.

- von Erlanger, R., Über den sogenannten Nebenkern in den männlichen Geschlechtszellen der Insekten. Zool. Anz., Bd. 19, 1896.
- Heymons, R., Die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane von *Phyllo-dromia* (*Blatta*) *germanica* L. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 53, 1892.
- Hogben, L. T., Studies on synapsis II. Parallel conjugation and the prophase complex in *Periplaneta* etc. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., Bd. 91, 1920.
- Moore, J. E. S., and Robinson, L. E., On the behavior of the nucleus in the spermatogenesis of *Periplaneta americana*. Quart. Journ. micr. Sci., N. S., Bd. 48, 1905.
- Wassilieff, A., Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.

- Morse, M., The nuclear components of the sex cells of four species of cockroaches. Arch. f. Zellf., Bd. 3, 1909.
Toedtmann, W., Die Spermatozoen von *Blatta germanica*. Arch. f. Naturgesch. Bd. 79, 1913.
— Die Spermatozoen von *Periplaneta orientalis*. Riv. di Biologia sperim. e gen. „Bios“, Bd. 2, 1914.

XIV. Siphunculata.

- Cannon, H. G., A further account of the spermatogenesis of lice. Quart. Journ. of micr. Sc., Bd. 66, 1922.
Doncaster, L., and Cannon, H. G., On the spermatogenesis of the louse (*Pediculus corporis* and *P. capitis*), with some observations on the maturation of the egg. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S., Bd. 64, 1920.
Foot, K., Preliminary note on the spermatogenesis of *Pediculus vestimenti*. Biol. Bull., Bd. 37, 1919.
Gross, J., Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 22, 1905.

XV. Strepsiptera.

- Brues, C. T., A contribution to our knowledge of the Stylopidae. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 18, 1903.
Hughes-Schrader, S., Reproduction in *Acroschismus wheeleri* Pierce. Journ. of Morph. and Phys., Bd. 39, 1924.

XV. Neuroptera.

- Boring, A. M., The odd chromosome in *Cerastipsocus venosus*. Biol. Bull., Bd. 24, 1913.

XVI. Trichoptera.

- Cholodkovsky, N., Spermatoophorenartige Gebilde bei Trichopteren. Zool. Anz., Bd. 42, 1913.
Lutmann, B. F., The spermatogenesis of the caddisfly (*Platyphylax designatus* Walk). Biol. Bull., Bd. 19, 1910.
Marshall, Wm. S., The early history of the cellular elements of the ovary of a Phryganid *Platyphylax designatus* Walker. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 86, 1907.

XVII. Suctoria.

- Landois, L., Die Anatomie des Hundeflohs. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. 33, 1867.

Kapitel 12.

Die postembryonale Entwicklung.

Von Dr. Anton Handlirsch.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Ältere Ansichten	1117
Direkte Entwicklung und Verwandlung.	1118
Vollkommene Verwandlung	1120
Rückschreitende Metamorphose	1125
Hypermetamorphose	1125
Cryptometabolie	1126
Heterometabolie	1130
Terminologie der Jugendstadien	1142
Neuere Ansichten über Metamorphose	1158
Einteilung der Metamorphosen	1164
Phylogenese der Metamorphose	1167
Ursachen der verschiedenen Verwandlungsarten	1169
Literatur	1180

Die Verwandlung der Schmetterlinge erregte schon im Altertum die Aufmerksamkeit der Forscher, obwohl man in jener Zeit noch ganz allgemein an viel bedeutendere Metamorphosen glaubte und selbst Menschen sich in Frösche, Bäume und andere Gegenstände verwandeln ließ. Im Sinne der Zeit dachte man natürlich noch ganz anders über die beobachteten Vorgänge und hielt z. B. die Jugendstadien von Schmetterlingen, Wespen und Bienen für fortwachsende Eier, welche Nahrung aufnehmen. Dann kam die Bezeichnung „Larve“ im Sinne von Maske; also die Raupe war der maskierte Schmetterling. In der Zeit von Gesner, Goedart, Redi, Vallisneri, Leuwenhoek und Swammerdam erkannte man zwar die wahre Natur der Metamorphose, meinte aber noch, es sei in der Haut der Raupe oder selbst im Ei schon der fertige Falter verborgen, eine Meinung, die schon von Réaumur widerlegt wurde.

Sobald man erkannt hatte, daß nicht alle Insekten eine gleiche Verwandlung durchlaufen, bemühte man sich um eine Klassifikation der Metamorphosen. So unterschied schon Leach (1817) als *Ametabola* (*Insecta transformatione nulla*) die ungeflügelten Insekten (*Thysanura* und *Parasita*) von den *Metabola*, welche alle geflügelten Insekten umfassen, also insofern eine Verwandlung erleiden, als sie ohne Flügel aus dem Ei schlüpfen und diese Organe erst später erhalten. Für ihn war also die Bildung der Flügel das Kriterium für die Metabolie.

Dies ist aber keineswegs die erste Einteilung der Insekten nach der Metamorphose, denn schon Swammerdam (1737) hatte Insekten ohne Verwandlung (Läuse, Spinnen, Asseln usw.) und mit Verwandlung unterschieden, letztere sogar in drei Kategorien gegliedert; 1. mit beweglicher Puppe (Heuschrecken usw., also unsere Insekten mit „unvollkommener“ Metamorphose), 2. mit gegliederter, aber bewegungsloser Puppe, 3. mit bewegungsloser und ungegliederter Puppe. In den Kategorien 2 und 3 sind jene Formen verteilt, die wir heute als Insekten mit „vollkommener Verwandlung“ bezeichnen. Swammerdam hatte also gleich dem Engländer John Ray das Wesen der Metamorphosen bereits viel klarer erkannt als Leach, abgesehen natürlich von seinem Glauben an die „Einschachtelung“, der, wie erwähnt, von Réaumur und später von Herold (1815) in seinem klassischen Buche über die Entwicklung der Schmetterlinge endgültig widerlegt wurde. Trotz der Verwendung gleicher Namen: Ametabola und Metabola faßt dann Burmeister (1832) die Gruppen in ganz anderem Sinne auf als Leach, denn seine Ametabola bezeichnen jene Insekten, bei denen die Larve dem vollkommenen Kerf gleicht, „doch fehlen ihr die Flügel, wenn der vollkommene Zustand Flügel hat; die Puppe hat in diesem Falle Flügelansätze, sie läuft umher und frißt“. Es gehören hierher z. B. die Orthopteroiden und Hemipteren. Die zweite Gruppe: Metabola dagegen umfaßt die gesamten „höheren“ Insekten. „Die Larve ist ein dreizehngliedriger, bald fußloser, bald mit Füßen versehener Wurm, die Puppe ruhet, oder wenn sie sich bewegt, so frißt sie doch nicht“.

Während also Burmeister eine Metabolie nur jenen Formen zuspricht, die eine mehr oder weniger ruhende, wenigstens nicht fressende Puppe haben, also auf jene Ordnungen beschränkt, die wir heute allgemein als Holometabola, d. h. Insekten mit vollkommener Metamorphose bezeichnen, sind die Metabola von Leach ein viel weiterer Begriff, denn er enthält auch alle anderen Insekten, sofern sie überhaupt Flügel bekommen. Umgekehrt sind natürlich die Ametabola des Engländer ein viel engerer Begriff als jene Burmeisters und fallen mit der ersten Kategorie Swammerdams zusammen. Die Lehre von den Metamorphosen litt also von allem Anfange an einer gewissen Unklarheit der Begriffe, die, wie wir später zeigen werden, bis in unsere Tage fort dauert. Wir wollen daher versuchen, gleich hier zu der Sache Stellung zu nehmen, um eine festere Basis für die weiteren Ausführungen zu gewinnen.

Im allgemeinen pflegt man in der Zoologie einen Unterschied zu machen zwischen direkter Entwicklung und Metamorphose oder Verwandlung, aber es ist noch niemandem gelungen, diese beiden Begriffe scharf voneinander abzugrenzen. Und so wird es wohl für alle Zukunft bleiben, denn es wird immer von der rein subjektiven Bewertung einzelner Merkmale seitens des betreffenden Autors abhängen, ob er die Jugendform für der reifen Form ähnlich oder mehr oder weniger verschieden hält. Darauf kommt es aber gerade an: Wir sollen einen Unterschied bewerten, haben aber keinen bestimmten Wertmesser dazu.

Als direkte Entwicklung pflegt man bekanntlich jene zu bezeichnen, bei der das junge Tier, wenn es das Ei oder den Mutterleib verläßt, dem reifen Tiere bereits „sehr ähnlich“ ist, so daß die Reife allmählich, durch gleichmäßiges Wachstum erreicht wird. Von einer Metamorphose dagegen spricht man dann, wenn zwischen dem neugeborenen

und dem reifen Tiere ein „bedeutender“ Unterschied besteht, wenn also das junge Tier ganz verschieden gebaut ist, wenn es — abgesehen von den Geschlechtsorganen und damit zusammenhängenden Bildungen — Organe des reifen Tieres entbehrt oder sogenannte „provisorische“ Organe besitzt, die es im Laufe der Entwicklung einbüßt, so daß sie dem reifen Tiere dann fehlen. Dabei wird zunächst nicht viel Wert darauf gelegt, ob diese provisorischen Organe Erbstücke aus der Ahnenreihe sind oder phyletisch junge Neuerwerbungen, denn die Entscheidung in dieser Frage ist oft recht schwierig.

Wählt man aus der großen Menge der Tierformen ganz bestimmte Typen aus, so wird es nicht schwierig sein, zu entscheiden, ob sie eine direkte Entwicklung haben oder eine Metamorphose. Ein Frosch, dessen Jugendform als „Kaulquappe“ keine Gliedmaßen, dafür aber einen Ruderschwanz und Kiemen als „provisorische“ Organe besitzt, hat natürlich eine Metamorphose; eine Schlange dagegen, die, aus dem Ei schlüpfend, im wesentlichen schon so gebaut ist wie im reifen Zustande, hat direkte Entwicklung. Auch bei Vögeln und Säugetieren pflegt man noch von direkter Entwicklung zu reden, obwohl hier der Unterschied zwischen dem jungen und einem reifen Tiere oft ein ganz beträchtlicher ist und es dem ersteren keineswegs an provisorischen Organen fehlt. Bei Fischen dagegen wird schon öfter von einer Metamorphose gesprochen (z. B. Aal), obwohl hier die Unterschiede zwischen *Leptocephalus*, Glasaal usw. morphologisch kaum bedeutender sind als zwischen einem Säugling und reifen Menschen. Bei den gegliederten Würmern, die eine oligomere Jugendform haben, spricht man natürlich allgemein von einer Metamorphose, ebenso bei allen anderen Tieren, deren Entwicklung von Trochophoralarven oder analogen Formen ausgeht, die ja als auffallende provisorische Organe die Wimperkränze u. a. besitzen und die — vorausgesetzt, der Zusammenhang mit den definitiven Formen wäre unbekannt — jeder Zoologe in eine ganz andere Tiergruppe stellen würde. Nicht so tiefgreifend, aber immerhin bedeutend, ist auch die Kluft zwischen den ersten oligomeren Entwicklungsstadien der meisten Crustaceen, die man als Nauplius, Metanauplius, Zoëa usw. bezeichnet, und zwischen den reifen Tieren. Man spricht auch hier mit vollem Rechte von Metamorphosen, denn ein Nauplius entbehrt nicht nur viele Organe des definitiven Krebses, sondern er hat auch provisorische Organe. Aber schon unter nahe verwandten Crustaceen treten uns diesbezüglich weitgehende Unterschiede entgegen: Flußkrebse und Hummer. Bei ersterem fehlen die genannten Jugendstadien, und die Entwicklung wird daher als direkte bezeichnet, während dem Hummer noch eine Metamorphose zugesprochen wird.

Dieses letztere Beispiel ist für uns besonders wichtig, da ja auch bei Insekten bedeutende Unterschiede zwischen relativ nahe verwandten Formen zu beobachten sind.

Wir wollen nun zunächst versuchen, festzustellen, ob es unter den Insekten überhaupt möglich ist, die übliche Scheidung zwischen direkter Entwicklung und Verwandlung in oben angedeutetem Sinne festzuhalten. Da ergibt sich ohne Zweifel, daß der großen Masse der Insekten: den Coleopteren, Strepsipteren, Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren, Suctorien (Siphonapteren), Panorpäten, Trichopteren, Megalopteren, Raphidioiden und Neuropteren eine ausgesprochene Verwandlung zukommt, denn die Jugendformen

dieser Tiere sind, wenn sie das Ei verlassen, dem reifen Tiere mehr oder weniger unähnlich, meist sogar so unähnlich, daß man die Zusammengehörigkeit nur durch Beobachtung der Entwicklung feststellen kann. Man denke an eine Fliegenmade, Schmetterlingsraupe, an einen Engerling und dergleichen. Bei all diesen Formen treten die Flügel äußerlich erst spät in Erscheinung und zwar in einem, seltener in zwei meist ruhenden, aber wenigstens nie Nahrung aufnehmenden Stadien, welche dem Reifezustand (Imagostadium) unmittelbar vorangehen. Aber auch

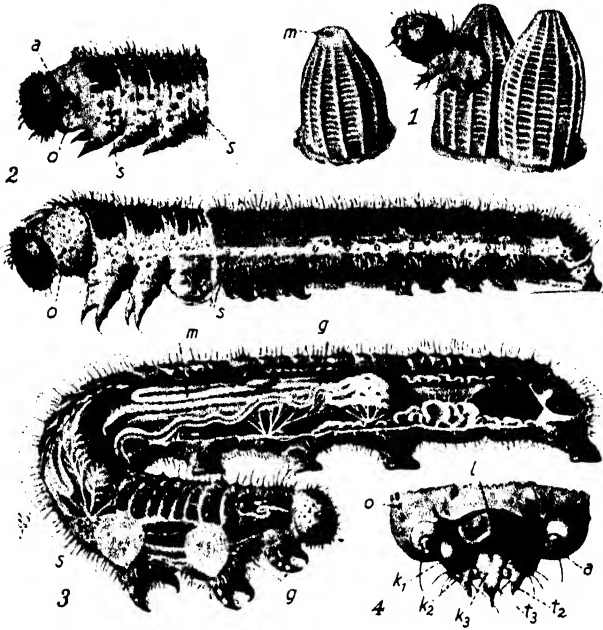


Fig. 1.

Verwandlung von *Pieris brassicae* L.

1. Eier mit einer eben ausschlüpfenden Junglarve. *m* = Micropylen. 2. Die vierte Häutung der Raupe. Die alte Cuticula beginnt bei *a* aufzuspringen und wird nach hinten geschoben. Auf dem neuen Kopfe sitzt noch die Haut des alten. *o* sind die Ocellen des neuen Kopfes. *s* ist das 1. Stigma der alten Haut. 3. Anatomie der erwachsenen Raupe. *g* Spinndrüse, *m* Malpighische Schläuche. *s* Stigma. Über den Mittel- und Hinterbeinen sind die Imaginalscheiben der Flügel freigelegt. 4. Mundorgane der Raupe. *o* Ocellen; *l* Oberlippe; *a* Antennen; *k*₁ Mandibeln; *k*₂ 1. Maxillen mit ihrem Taster *t*₂; *k*₃ 2. Maxillen oder Unterlippe mit ihrem Taster *t*₃. Vergrößert. (Nach Pfurtscheller.)

bei jenen Formen der genannten Gruppen, denen die Flugorgane zeit- lebens fehlen, wie bei den Flöhen, allerlei Dipteren, Lepidopteren u. a. können wir leicht erkennen, daß der Schritt von der Jugendform zur Imago ein bedeutender ist, daß Fühler, Beine, Augen und so weiter, so wie bei den normal geflügelten die Flügel, relativ plötzlich in definitiver Gestalt in Erscheinung treten. Es ist bei diesen Tieren auch meist sehr leicht, an den Jugendformen sogenannte provisorische Organe zu entdecken, die dann verloren gehen. Diese Sache ist so allgemein bekannt, daß es nur der Erwähnung weniger Beispiele bedarf: Abdominalbeine der Schmetterlingsraupen; Oberkiefer und Spinn-

apparat derselben Tiere; Kiemengliedmaßen der Sialidenlarven; Saugzangen der Neuropterenlarven; Mundhaken der Fliegenmaden; Kiemenanhänge der Trichopteren- und vieler Coleopterenlarven und so weiter. Dazu kommen noch zahllose kleinere Dinge, wie Haare, Borsten, Dornen, eigenartige Färbungen und dergleichen mehr. Sehr häufig sind auch

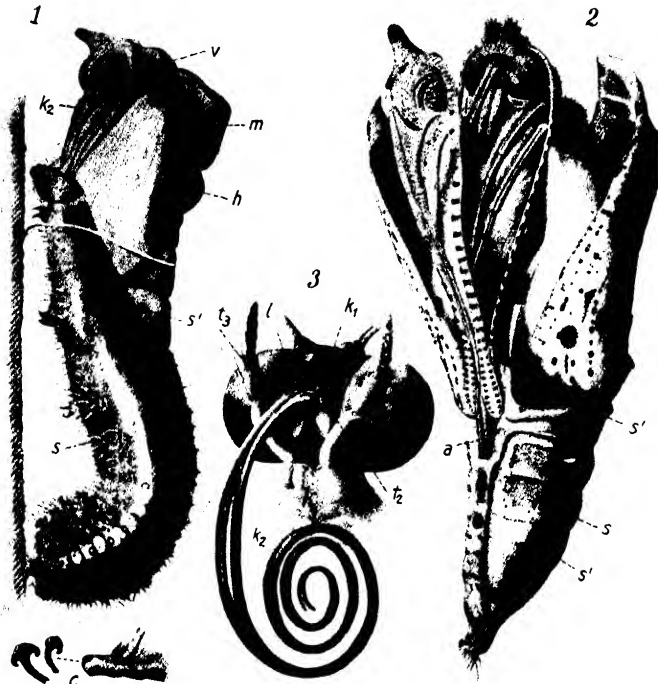


Fig. 2.



Fig. 3.

Verwandlung von *Picris brassicae* L.

1. Verpuppung. Die Raupe befestigt sich mit Hilfe der Haken des Endsegmentes *c* an einer Unterlage. Man sieht an der hervortretenden Puppe die Thoraxsegmente: *v* Vorderbrust; *m* Mittelbrust; *h* Hinterbrust, die Föhler, Beine und den Rüssel *k*₂ sowie die Flügelscheiden. *s* ist ein Stigma der Raupe, *s*₁ ein solches der Puppe. 2. Eine teilweise geöffnete Puppe, in der bereits der fertige Schmetterling liegt. Alle Organe sind leicht kenntlich. *a* ist die Spitze des Rüssels der Puppe, *s*₁ Stigmen der Puppe, *s* ein Stigma der Imago. 3. Mundorgane der Imago. *l* Oberlippe; *k*₁ Reste der Mandibeln; *k*₂ der Rüssel mit den reduzierten Tastern *t*₂; *k*₃ die reduzierte Unterlippe mit ihren großen Tastern *t*₃. Vergrößert.
(Nach Pfurtscheller.)

Fig. 3.

Ein Fall von Prothetelie, d. i. vorzeitigem Auftreten äußerer Flügelanlagen bei einer normal flügellosen Larve eines Holometabolen: *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). Vergr. (Nach Heymons).

Aufenthalt und Ernährung in der Jugend und Reife wesentlich verschieden; die Raupe eines Schmetterlinges frisst Blätter, der Falter selbst kann nur Honig saugen; die Larven vieler Mücken leben im Wasser, die reifen Tiere an der Luft; die Larven mancher Käfer bohren im Holze, während sich die Imagines auf Blüten herumtreiben usw. Aber nicht ausnahmslos verläuft bei den genannten

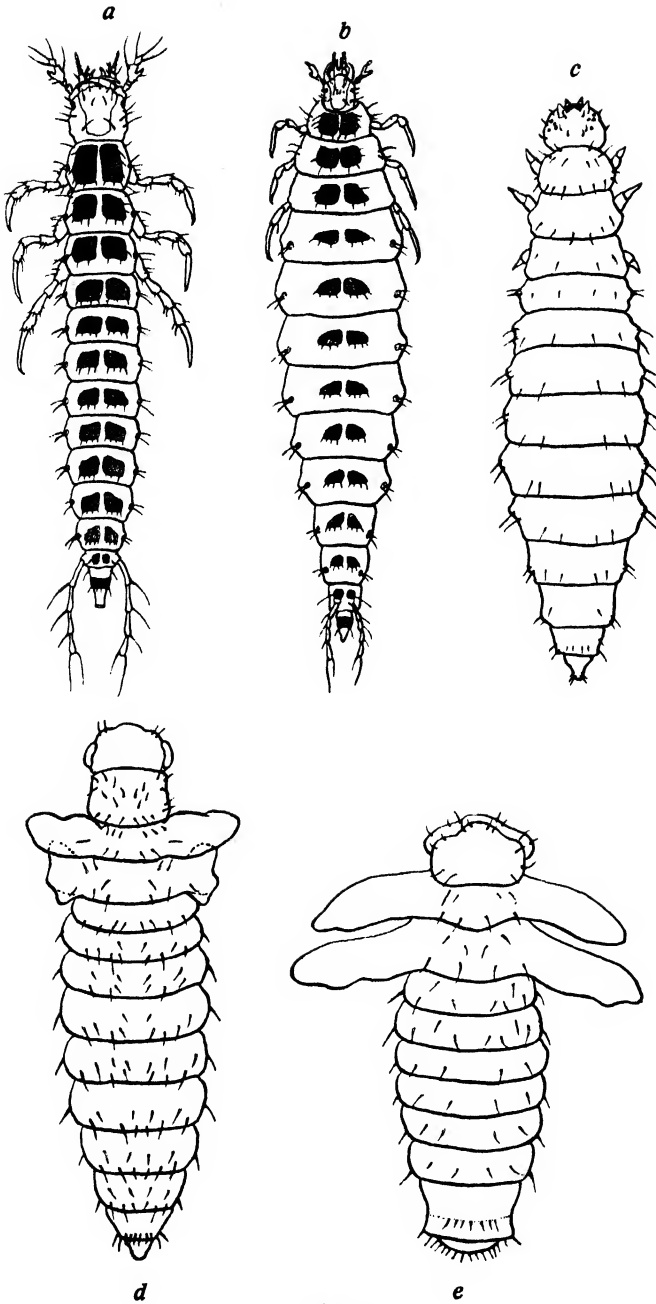


Fig. 4.

Jugendstadien von *Lebia scapularis* Fourcr. (Coleoptera, Carabidae). a Junglarve; b etwas ältere Larve mit beginnenden Reduktionerscheinungen; c erwachsene Larve mit bereits stark reduzierten Gliedmaßen; d Praenympha oder Vorpuppe; e Puppe. Vergrößert. (Nach Silvestri).

Insektenordnungen die Sache in so typischer Weise, ja manchmal ist die Erscheinung der Verwandlung durch Nebenumstände etwas ver-

schleiert. Es gibt zum Beispiel auch unter den genannten Insekten einzelne, bei denen der Unterschied zwischen Larve und reifem Tier nicht so auffallend in die Augen springt. Ich erinnere nur an die Raphidien, bei denen eine flügellose Imago der Larve wohl recht ähnlich wäre. Ich erwähne ferner jene Formen, wie z. B. gewisse Psychiden (Lepidopteren), deren ♀ (sekundär) so stark rückgebildet sind, daß sie sich von der Raupe nur wenig unterscheiden, ferner alle jene Formen, bei denen das präimaginale oder Puppenstadium nicht absolut ruht, sondern einer aktiven Fortbewegung fähig ist: Manche Trichopteren, Mantispas und andere, die wirklich herumlaufen oder schwimmen und dabei sogar ihre Gliedmaßen bewegen, nicht nur, wie das viele Puppen können, sich durch schlängelnde Bewegung des Leibes vorwärtschieben (Beispiele bei Lepidopteren, Coleopteren, Hymenopteren, Dipteren usw.).

Trotz dieser kleinen Schwierigkeiten ist es jedoch immer leicht, bei den genannten Insektenordnungen eine typische, echte Metamorphose zu erkennen. Der Unterschied zwischen Jugendform und Imago ist immerhin noch bedeutend und dokumentiert sich hauptsächlich in der viel unvollkommeneren (reduzierten) Entwicklung der Mundorgane, Fühler und Augen der ersteren. Die Flügelanlagen, abgesehen natürlich von sekundär flügellosen Tieren, bilden sich, wie wir sehen werden, als Imaginalscheiben unter der Haut. Sie treten höchstens abnormerweise in vereinzelten Fällen, die man als Prothetelie bezeichnet hat

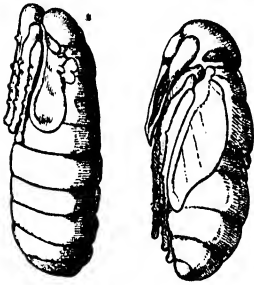


Fig. 5.

Zwei Puppenstadien einer Fliege (*Calliphora*). Links die Pronympha, rechts die fertige Puppe. Vergrößert. (Nach Lowe aus Berlese.)

(Raupe, Mehlwurm), schon vor dem Puppenstadium äußerlich zutage, während sie normal erst in jenem Stadium (oder in jenen zwei Stadien) außen sichtbar werden, welches wir oben als das „ruhende“ bezeichnet

haben und welches stets von längerer Dauer ist, durch die Unfähigkeit zur Nahrungsaufnahme charakterisiert und sowohl von den vorhergehenden aktiven Larvenstadien als von dem geschlechtsreifen Imagostadium durch je eine Häutung geschieden wird.

In einzelnen Fällen kann außer dem charakteristischen und typischen, mit äußeren Flügelscheiden ausgestatteten Nymphen- oder Puppenstadium noch eine sogenannte *Pracnympha* auftreten, die auch schon ruht, aber noch kleinere Flügel und Beine hat. Es ist entweder nur eine Wachstumsform der echten Puppe oder tatsächlich ein eigenes Stadium, durch eine Häutung von der echten Puppe getrennt (*Lebia*), auf jeden Fall aber zur Beurteilung der Verwandlung von geringer Bedeutung.

Es kann keinem Zweifel unterliegen und wird auch ganz allgemein angenommen, daß es sich in dieser Entwicklungsart, die gerade den höchststehenden Insekten zukommt, in dieser regelmäßigen Aufeinanderfolge mehrerer durch Häutungen getrennter echter aktiver Larvenstadien, eines inaktiven Puppenstadiums und eines sich nicht mehr häutenden Imagostadiums, dem die Fortpflanzung obliegt, um eine echte Metamorphose handelt, die wir in Übereinstimmung

mit allen Autoren als Holometabolie oder vollkommene Verwandlung bezeichnen werden. Charakteristisch für diese Art der Metamorphose ist, wie erwähnt, außer dem mehr oder weniger tiefgreifenden Unterschiede zwischen Larve und Imago, das Fehlen äußerer Flügelanlagen bei den Larven und das plötzliche Erscheinen derselben im mehr oder weniger ruhenden, aber nie fressenden Puppenstadium.

Auf die verschiedenen Typen der Larven und Puppen, nebst ihrer phylogenetischen Bewertung, sowie auf die mit der Umwandlung verbundenen sogenannten histolytischen Prozesse und die Ursachen der Holometabolie werden wir später zurückkommen. Hier sollen nur noch in Kürze einige Spezialfälle erwähnt werden, die aus dem allge-

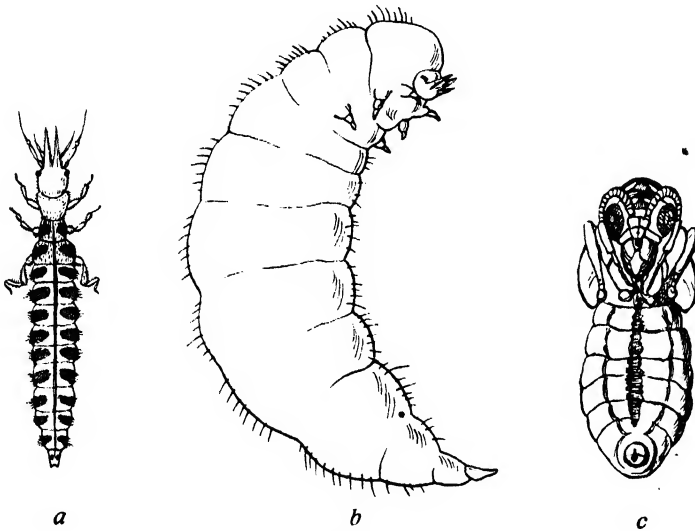


Fig. 6.

Rückschreitende Metamorphose von *Mantispa* (Neuroptera). a Junglarve von *Mantispa pagana* Fab. b Erwachsene Larve von *Mantispa styriaca* Poda. c Puppe von *Mantispa pagana* Fab. Vergrößert. (Nach Brauer.)

meinen Rahmen herauszufallen scheinen und daher auch mit eigenen Namen belegt wurden.

Der Entwicklungszustand oder besser die Entwicklungshöhe der Holometabolenlarven im Momente des Ausschlüpfens aus dem Ei oder bei viviparen Formen aus dem Mutterleibe ist recht verschieden, bleibt aber in der Regel während der ganzen Larvenperiode ziemlich gleich, oder es erfolgt eine allmähliche etwas weitere Ausgestaltung gewisser Organe.

Die meisten Käfer und Schmetterlingslarven, welche das Ei im Besitze der sechs thorakalen Beine verlassen, behalten diese bei, Dipterenmaden kommen als solche zur Welt und bekommen in ihrer ganzen Larvenzeit keine Beine usw. Es gibt aber Ausnahmen von dieser Regel, Fälle, in denen die junge Larve z. B. besser ausgebildete, vollkommene Gliedmaßen oder auch Sinnesorgane oder Mundteile besitzt als die weiter vorgeschrittene. Bekannte Beispiele dieser Art sind *Mantispa* mit ihrer beweglichen Junglarve oder die Meloiden mit ihren beweglichen Triungulinuslarven, ferner die Strepsipteren, auch manche Lepidopteren, bei welchen allen im Laufe der Entwicklung

eine mehr oder weniger weitgehende Rückbildung der betreffenden Organe stattfindet, also quasi aus einem vollkommenen Tiere ein unvollkommenes wird. In manchen Fällen erstreckt sich diese Rückbildung sogar auf die Imagines, wie bei den Strepsipteren ♀ und gewissen Psychiden. Auch bei *Lebia scapularis* folgt nach Silvestri auf die ursprüngliche typische Carabidenlarve eine reduzierte Form, aus welcher dann die Pränymphe hervorgeht. Wir können alle diese Fälle unter dem Namen „Rückschreitende Metamorphose“ zusammenfassen.

Normalerweise gibt es in der Entwicklung der Holometabolen, wie erwähnt, nur ein wirkliches Ruhestadium, die Puppe, oder höchstens noch unmittelbar vor dieser eine Pränymphe. Bei gewissen Coleopteren, den Meloiden, aber pflegt aus einer fressenden aktiven Larve eine als selbständiges Stadium auftretende eigene Ruheform, die Pseudochrysalis, hervorzugehen, die oft tonnenartig erhärtet und in der sich abermals eine bewegliche Larve entwickelt, welche ihrerseits erst die echte Puppe liefert. Wir nennen eine solche Metamorphose, die natürlich nichts ist als ein Spezialfall der Holometabolie, Übermetamorphose oder Hypermetamorphose. In diesem Falle ist die Verwandlung zugleich eine rückschreitende und eine Hypermetamorphose.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß in vielen Fällen die fertige Larve und nicht das Ei den Mutterleib verläßt: die

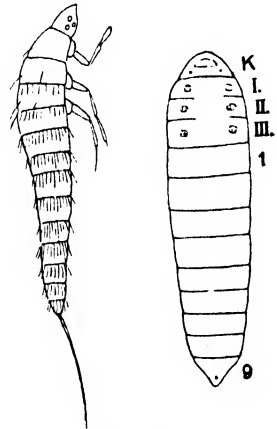


Fig. 7.]

Larvenformen von Strepsipteren. Links eine junge freilebende Larve von *Halictostylops Spencii* Nass., eine sogenannte Triungulinusform mit gut entwickelten Augen und Beinen. Rechts eine rückgebildete madenartige parasitische ältere Larve (K Kopf). I, II, III die Thoraxsegmente mit Beinrudimenten, 1—9 die Abdominalsegmente. Stark vergrößert. (Nach Nasonov.)

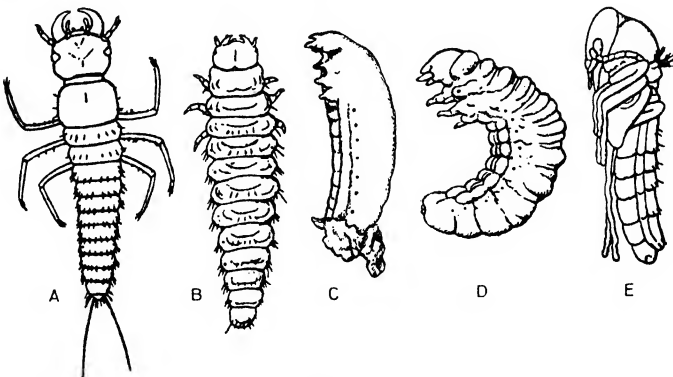


Fig. 8.

Hypermetamorphose von *Epicauta*. Vergrößert. (Nach Riley.) A Erste, bewegliche staphyliniforme Larve: Triungulinus genannt. B Zweite sogenannte caraboide Larve. C Aus der zweiten durch Häutung hervorgegangene Scheinpuppe oder Larva coarctata, unbeweglich ruhend und erhärtet. D Aus der Scheinpuppe hervorgegangene bewegliche engeringartige oder scarabaeoide 4. Larve. E Echte Puppe, aus der dann die Imago hervorgeht.

normal oder gelegentlich viviparen Tiere. Das geht so weit, daß manchmal, besonders bei den sogenannten pupiparen Dipteren, eine zur Verpuppung reife Larve geboren wird. Bei einer gleichfalls zu den Zweiflüglern gehörigen Gruppe von Termitengästen, den *Termitoxeniiden*, hat nun Wasmann festgestellt, daß aus dem Ei (*Termitoxenia*) oder aus dem Mutterleibe (*Termitomyia*) bereits eine fertige Fliege hervorgeht, die ohne weitere Häutung ausreift, so daß die ganzen Larven- und Puppenstadien unterdrückt, beziehungsweise in das Ei oder den Mutterleib verlegt sind. Da kein Zweifel darüber walten kann, daß diese aberrante Entwicklungsart aus einer normalen Holometabolie hervorgegangen ist, wird sie von Heymons als Cryptometabolie bezeichnet und konventionellerweise als Unterabteilung der Holometabolie behandelt, obwohl sie streng genommen als direkte Entwicklung zu bezeichnen wäre.

Wie steht es nun mit den anderen Insekten, die nicht in die Gruppe der Holometabola gehören und zum Teile mit

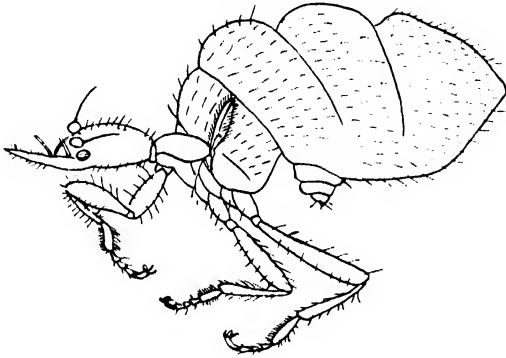


Fig. 9.

Ein cryptometaboles Insekt: *Termitoxenia Heimi* Wasm. (Phoridae), bei dem die Larven- und Puppenstadien unterdrückt sind. Vergr. (Nach Wasmann aus Handlirsch.)

Recht, zum Teil wohl mit Unrecht als die tieferstehenden betrachtet werden? Ist es berechtigt, sie alle oder wenigstens einen Teil davon als „ametabol“ zu bezeichnen? Hier beginnen die weitgehenden Meinungsverschiedenheiten der Autoren. Jene, welche in erster Linie die Flügelbildung im Auge haben, die ja nie sofort bei dem Verlassen des Eies eintritt, sondern erst in einem der nächstfolgenden Stadien, finden natürlich, daß infolgedessen alle geflügelten Insekten eine Verwandlung durchmachen. Sie bezeichnen als „ametabol“ daher nur jene Insekten, die niemals Flügel bekommen; also die Apterygoten, die Tierläuse und dergleichen, hüllen sich aber betreffs der zahllosen zeitlebens flügellos bleibenden Mitglieder anderer normalerweise geflügelter Gruppen und der zahlreichen Fälle, in denen nur ein Geschlecht oder nur einzelne Individuen flügellos bleiben, meist in tiefes Schweigen. Auch berücksichtigen sie die oft recht ansehnlichen Unterschiede, welche auch bei zeitlebens flügellosen Formen zwischen Jugendform und Geschlechtstier bestehen, viel zu wenig. Diese Schwierigkeiten hat offenbar schon Burmeister richtig erkannt und, wie erwähnt, dadurch zu überwinden gesucht, daß er schlangweg alle nicht holometabolen Formen, also alle jene, die kein wirklich ruhendes, beziehungsweise wenig-

stens kein nichtfressendes Puppenstadium durchlaufen, als ametabol bezeichnete. Mit diesem Vorgange können wir uns aber heute nicht zufrieden geben, da wir wohl allgemein der Ansicht sind, das eigentliche Kriterium für „Verwandlung“ oder Metamorphose im Gegensatze

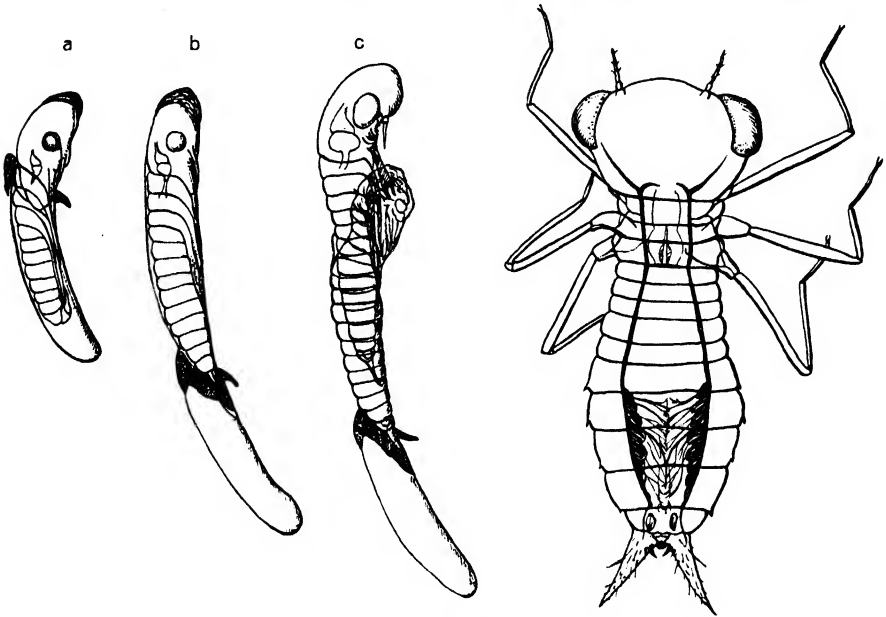


Fig. 10.

Die ersten Larvenstadien der anisopteren Odonate *Anax papuensis* Burm. (Nach Tillyard.) Vergr. *a* und *b* stellt das Auskriechen der ersten noch embryoiden Larve aus dem Ei dar, *c* die erste Häutung, aus welcher die rechts stärker vergrößert dargestellte 2. Larve hervorgeht, bei der auch die Tracheenhauptstämme und damit verbundenen Darmkiemen gezeichnet sind.

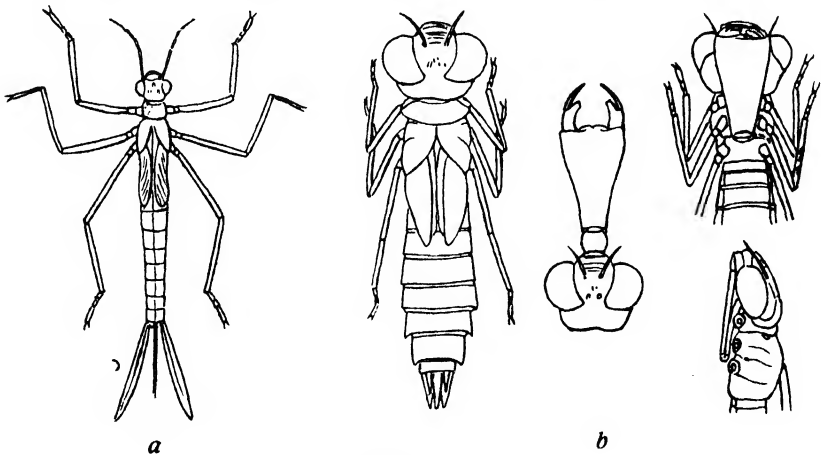


Fig. 11.

Semiimaginforme Odonatenlarven. *a* *Calopteryx* (Zygoptera). Atmet durch die drei kaudalen Anhänge. (Nach Handlirsch.) *b* *Aeschna* (Anisoptera). Atmet durch die Darmkiemen. Die rechts in drei Bildern dargestellte „Fangmaske“ ist eine auffallende coenogenetische Modifikation des 3. Kieferpaares, die teilweise in das Imaginalstadium übergeht. (Nach Tillyard.)

zu direkter Entwicklung liege nicht in dem Vorhandensein eines Ruhestadiums, sondern in der beträchtlichen Verschiedenheit zwischen Jugendform und Geschlechtstier, welche Verschiedenheit hauptsächlich durch das Fehlen imaginaler Merkmale beim Jungtier und das Auftreten provisorischer, der Imago fehlender Bildungen in den Jugendstadien zum Ausdruck kommt.

Von diesem Gesichtspunkte aus müssen wir wenigstens den Libellen (Odonaten), die als Larven alle eine ganz auffallende „Fangmaske“ besitzen, zum Teil außerdem mit Darmkiemen, zum Teil mit abdominalen Kiemengliedmaßen versehen sind, ferner den Eintags-

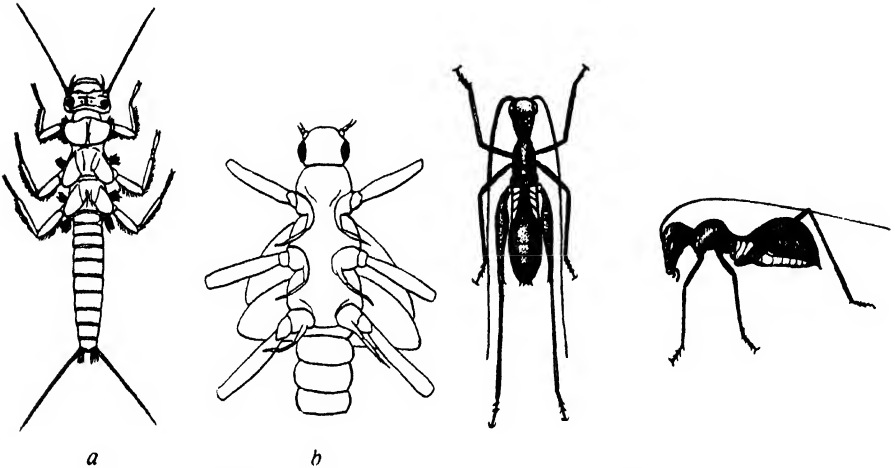


Fig. 12.

Fig. 12.

Fig. 13.

Larven von Perlarien. Vergrößert. a *Perla* sp. Mit Kiemenanhängen an der Basis der Gliedmaßen. (Aus Handlirsch.) b Thorakalregion von *Nephelopteryx nebulosa* L. mit Anhängen an den Hüftgliedern. (Nach Lauterborn.)

Fig. 13.

Ameisenähnliche Larve einer grünen Laubheuschrecke: *Eurycorypha* (*Myrmecophana*) *fallax* Br. Vergrößert. (Nach Heikertinger aus Handlirsch.)

fliegen (Ephemeriden), deren Larven ja die bekannten, der Imago fehlenden Kiemengliedmaßen am Hinterleibe tragen, endlich auch dem Großteile der Perlarien eine Metamorphose zusprechen, wie es ja die meisten Autoren wollen und auch durch eigene Termini, wie etwa „Hemimetabola“, zum Ausdruck bringen.

Aber auch bei anderen nicht holometabolen Gruppen finden wir bei näherer Untersuchung meistens mehr oder minder auffallende Unterschiede zwischen Jugendform und Imago — auch ganz abgesehen von der anfänglichen Flügellosigkeit. Ich erinnere nur an jene Locustiden (Laubheuschrecken) *Eurycorypha* (*-Myrmecophana*), deren Larve wie eine Ameise aussieht und sich dann in eine typische grüne Laubheuschrecke verwandelt; ich erinnere ferner an gewisse Ohrwürmer (Dermapteren) *Diplatys* (*Dyscritina*), welche in der Jugend lange vielgliedrige Cerci haben, später aber die charakteristischen ungegliederten Zangen bekommen; ferner an die Larven der Schaumzikaden (Cercopidae-Homoptera), welche in der Jugend ganz eigenartige Apparate des Abdomens besitzen, die später verloren

gehen; an die Jungen gewisser Membraciden mit ihren auffallenden kammartigen Abdominalrücken; an die Wasserwanzen, bei denen oft die Atmungsorgane in der Jugend ganz anders sind als später; an die

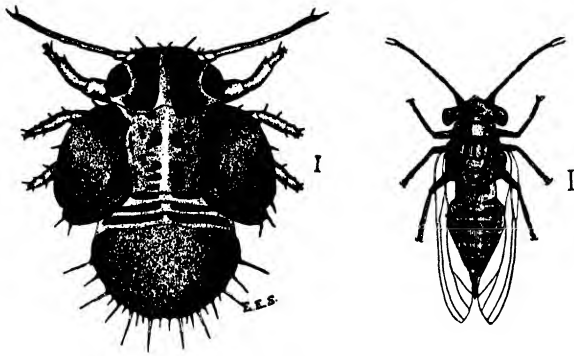


Fig. 14.

Paurometabole Entwicklung von *Psylla pyricola* Först. (Homoptera). Links eine erwachsene Larve, die man als semiimagineum bezeichnen kann; rechts eine Imago. Vergrößert. (Nach Slingerland aus Handlirsch.)

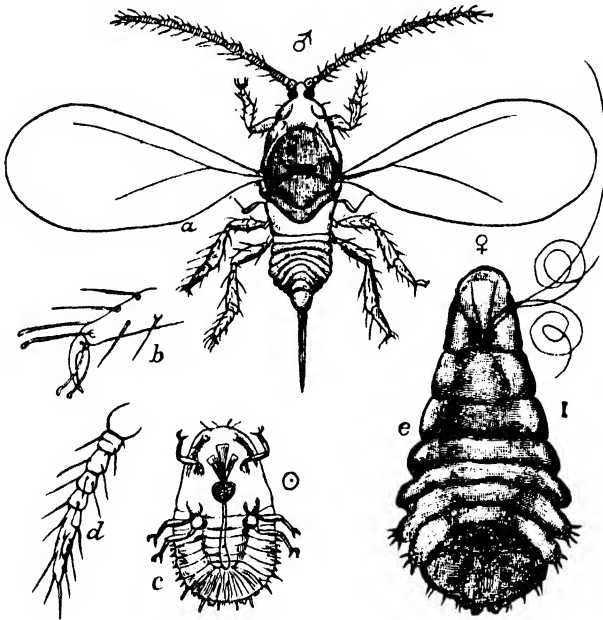


Fig. 15.

Rückschreitende Metamorphose einer Coccide (*Lepidosaphes ulmi* L.). *a* Männchen (geflügelt, aber ohne Mundteile); *b* dessen Tarsus; *c* Larve (mit gut entwickelten Beinen und Mundteilen); *d* deren Antenne; *e* Weibchen (flügel- und beinlos, aber mit gut entwickelten Mundteilen). Vergrößert. Nach Howard aus Handlirsch).

Baumwanzen, deren dorsale abdominale Stinkdrüsen bei der Imago wenigstens oft stark reduziert sind; an viele Jugendformen von Psylliden und Aphididen, welche allerlei Wachsdrüsen besitzen, die dem reifen Tiere fehlen; an die Jugendformen vieler Cocciden, welche gut ausgebildete Beine besitzen, die später atrophieren und

vieles andere! Dabei sehe ich ganz ab von den zahllosen scheinbar unbedeutenderen Bildungen, wie Borsten und andere Integumentanhänge, und von den Farben, die ja sehr häufig in der Jugend ganz anders sind, von der Verschiedenheit der Fühler, Beine, der Mundorgane und auch manchmal der Augen. Kurz, wir werden in den meisten Fällen doch berechtigt sein, von einer Metamorphose zu sprechen, wenn auch von einer mehr oder minder unvollkommenen, und werden daher die „Ametabola“ im Sinne Burmeisters nicht gelten lassen.

Gibt es überhaupt wirklich ametabole Insekten? Diese Frage hat schon Heymons erörtert und gefunden, daß es wohl bei einigen wenigen hauptsächlich parasitischen Formen, also etwa bei Läusen, der Fall zu sein scheine, nicht aber bei den gewöhnlich als solche Tiere mit typischer direkter Entwicklung bezeichneten Apterygoten. Und er hat in diesem letzteren Punkte sicher recht, denn gerade bei den ursprünglichsten Typen dieser letzteren Gruppe, bei den Machiliden und Lepismatiden, zeigen sich nicht unbedeutende Unterschiede zwischen Jugendform und Imago in der Zahl der Abdominalbeine beziehungsweise ihrer Nebenapparate (Bläschen) und in anderen Merk-

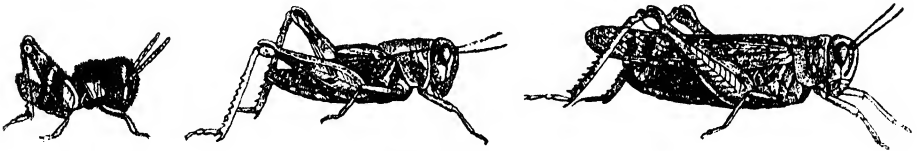


Fig. 16.

Eine typisch paurometabole Form: *Caloptenus italicus*. Links zwei Stadien der imagiiformen Larve. Rechts die Imago. Natürliche Größe. (Nach Berlese.)

malen. So fehlen dem jungen *Machilis* die Griffel der Thorakalbeine, und die Schuppen, die Fühler und Cerci sind anders und dergl. mehr. *Lepisma* hat in der Jugend weniger Griffel am Abdomen. Aber auch bei den Japygiden haben Jugendformen gegliederte Cerci, die Erwachsenen eingliedrige Zangen, und bei Collembolen finden sich allerlei auffallende Unterschiede in den Fühlern usw. Bei den Proturen hat sogar das junge Tier um einige Segmente weniger als das reife! Es haben also auch diese Insekten eine Metamorphose. Was endlich die Tierläuse, die Mallophagen und Pediculiden betrifft, so ist auch bei ihnen, wenigstens in der Regel, ein deutlicher Unterschied vorhanden, sei es nur in der Form, Behorstung oder auch in der Fühler- und Beinbildung.

Ich halte es daher, solange keine scharfen Grenzen zwischen den einzelnen Stufen der Metabolie feststellbar sind, für angezeigt, den Ausdruck „Ametabola“ aufzugeben und alle Insekten, die nicht typische Holometabola sind, im Gegensatz zu diesen als Heterometabola¹⁾ zu bezeichnen, das soll heißen: Tiere mit einer von der Holometabolie verschiedenen Metamorphose — nichts anderes.

Eine weitere Einteilung der Heterometabolie wird weiter unten versucht werden. Hier sei nur noch einmal betont, daß wir unter typischer Heterometabolie zunächst alle Verwandlungsarten der Insekten verstehen wollen, welche von der typischen Holometabolie

¹⁾ Meines Wissens hat Packard 1863/70 diesen Ausdruck zuerst verwendet, aber in etwas weiterem Sinne, da er auch die Coleopteren dazurechnet.

dadurch abweichen, daß kein eigenes nichtfressendes Puppenstadium vorhanden ist, in dem die typischen, definitiven imaginalen Organe, namentlich die Flügel — wo solche überhaupt ausgebildet werden — zum ersten Male in Erscheinung treten. Hier muß jedoch

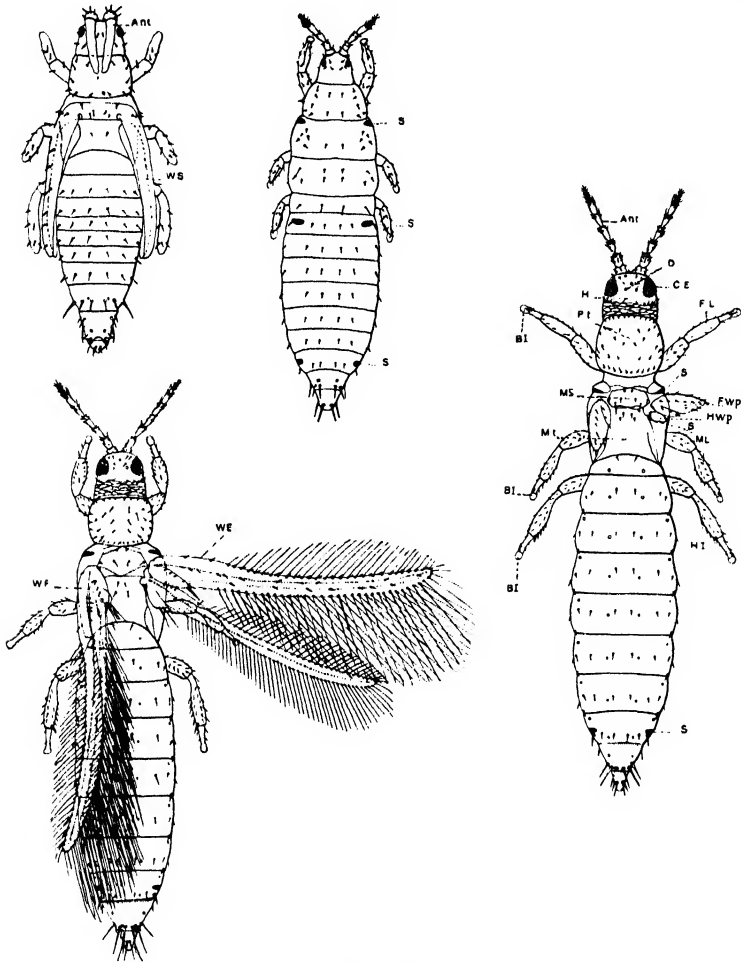


Fig. 17.

Ein Beispiel für Neometabolie der Thysanopteren: *Limothrips poaphagus* Hinds. Oben Mitte eine Larve ohne Flügelscheiden, daneben links eine ruhende Puppe mit Flügelscheiden, rechts ein erwachsenes kurzflügeliges ♀, unten ein geflügeltes ♂. *Ant* Antenne; *o* Ocellen; *CE* Komplexauge; *H* Hinterhaupt; *Pt* Prothorax; *Ms* Mesothorax; *Mt* Metathorax; *S* Stigmen; *WS* Flügelscheiden der Puppe; *FL* Vorderbein; *ML* Mittelbein; *HL* Hinterbein; *BI* Endblasen der Füße; *FWp*, *HWp* Stummel der Vorder- und Hinterflügel des ♀; *WE* ausgebreitete, *WF* gefaltete Flügel des ♂. Vergrößert. (Nach Hinds.)

die Aufmerksamkeit auf einige Insektenformen gelenkt werden, die ihrer Verwandtschaft nach in sonst ausgesprochen heterometabole Gruppen gehören, in ihrer Verwandlung aber derart an typische Holometabole erinnern, daß es in gewissem Sinne berechtigt erscheinen würde, sie direkt als holometabol zu bezeichnen: die Physopoden (Thysa-

nopteren), einige Pflanzenläuse aus den Gruppen der Chermesiden, Aleurodiden und namentlich der Cocciden.

Bei den Thysanopteren (Physopoden) folgt (nach Börner) auf drei Larvenstadien mit ungegliederten Tibiotarsen, einfachem Brustabschnitt und Larvenaugen ein einziges Nymphenstadium mit Flügelstummeln, gegenseitig abgegrenzten Tibien und Tarsen und vergrößerten Seitenaugen. Nach Priesner kommen aber bei diesen Tieren zwei flügellose Larvenstadien, eine Vorpuppe und 1–2 Puppenstadien vor.

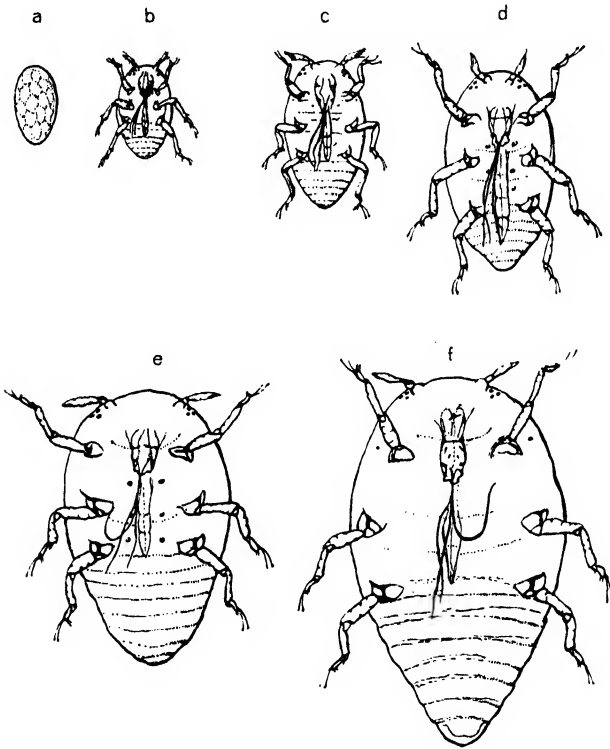


Fig. 18.

Entwicklungsstufen der ungeflügelten parthenogenetischen Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Pl.) a Ei, b—e durch Häutungen geschiedene Larvenstadien, f zeugungsfähige Form. Vergrößert. (Schematisch nach Ritter u. Rübsaamen.)

welche ruhen, keine Nahrung aufnehmen und bei geflügelten Formen Flügelscheiden besitzen. Häufig treten diese Flügelscheiden auch schon bei der Vorpuppe auf, aber nicht immer. Durch die ruhende, sich nicht ernährende Puppe stimmen also diese Tiere mit den echten Holometabolen überein; sie unterscheiden sich von diesen anscheinend nur zum Teil durch das Auftreten der Flügelscheiden in einem präpupalen Stadium.

Bei den Chermesinen und Phylloxerinen (Homopteren) unterscheidet Börner gleichfalls drei flügellose Larvenstadien, ein Nymphenstadium mit Flügelstummeln und das geflügelte Reifestadium.

Das Nymphenstadium steht in vieler Beziehung in der Organbildung der Imago bereits näher als der Junglarve, besitzt aktive Mundorgane und ruht nicht. Der Unterschied von anderen normalen Homopteren, Heteropteren, Orthopteren und dergleichen liegt also fast nur darin, daß die Anlagen der Flügel erst im letzten präimaginalen Stadium äußerlich in Erscheinung treten. Ob sie, wie bei den echten Holometabolen, schon früher innen als Imaginalscheiben

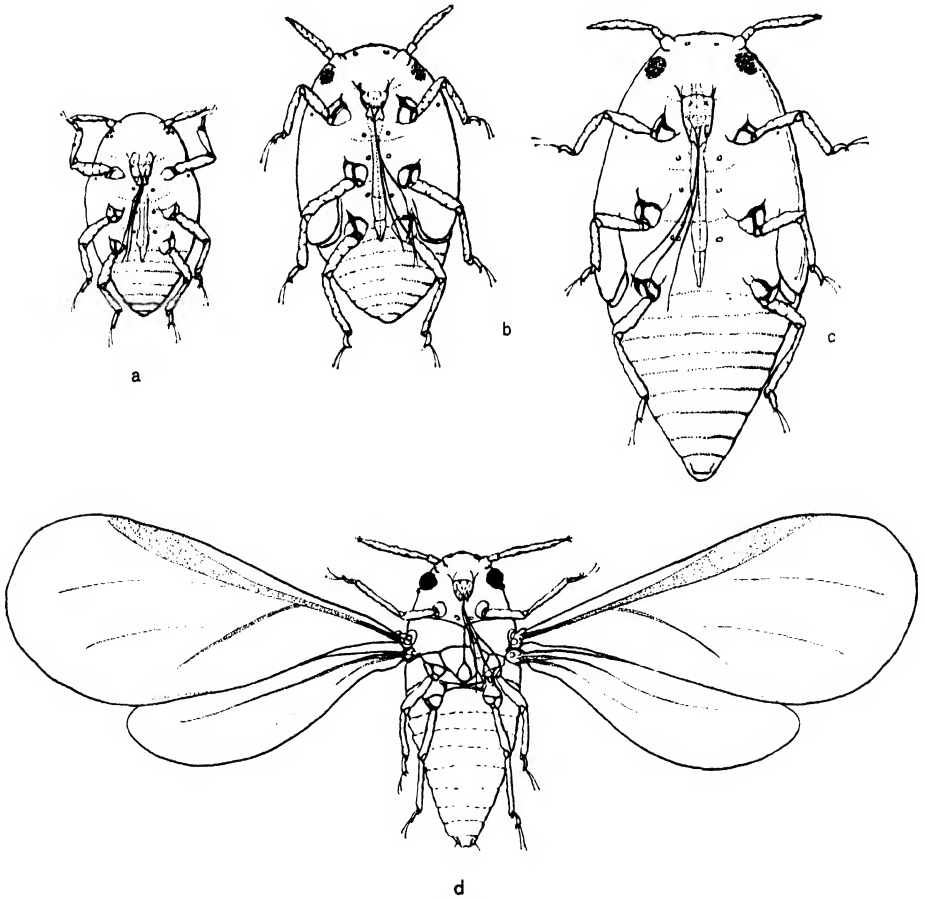


Fig. 19.

Entwicklungsgang der geflügelten Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Pl.). Bei *a* sind die Flügelscheiden noch kaum angedeutet, bei *b* u. *c* schon gut entwickelt. Die Entwicklung stimmt im Wesen mit der anderer Paurometabolen überein. Vergrößert. (Schematisch nach Ritter-Rübsaamen.)

nachweisbar sind, ist mir unbekannt. Durch dieses Hinausschieben der Flügelbildung, das wir auch schon bei den Thysanopteren (Physopoden) gesehen haben, nähern sich die Chermesinen allerdings den Holometabolen. Würde die Nymphe keine Nahrung aufnehmen, so wüßte ich keinen Unterschied, denn die Junglarven sind von der Imago fast ebenso stark verschieden als etwa bei *Raphidia*.

Wieder anders verhält sich die Sache bei den Aleurodiden oder Mehlläusen, welche zweifellos den Psylliden nahe stehen und,

wie diese, in den Jugendstadien allerlei provisorische Organe palingenetischer und caenogenetischer Natur besitzen. Die anfänglich frei beweglichen und mit gut entwickelten Mundteilen und Beinen, Fühlern und.

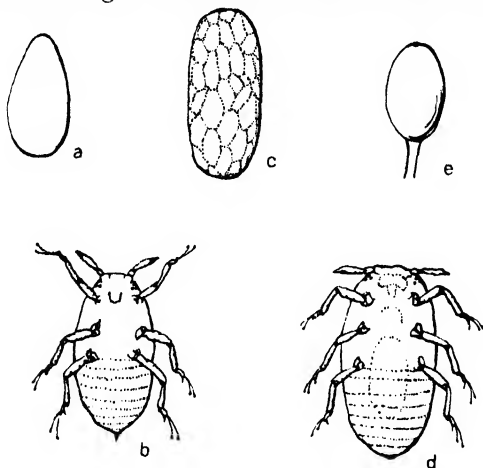


Fig. 20.

Fig. 20.

Geschlechtstiere der Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Pl.). a Ei des Männchens, b reifes Männchen, c Ei des Weibchens, d reifes Weibchen, e befruchtetes Ei. Die Mundteile fehlen dem Geschlechtstiere. Vergrößert. (Schematisch nach Ritter u. Rübsaamen.)

Fig. 21.

Fig. 21.

Larve von *Raphidia* sp. (Raphidiidae). Vergrößert. (Aus Handlirsch.)

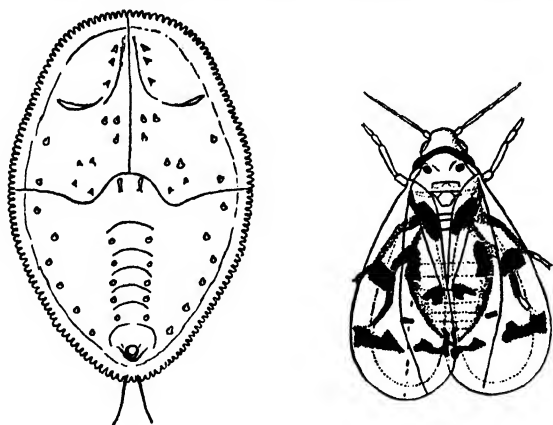


Fig. 22.

Neometabolie von *Aleurodes* (Homoptera). Links das ruhende, zu einem „Puparium“ erhärtete Larvenstadium, aus welchem direkt die Imago (rechts) hervorgeht. Vergrößert. (Aus Handlirsch.)

Augen ausgestatteten Larven setzen sich fest, und ihre Beine nebst anderen Organen erfahren eine auffallende Reduktion (rückschreitende Metamorphose). Die Haut, an der äußerlich keine Flügelanlagen zu sehen sind, erhärtet zu einem sogenannten Puparium, welches tatsächlich an die Tonnen der Dipteren erinnert. Aber im Gegensatz zu diesen ent-

wickelt sich in dieser Tonne nicht etwa eine mit eigener Nymphenhaut versehene Nymphe oder Puppe, sondern gleich die geflügelte Imago. Es ist also das immer durch Flügelanlagen charakterisierte Nymphen- oder Puppenstadium völlig unterdrückt, was meines Wissens bei typischen Holometabolen nie der Fall ist. Die Flügelbildung ist also hier noch weiter hinausgeschoben.

Was endlich die Cocciden oder Schildläuse betrifft, so muß ich vorausschicken, daß sich die tieferstehenden Formen dieser Gruppe in bezug auf ihre postembryonale Entwicklung nicht wesentlich von anderen Homopteren unterscheiden. Die Junglarven sind bewegliche Tiere mit Gliedmaßen, Mundteilen, Augen und allerlei provisorischen Organen von geringer Bedeutung. Die männlichen Individuen erhalten im Laufe der Häutungen, während welcher sie durchaus aktiv bleiben, ihre Flügelscheiden, welche nach der letzten Häutung die definitiven

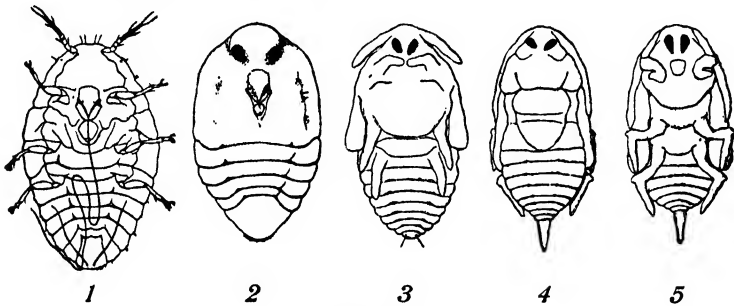


Fig. 23.

Neometabolie des Männchens einer Coccide aus der Gruppe der Diaspiden. 1 Bewegliche Junglarve von der Ventralseite gesehen mit gut entwickelten Beinen und Mundteilen; 2 zweite beinlose Larve von der Ventralseite; 3 Promympha von unten. 4, 5 ruhende Puppe von oben und unten mit Flügelscheiden und reduzierten Mundorganen. Vergrößert. (Nach Berlese.)

Flügel liefern. Gleichzeitig atrophieren aber die Mundteile. Bei den weiblichen Individuen kommt es gar nicht zur Flügelbildung, und die Mundteile bleiben bis zur Imago erhalten. So z. B. bei *Orthesia* und dergleichen. Andere ♀ setzen sich frühzeitig fest, bilden einen Schild, und es erfolgt eine mehr oder weniger weitgehende Reduktion der Gliedmaßen und Sinnesorgane bei Erhaltung der Ernährung, also eine rückschreitende Metamorphose. Abweichend von diesen Typen, verhalten sich die subterranean ♀ der Porphyrophorinen und Margarodinen, deren freilebende Jugendformen mit Fühlern und Rüssel versehen sind. Auf diese Stadien folgen andere, die sich einkapseln und die Gliedmaßen rückbilden. Ihr Rüssel wird funktionslos, und der Darm erleidet unter histolytischen Vorgängen eine Rückbildung. Später, nach der letzten Häutung, erscheinen die ♀ wieder beweglich, mit Füßen und Fühlern ausgestattet, aber die Mundorgane sind völlig geschwunden. Wir haben also hier wieder einen Fall, der mit der Holometabolie flügelloser Formen weitgehend übereinstimmt, denn er besitzt ein eigenes ruhendes, sich nicht ernährendes Stadium. Die Atrophie der Mundorgane bei der beweglichen Imago ist ein Spezialfall, der sich in analoger Weise, wenn auch nicht so auffallend, auch bei echten Holometabolen wiederfindet.

Ähnlich wie bei diesen Weibchen verhält sich auch die Entwicklung bei manchen männlichen Schildläusen, z. B. den Diaspiden.

Auf die freilebende erste Junglarve folgen ruhende Stadien, bei denen stets die Mundteile verloren gehen, um nicht wieder zu erscheinen, und bei denen auch Beine und Fühler oft schwinden. Später allerdings werden diese letzteren Organe in anderer Form nebst Flügelscheiden neu ausgebildet, so wie z. B. bei Holometabolen, welche, wie etwa die männlichen Strepsipteren, nach einem beweglichen Stadium mit

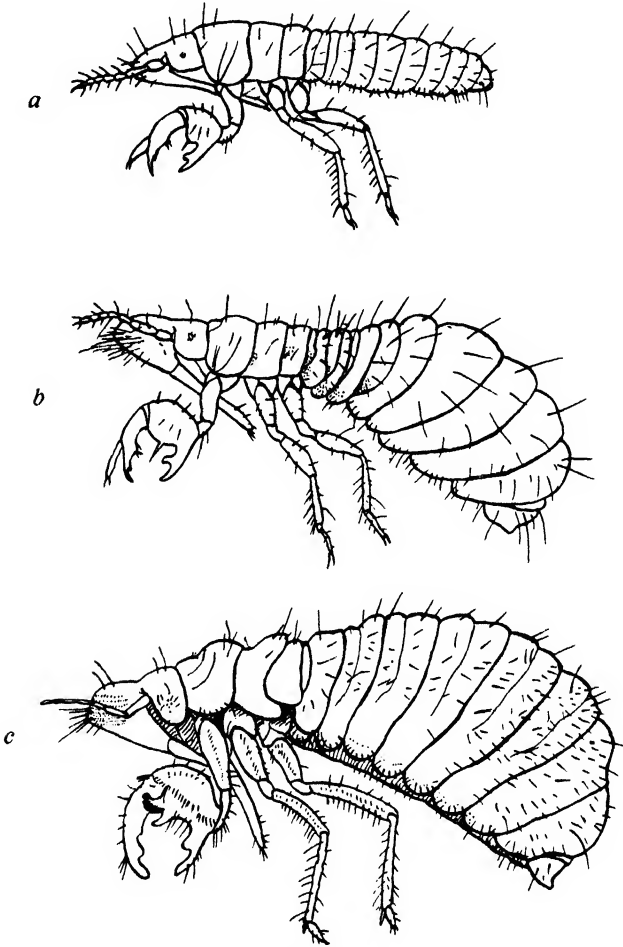


Fig. 24.

Jüngere Larvenstadien von *Tibicen septendecim* (Cicadidae). *a* eben aus dem Ei geschlüpft; *b* dieselbe 1. Larve nach 18 Monaten; *c* 4. Larve bereits mit Anfängen der Flügelscheiden. Vergrößert. (Nach Marlatt.)

Gliedmaßen ein passives madenähnliches durchleben und dann im Puppenstadium die definitiven Fühler, Beine und Flügel, aber keine Mundteile zeigen. Wo liegt hier der Unterschied?

Auf jeden Fall lehren uns diese Beispiele, daß es unter sonst ausgesprochen heterometabolen Gruppen zur Ausbildung einer Verwandlungsart kommen kann — und dies in mehreren Reihen ganz selbständig —, welche von der echten Holometabolie der eingangs besprochenen, in ihrer Gänze holome-

tabolen Ordnungen kaum mit einiger Schärfe zu trennen ist. Sie lehren uns aber auch, daß ruhende Stadien keineswegs nur bei typischen Holometabolen vorkommen und daß die Verschiebung der Flügelbildung selbst noch über das präimaginale Stadium hinaus möglich ist (*Aleurodes*). Es ist übrigens auch bei anderen Heterometabolen nicht immer gerade das zweite Larvenstadium, in dem die Flügel-scheiden zuerst sichtbar werden, und Ruhestadien vorübergehender Art finden sich während der Häutungen bei manchen Formen, z. B. nach Holmgren (aus Heymons) bei den Termiten, ferner bekanntlich bei den Singzikaden vor der letzten Häutung, aber auch bei Libellen, Perliden und anderen Formen. Der für die besprochenen



Fig. 25.

Letzte Larve (sogenannte Nympe) von *Cicada plebeia* Scop., aus welcher eben die Imago schlüpft.
Nat. Größe.
(Nach Berlese.)

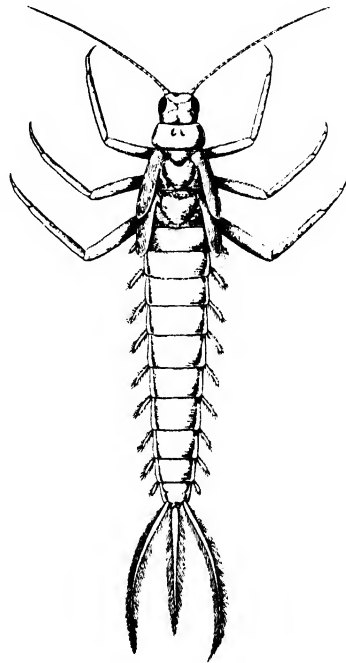


Fig. 26.

Fig. 26.
Archaische Prometabolen-larve: *Phthartus rossicus* Handl. (Ephemerida) aus dem Perm Rußlands. Trägt noch auf 9 Segmenten Kiemengliedmaßen. Vergrößert. (Nach Handlirsch.)

der Holometabolie sich nähernden Fälle vorgeschlagene Name Neometabola erscheint mir passend.

Aus dem bisher besprochenen Tatsachenmaterial ergibt sich nun wohl schon zweifellos, daß nicht einmal die Ametabola im Sinne von Leach, geschweige denn im Sinne von Burmeister diesen Namen verdienen. Das hat man längst erkannt und infolgedessen versucht, dem Problem durch weitere Gliederung der Gruppe und Einführung von allerlei Termini gerecht zu werden. Es entstanden die Namen Hemimetabola, Paurometabola, Epimorpha und viele andere, teils neben, teils statt „Ametabola“ angewandt. Am häufigsten findet sich wohl der erste dieser Namen, und zwar vorwiegend zur Bezeichnung der Entwicklung jener Ordnungen, welche amphibiotisch leben und, wie man sagt, daher in den aquatilen Jugendstadien „provisorische“ Atmungsorgane besitzen müssen.

Da sind zunächst die Eintagsfliegen oder Ephemeriden, deren Larven an den Hinterleibssegmenten verschieden gestaltete, aber m. E. entgegen der Ansicht Dürkens doch ventrale, auf Derivate embryonaler Gliedmaßenanlagen zurückführbare Kiemen tragen, die man jedenfalls als auffallende „provisorische“ Organe anerkennen muß, wenn man auch darüber streitet, ob sie palingenetischer oder coenogenetischer Natur sind. Diese Anhänge sind heute in höchstens acht Paaren erhalten, bei alten fossilen Formen waren es aber neun. Wenn wir diese Kiemen auch als Neuerwerbungen deuten wollten, so müßte die Ephemeridenlarve doch in anderer Hinsicht als sehr ursprüng-

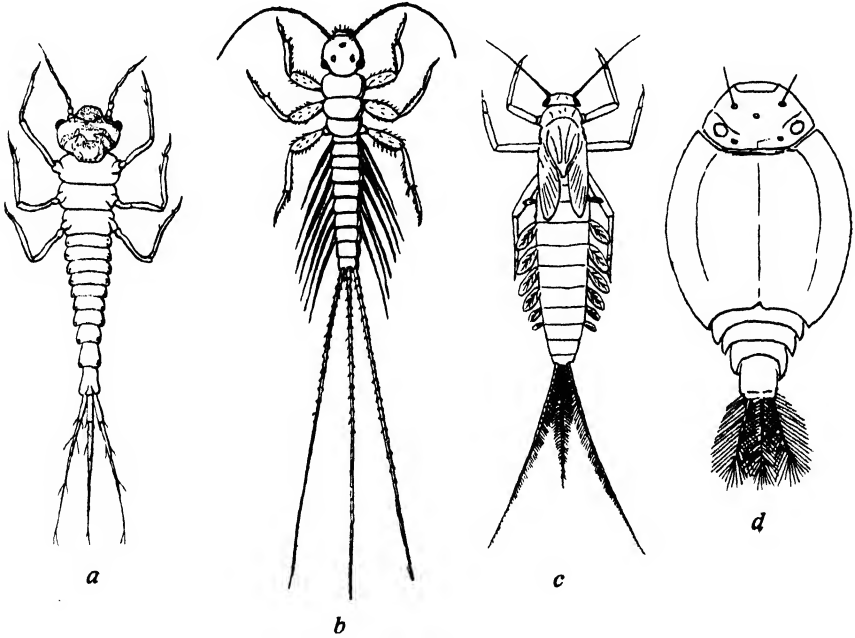


Fig. 27.

Rezente Ephemeridenlarven. *a* *Ephemera vulgata* L. Junglarve mit noch sehr kleinen abdominalen Gliedmaßenhöckern. Ventralansicht. Stark vergr. (Nach Heymons.) *b* *Paraleptophlebia* sp. Sehr junge Larve mit bereits großen Kiemen-gliedmaßen. Stark vergrößert. (Nach Rousseau.) *c* Ältere Larve von *Baetis shodani* Pict. $\times 4$. (Nach Eaton.) *d* Ältere Larve von *Prosopistoma fobiaceum* Fourcr. $\times 10$. Ein sehr hochspezialisierter Typus. (Nach Vayssière.)

lich bezeichnet werden, denn sie hat ursprünglichere Augen und Fühler als die Imago und vollkommener Mundteile. Bei der neugeborenen Larve sind weder die Kiemen noch die Flügelscheiden ausgebildet, aber beide erscheinen bald. Die Zahl der Häutungen ist wesentlich größer als bei den gewöhnlichen Heterometabolen und Holometabolen, und endlich geht eine Form hervor, welche der Imago bereits ganz ähnlich ist, beweglich und sogar flugfähig: die „Subimago“. Diese nimmt wie die folgende imaginale Form keine Nahrung mehr auf, denn ihre Freßorgane sind bereits reduziert; sie häutet sich nach kurzer Zeit abermals mit Einschluß der Flügel und liefert die sogenannte echte Imago. Es sind Fälle bekannt, in denen bereits die Subimago fortpflanzungsfähig ist, wenigstens in einem Geschlechte (*Palingenia* ♀),

ebenso Fälle, in denen dann das eigentliche Imaginalstadium nicht mehr zustande kommt. Über die Deutung dieser Subimago sind die Ansichten stets sehr verschieden gewesen: eine fliegende Larve, eine fliegende Puppe, ein Imaginalstadium. Letztere Ansicht wird in

Fig. 28.
Subimago (links) und Imago
(rechts) von der Eintagsfliege
Ephemera vulgata L. Vergrößert.
(Original.)

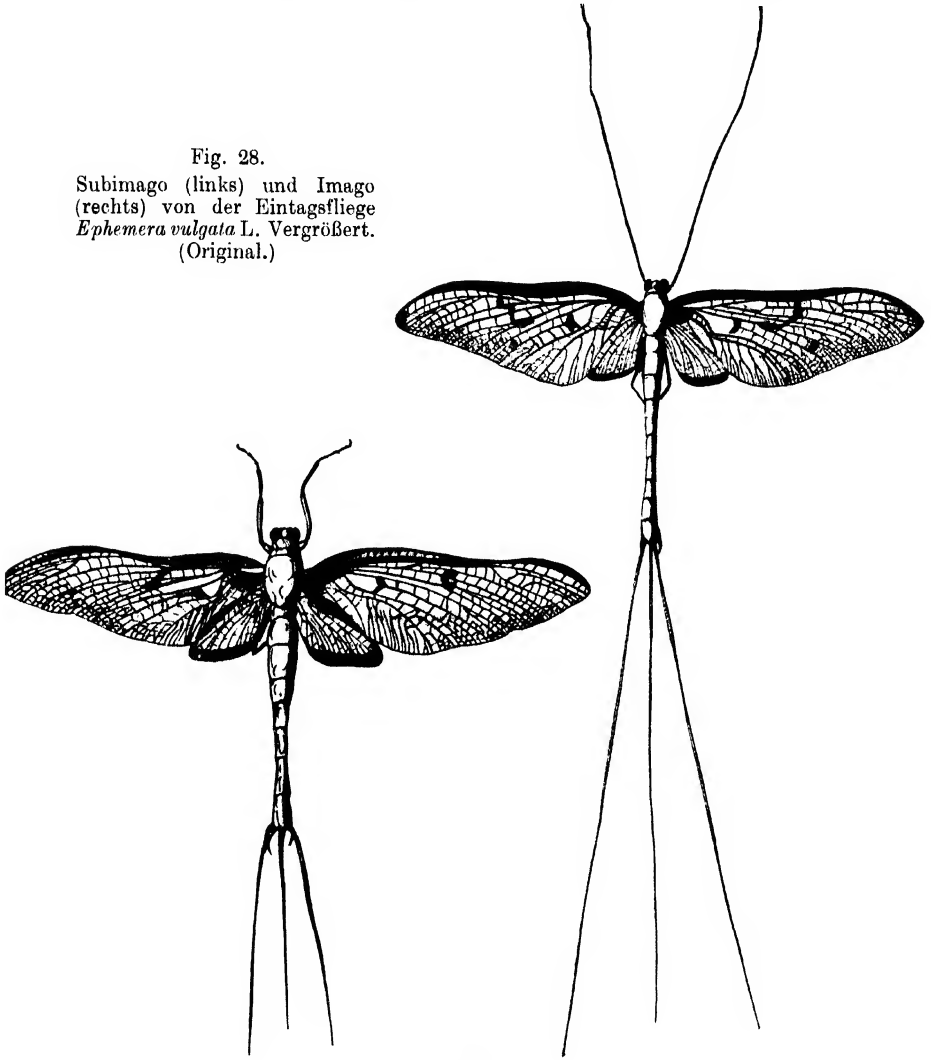


Fig. 28.

neuerer Zeit von mehreren Autoren vertreten und ist höchstwahrscheinlich die richtige. Offenbar hatten die ursprünglichen Insekten, die Palaeodictyopteren des Palaeozoikums noch im geschlechtsreifen Stadium Häutungen, ähnlich wie es bei Crustaceen der Fall ist. Ein Überbleibsel dieses ursprünglichen Zustandes finden wir bei den Eintagsfliegen mit ihrer Subimago, und wir wundern uns nicht darüber, denn gerade diese Gruppe zeigt ja noch so viele andere archaische Züge, die nur durch einige coenogenetische Bildungen der Imago etwas beeinträch-

tigt erscheinen, namentlich durch die Reduktion der Mundorgane und die Hypertrophie der Augen. Beides kommt bei den Larven nicht vor, die eben in diesem Falle ursprünglicher sind als das Geschlechtstier. Wir haben also hier einen sehr ursprünglichen Typus postembryonaler Entwicklung vor uns, vielleicht den ursprünglichsten, der bei Insekten noch existiert. Er scheint nur durch oben erwähnte Momente etwas modifiziert und in gewissem Sinne rückschreitend geworden zu sein. Heymons schlug ganz passend für diese Tiere den Namen Prometabola vor.

Bei den Odonaten oder Libellen finden wir dagegen ganz andere Verhältnisse: Das Subimagostadium fehlt, und die Geschlechtstiere häuten sich nicht mehr; die Zahl der Häutungen ist normal; die Jugendformen sind von der Imago insofern stärker verschieden, als sie wirklich coenogenetische Bildungen erworben haben, die wohl zum Teil in das Imagostadium mit geschleppt werden, die Darmkiemen und die

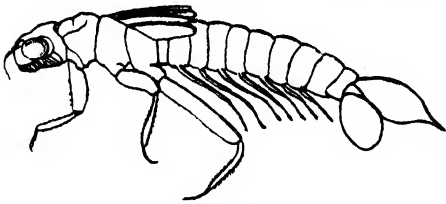


Fig. 29.

Junglarve von *Pseudophaea* sp. (Zygoptera, Odonata) mit archaischen Kiemenanhängen des Abdomens. Vergr. (Nach Tillyard.)

„Fangmaske“. Außer den coenogenetischen Darmkiemen kommen jedoch in der Gruppe auch andere Atmungsorgane vor, und zwar solche ursprünglicher Art, denen der Ephemeriden ähnlich, oder es funktionieren die umgewandelten Cerci als Kiemen. Es gibt also provisorische Organe palingenetischer und coenogenetischer Natur, und man kann die

Gruppe daher nicht als „ametabol“ bezeichnen.

Die dritte amphibiotische Gruppe ist jene der Perlarien, bei denen die Jugendformen im allgemeinen der Imago recht ähnlich gebaut sind und durch Kiemen, die wohl zum Teil wenigstens auch auf Gliedmaßen derivate zurückführbar oder Cerci sind, atmen. In mehreren Fällen verlieren diese Organe ihren provisorischen Charakter und gehen auch auf die Imago über, welche die coenogenetischen Rückbildungen der Eintagsfliegen entbehrt. In manchen Fällen werden die langen Cerci der Larven zu provisorischen Organen palingenetischer Natur, indem sie bei der letzten Häutung abgeworfen werden. Die Imago häutet sich nicht mehr, und die Zahl der Häutungen ist nicht groß. Im ganzen gewinne ich den Eindruck, als ob die Perlarien eine etwas geringere Metamorphose hätten als die Odonaten, aber man kann sie darum doch in einer Kategorie belassen, für die ich den Namen Hemimetabola beibehalte.

Meistens stellt man auch die Singzikaden in diese Gruppe, nach meiner Ansicht aber mit Unrecht, denn das sogenannte provisorische Organ, die Grabbeine, ist nicht mit den Kiemen der amphibiotischen Tiere gleichzustellen, denn auch die Imagines haben noch die gleichen bewehrten Schenkel, und die sogenannte „Puppenruhe“ ist eine vorübergehende und erfordert kein eigenes Stadium. Täte sie das, so müßte man die Tiere in eine ähnliche Rubrik stellen wie die erwähnten Physopoden. Ich möchte die Zikaden also nicht von den übrigen Rhynchoten trennen, bei denen es ja auch oft so manche weitgehende Unterschiede zwischen Jugendform und Imago gibt, ebenso wie bei den Formen der Orthopteroiden und Blattaeformienreihe.

Was endlich die Apterygoten betrifft, die am hartnäckigsten als „ametabol“ oder „epimorph“ bezeichnet wurden, so habe ich schon oben erwähnt, daß sie es keineswegs in höherem Grade sind als irgendwelche flügellosen Vertreter der tieferen Gruppen. Aber sie unterscheiden sich doch von solchen ganz wesentlich durch die zahlreichen Häutungen, die sich auch in das fortpflanzungsfähige Stadium fortsetzen. In diesem Charakter stimmen sie also mit den Ur-Insekten und Ephemeriden überein, und wenn sie noch Flügel hätten, so würden sie wahrscheinlich eine Subimago besitzen. Ich habe an anderer Stelle meine Ansicht dahin ausgesprochen, daß die Apterygoten und speziell auch die Thysanuren neotenische Formen sein dürften, Abkömmlinge geflügelter Ahnen und nicht ab origine flügellos. Wenn dem so ist, dann gebührt ihrer postembryonalen Entwicklung eine eigene Rubrik unmittelbar nach jener der Eintagsfliegen. Gleichviel, ob man nun den Namen Epimorpha s. str. oder

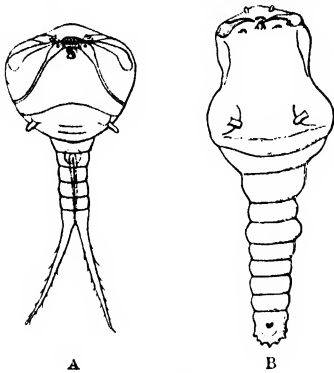


Fig. 30.

Fig. 30.

Cyclopiforme Larven. *A* die typische Form mit wenigen Macrosomiten. *B* Eine Form mit zahlreicheren Microsomiten. Vergr. (Nach Marchal aus Berlese.)

Fig. 31.

Cyclopiforme Larven von Chalcididen. *a* *Trichacis*, *b* *Teleas*. Vergrößert. (Nach Evers aus Berlese.)

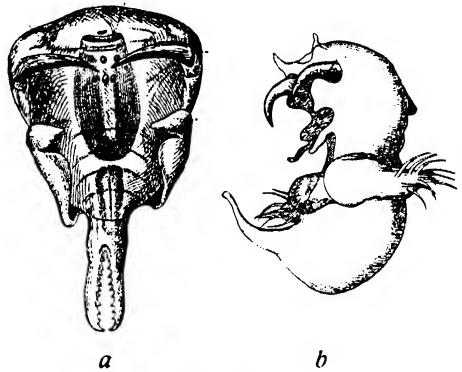


Fig. 31.

Ametabola s. str. für sie verwenden will oder besser einen eigenen, z. B. Epimetabola.

Unter den Apterygoten gibt es eine Gruppe, die in mancher Hinsicht eine Sonderstellung einzunehmen scheint: die Proturen. Bei diesen winzigen Insekten hat die Larve um 2—3 Segmente weniger als das reife Tier, erinnert also — wenn auch in abgeschwächtem Maße — an die oligomeren Jugendformen von Crustaceen und vielen Myriopoden, bei denen auch während der postembryonalen Entwicklung die Zahl der Metameren zunimmt, durch Abschnürung neuer Segmente in der prätelalen Region. Die Tiere schreiten also von der Anamerie zur Holomerie vor. Prell benützte dieses Moment, um für diese Gruppe den Namen Anamerentoma zu schaffen und sie in einen Gegensatz zu allen anderen Insekten zu bringen, die er als Holomerentoma bezeichnete. Die Tatsache dieser Segmentzunahme ist gewiß sehr interessant und möglicherweise wirklich ein Überbleibsel aus der Zeit von Vorfahren mit oligomeren Larven, ein Fall, bei welchem

ein Entwicklungsvorgang, der sich sonst bei Insekten noch im Embryonalleben abspielt, in die postembryonale Zeit verlegt wurde. Die Proturen sind aber nicht die einzigen Insekten, bei denen erst während der Metamorphose die Vollzahl der Segmente zur Ausbildung gelangt. Wir finden unter den Rhynchoten z. B. manche Jugendform,

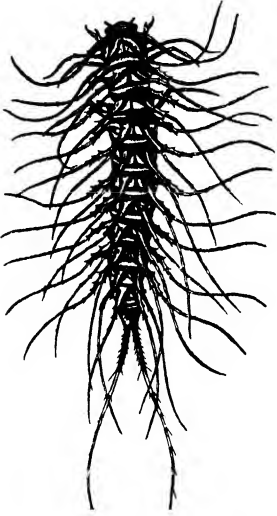


Fig. 32.

Larve von *Cnemidotus caesus* Duft. (Coleoptera, Haliplidae.) Oligopode cercophore Larve mit auffallenden coenogenetischen provisorischen dorsalen Kiemenanhängen.

Vergrößert.
(Nach Schödte.)

bei der sich nur 9—10 Segmente unterscheiden lassen, während die Imago deren 11 (+ Telson) besitzt. Auch bei verschiedenen holometabolen Larven, z. B. Dipteren, Hymenopteren und auch Coleopteren, treten die Segmente 10 und 11 erst später in Erscheinung. Besonders bemerkenswert sind aber die später noch zu erwähnenden auffallend oligomeren „Cyclopslarven“, die bei verschiedenen parasitischen Hymenopteren vorkommen und die von Berlese geradezu als noch oligomere Embryonalstadien gedeutet werden. Wenn wir also bei Insekten überhaupt von einer Anamorphose sprechen wollen, so dürfen wir diese nicht nur den Proturen zusprechen, denn sie kommt geradezu wie etwa die rückschreitende Metamorphose in verschiedenen Reihen vor, die anderen Typen der Metabolie nicht alterierend.

Nach dieser Übersicht der wichtigsten Typen postembryonaler Entwicklung, die bei Insekten beobachtet wurden, können wir nun kurz die verschiedenen Meinungen besprechen, die in bezug auf die Termini: Larve, Puppe, Subimago, Imago, Nymphe ausgesprochen wurden. Die Widersprüche sind hier so alt

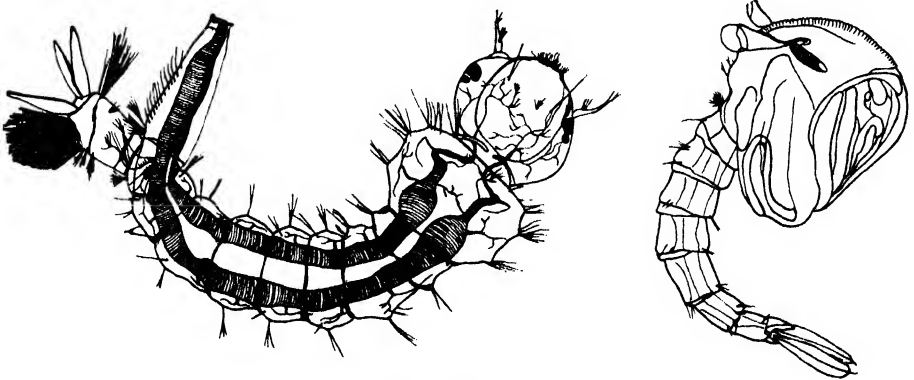


Fig. 33.

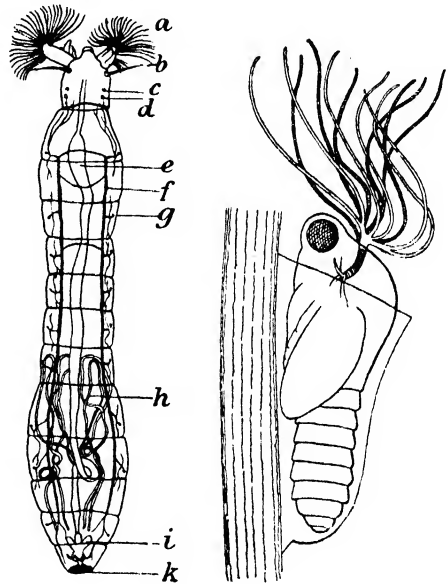
Larve und Puppe der Stechmücke *Culex annulatus* Schr. An der eucephalen apoden Larve finden sich als palingenetische Charaktere u. a. die gut ausgebildeten Fühler und Augen, als coenogenetische provisorische Bildungen das Atemrohr des 8. Segmentes und die Anhänge am Hinterende. Die freie freigliedrige Puppe zeigt auffallende coenogenetische provisorische Anhänge der Thorakalstigmata. Vergrößert. (Aus Brauer.)

und allgemein wie jene, die sich auf die Deutung und Begrenzung der Metamorphosen überhaupt beziehen. So meint J. V. Carus (1853), der die Metamorphose „als diejenige Form der einfach kontinuierlichen Differenzierung tierischer Körper“ bezeichnet, „bei welcher während der freien Entwicklungszeit Organe oder Teile an demselben vorhanden sind, welche sich am entwickelten Tierkörper nicht finden, daher provisorisch zu nennen sind und nach deren Verschwinden das Tier die völlig entwickelte Form annimmt.“ „Als Larve wird ferner derjenige Zustand der Entwicklung eines Tieres zu bezeichnen sein, welcher durch die Gegenwart derartiger provisorischer Organe oder Einrichtungen charakterisiert und von welchem dasselbe durch Verschwinden der letzteren (Metamorphose) unmittelbar in den nächstfolgenden Entwicklungszustand übergeht.“

Nach dieser Definition wären die pränymphalen Jugendformen der Holometabolen wohl zweifellos alle als Larven anzusprechen, auch

Fig. 34.

Larve und Puppe der Kolumbat-scher-Mücke: *Simulium*. An der Larve sind als coenogenetische provisorische Organe hervorzuheben: *a* der Strudelapparat, *i* die Analpapillen und *k* die Haftscheibe. Palingenetisch sind: *b* die Fühler; *cd* die Augen; *e* der Darm; *f* die Tracheen, *g* die Stigmen, *h* die Malpighischen Schläuche. An der Puppe sieht man als auffallendes coenogenetisches provisorisches Organ ein Kiemenbüschel, das mit dem 1. Thorakalstigma in Verbindung steht. Vergrößert. (Larve nach Meinert, Puppe nach Vogler. Aus Handlirsch.)



wenn der auffallende Unterschied von der Imago scheinbar nur in Reduktionen vieler Organe besteht, wie etwa bei den Maden der Fliegen, denn auch bei diesen Formen sind in der inneren Organisation wohl immer ausgesprochene provisorische Organe nachweisbar. Da aber auch die unmittelbar präimaginalen Stadien dieser Holometabolen, die wir gewohnt sind, als Puppen oder Nymphen zu bezeichnen, bekanntlich meistens recht auffallende provisorische Organe besitzen (ich erinnere nur an die vielen Dornen und Höcker vieler Schmetterlings- oder Fliegenpuppen, an die Mandibeln der Trichopteren, an die Atmungsorgane der Culiciden, Simulien und vieles andere), so müßte man auch diese Tiere als Larven bezeichnen. In der Reihe der nicht holometabolen Insekten käme der Name Larve selbstverständlich jenen Formen zu, die ich in Übereinstimmung mit den meisten Autoren als hemimetabol bezeichne: den Odonaten und Perlarien. Auch bei den Ephemeriden müssen wir die Jugendformen, welche noch Kiemen haben, als Larven bezeichnen. Schwierigkeiten

ergeben sich erst bei jenen Insekten, die, wie erwähnt, teils als „Ametabola“, teils als „Paurometabola“ betrachtet werden, denn hier sind ja die provisorischen Bildungen meist weniger auffallend, wenn sie auch fast immer nachweisbar sind. Burmeister (1832) sagt von solchen Tieren: „Die Larve gleicht dem vollkommenen Kerf, doch fehlen ihr die Flügel, wenn der vollkommene Zustand Flügel hat; die Puppe

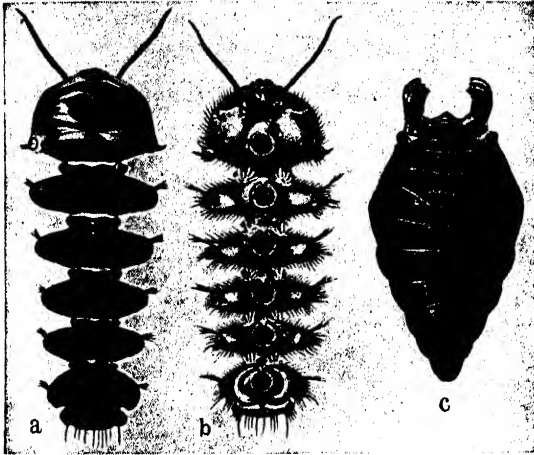


Fig. 35.

Larve (a b) und Puppe (c) der Blepharoceride *Liponeura*. Auffallende coenogenetische provisorische Organe sind die 6 Saugscheiben an der Bauchseite der Larve und die thorakalen Stigmenanhänge der Puppe. Vergrößert. (Aus Martini).

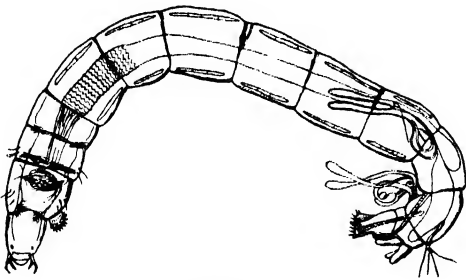


Fig. 36.

Larve von *Chironomus plumosus* L. (Diptera). Eine eucephale Made mit einigen provisorischen coenogenetischen Organen (Kiemenschläuche am Hinterende und „Fuß“ am 1. Segment.) Vergrößert. (Aus Brauer.)

hat in diesem Falle Flügelansätze, sie läuft umher und frißt.“ Nach dieser, wie mir scheint, ganz unhaltbaren Ansicht müßten also nur die ersten das Ei verlassenden Stände

der Heuschrecken, Wanzen, Zikaden, aber auch der Libellen und Eintagsfliegen usw. als Larven, alle späteren Stadien, in denen bereits Flügelscheiden sichtbar sind, als Puppen bezeichnet werden, was zu vielerlei Ungleichmäßigkeiten führen würde, da die Flügelanlagen einmal früher, einmal später auftreten und selbstverständlich jenen Formen fehlen, die auch als Imagines flügellos sind. Es wären also z. B. alle Jugendstadien der Läuse, der Bettwanze, vieler Heuschrecken, Phasmiden, Ohrwürmer und dergleichen Larven, bei den geflügelten Verwandten aber vielleicht nur das erste Stadium. Bei Termiten hätten z. B. die ♀ und ♂ zuerst Larven, dann Puppen, die ♀ nur Larven und so weiter. Man hat denn auch bald erkannt, daß eine derartige Definition des Begriffs

Larve unmöglich ist. Da man sich aber doch nicht leicht entschließen konnte, den gesamten Heterometabolen eine „Larve“ abzusprechen, folgte man ziemlich allgemein (wenigstens in Deutschland) dem Vorgange Gerstäckers (1866) und nannte alle Jugendformen der Insekten kurzweg Larven, unter Beibehaltung des Ausdruckes Puppe oder Nymphe für das mehr oder weniger ruhende präimaginale Stadium der Holometabolen. Viele Autoren verwendeten

außer für dieses Stadium den Namen Nympe auch für die mit Flügel-scheiden versehenen Jugendformen heterometaboler Insekten.

Es ist eben ungeheuer schwierig und vielleicht ganz unmöglich, die einzelnen Stadien der Entwicklung der verschiedenen Gruppen auch nur halbwegs genau zu parallelisieren. Das hängt schon zum Teile mit dem Umstande zusammen, daß das Jungtier in sehr verschiedenen Entwicklungszuständen das Ei verläßt, und daß die Zahl der Häutungen, welche ja zunächst als Grenzen zwischen den Stadien in Betracht kommen, eine sehr verschiedene ist.

Berlese sucht nun diese Schwierigkeiten dadurch zu beheben, daß er von den Embryonen ausgeht, bei welchen ja tatsächlich die Bildung der Segmente nebst ihren Anhängen in der Regel von vorn nach hinten fortschreitet, so daß man oft deutlich gewisse Stufen in der Entwicklung unterscheiden kann: Ein „protopodes“, bei dem erst die Anhänge des Kopfes und des Thorax sichtbar sind, und ein „polypodes“, bei dem auch die abdominalen Gliedmaßenhöcker bereits vorhanden sind, endlich noch ein „oligopodes“, bei dem diese letzteren Höcker wieder zurückgebildet erscheinen. Bei dem protopoden Stadium unterscheidet er noch zwei Unterstufen, die „oligomere“ und die „polymere“; bei ersterer sind die Abdominalsegmente noch nicht geschieden, während bei letzterer die Scheidung bereits vollzogen und daher die Vollzahl erreicht ist. Diesen Embryonalstadien sollen nun die Jugendformen der Holometabolen entsprechen, die allein auf die Bezeichnung „Larve“ Anspruch erheben können, während die Jugendformen der Heterometabolen das Ei erst in späterem Stadium verlassen, welches den sogenannten Nymphenstadien der Holometabolen entspricht und nicht mehr als Larve, sondern als „Prosopon“ zu bezeichnen wäre. Es würde also z. B. eine oligomere „Cyclopslarve“ der Hymenopteren dem protopoden oligomeren, eine normale endophage fußlose Larve der Hymenopteren dem protopoden polymeren, eine Larve der Tenthrediniden oder Lepidopteren dem polypoden, eine normale Coleopterenlarve dem oligopoden Embryonalstadium entsprechen, wobei natürlich das Verschwinden der Thorakalbeine und eventuell Kopfgliedmaßen auf sekundäre Reduktionserscheinungen zurückzuführen wäre.

Berleses Ausführungen, die gewiß sehr geistvoll sind, erweisen sich aber doch bei näherer Betrachtung als unanwendbar, denn die Bildung der Embryonalgliedmaßen allein kann nicht maßgebend sein, da ja in anderer Beziehung (z. B. Darm, Nervensystem, Sinnesorgane, Muskulatur, feinere Ausbildung der Gliedmaßen usw.) doch ein sehr wesentlicher Unterschied zwischen den genannten Embryonalformen und den freilebenden Larven besteht, der uns, wenigstens meines Erachtens, eine Parallelisierung verbietet. Es bleibt schließlich doch wieder nur die Tatsache übrig, daß die einzelnen Organe zu sehr verschiedenen Zeiten im Laufe der Embryonal- und Postembryonalentwicklung auftreten, ebenso die verschiedenen Rückbildungen. So erfolgt z. B. die Rückbildung der abdominalen Gliedmaßenhöcker oder ihrer Derivate in einem Falle (Coleopteren u. a.) schon im Ei, in einem anderen Falle (Tenthrediniden, die meisten Schmetterlinge, Megalopteren, *Sisyra* u. a.) erst bei der Verpuppung, bei manchen (Lepidopteren, endophage Arten) aber schon im Laufe der Larvenzeit. Wir haben ja auch gesehen, daß die Rückbildung thorakaler oder cephaler Glied-

maßen in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien erfolgt und, was sehr bemerkenswert ist, daß auch das Wiederauftreten bereits rückgebildeter Organe im Laufe verschiedener Stadien erfolgen kann. Wir werden also lieber sagen: die „Cyclopslarven“ gewisser Hymenopteren oder die Collembolen verlassen das Ei in oligomerem Zustande, als: es sind Embryonen im oligomeren Proto-
podstadium.

Hier soll auch nebenbei noch bemerkt werden, daß man Bildungen, die verschwinden und später wieder auftreten oder die überhaupt erst relativ spät in Erscheinung treten, keineswegs immer als Neubildungen bezeichnen, sondern ruhig mit den gleichwertigen Gebilden anderer Formen homologisieren soll: Die Beine einer männlichen Strepsiptere sind echte Beine und sicher homolog mit den Beinen der Triungulinen,

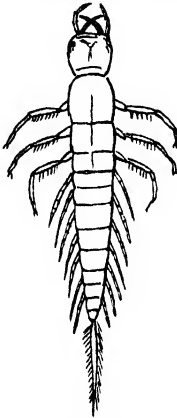
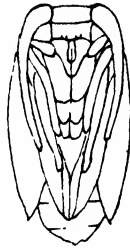
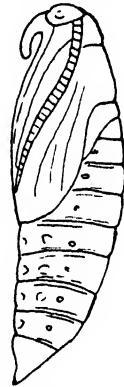


Fig. 37.



a



b

Fig. 38.

Larve von *Sialis* (Megaloptera). Vergrößert. (Aus Handlirsch.) Die Kiemengliedmaßen des Abdomens sind palingenetischer Natur, der unpaare Schwanzanhang jedenfalls coenogenetisch.

Fig. 38.

Puppen von Lepidopteren. a *Nepticula* sp. (Tineidae), eine tiefstehende Form mit nur teilweise angekitteten Gliedmaßen. Ober- und Unterseite. Stark vergrößert. (Nach Mosher.) b *Sphinx ligustri* L. (Sphinxidae). Vollkommene Mumienpuppe mit fest angekitteten Gliedmaßenscheiden. Seitenansicht. Natürliche Größe. (Aus Handlirsch.)

obwohl sie in der Zwischenzeit verschwunden waren; daran zweifelt wohl niemand. Warum sollen dann z. B. die Kiemengliedmaßen etwa der Eintagsfliegen oder Sialiden oder die abdominalen Raupenfüße nicht homolog mit embryonalen Gliedmaßen sein, wenn auch beim Verlassen des Eies noch nichts von ihnen zu sehen ist?

Wir werden also am besten tun, wenn wir in diesen Punkten, soweit sie auf die Terminologie der verschiedenen Jugendstadien der Insekten sich beziehen, weder mit Berlese gehen, der nur bei den Holometabolen „Larven“ anerkennen will (die ja seiner Meinung nach eigentlich fressende freie Embryonen sind), noch mit Burmeister, der den Ausdruck Larve auch noch für die ersten flügellosen Stadien der Heterometabolen verwenden will (während er die mit Flügelscheiden versehenen späteren Stadien in Übereinstimmung mit Swammerdam als Puppen bezeichnet), noch mit Carus, der den Begriff Larve an das Vorhanden-

sein „provisorischer“ Organe bindet, sondern uns doch der Gerstäcker'schen Ansicht anschließen, die ja schon sehr eingebürgert ist, und werden daher alle Jugendformen der Insekten, solange sie nicht geschlechtsfähig sind, als Larven bezeichnen. Wir müssen dann natürlich eine Reihe von Larventypen möglichst präzise zu unterscheiden trachten, was weiter unten versucht werden soll. Vorher wollen wir uns aber doch noch ein wenig mit jenen Stufen beschäftigen, die als Puppe oder Nymphe, Pränymphe, beziehungsweise Subimago bezeichnet werden und die ja schon früher mehrmals Erwähnung fanden.

Auch die Begrenzung des Begriffes Puppe bietet, so wie jene der Larve, bei den typischen Holometabolen kaum nennenswerte Schwierigkeiten, wenn man sich vor Augen hält, daß damit das mehr oder weniger ruhende präimaginale Stadium gemeint sein soll, während dessen keine Nahrung aufgenommen wird und die definitiven

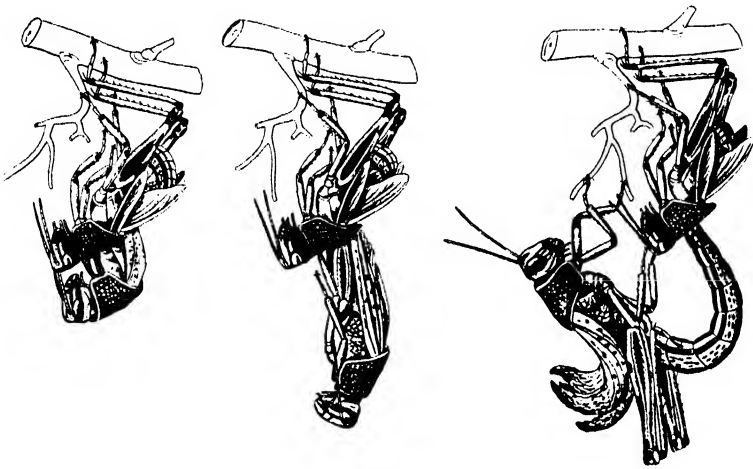


Fig. 39.

Ausschlüpfen der Imago von *Schistocerca peregrina* Oliv. aus der letzten imaginalen Larve. Etwas verkleinert. (Nach Künckel aus Berlese.)

Imaginalorgane zuerst äußerlich in Erscheinung treten. Daß die Ruhe meistens keine absolute ist, wurde schon erwähnt, ebenso, daß in manchen Fällen eine Teilung dieses Stadiums in eine Pränymphe oder Vorpuppe und Nymphe oder Puppe Platz greift, die entweder durch eine Häutung getrennt sind (*Lebia*) oder nicht (soziale Hymenoptera). Da die Pränymphe in dem Erscheinen der Imaginalorgane und in der Ruhe mit der Nymphe weitgehende Übereinstimmung zeigt, ist es gewiß berechtigt, sie nicht mehr zu den Larven im engeren Sinne zu rechnen. Ein Zweifel kann nur bezüglich jener Formen bestehen, die Berlese als „Eonympha“ bezeichnet und die noch sehr der Larve gleichen, aber schon, namentlich an der Stelle der Beine, Vorwölbungen zeigen, welche ja vielleicht doch nur auf mächtigere Entwicklung der subkutanen Imaginalscheiben zurückzuführen sein werden. Ein solches Larvenstadium wird auch bei Ameisen angegeben und als „Semipuppa“ bezeichnet. Es ist die letzte Larvenform, in der bereits die Puppe angelegt ist und durchscheint, um dann durch Abstreifen der Haut frei zu werden. Ich rechne also die Eonympha und

Semipuppa zu den Larven, die erwähnten Pronymphen dagegen zur Puppe.

Ob nun die Puppe in obigem Sinne als ein Larvenstadium oder als ein Imaginalstadium (Heymons) zu betrachten ist, wird stets Auffassungssache bleiben, je nachdem, auf welche Momente wir besonderes Gewicht legen. Betrachten wir die Fortpflanzungsfähigkeit als wesentlichen Charakter der Imago, so ist die Holometabolenpuppe trotz ihrer weitgehenden morphologischen Übereinstimmung doch keine Imago, sondern nichts anderes als etwa die letzten präimaginalen Formen der Heuschrecken, denn die Kluft zwischen neugeborenem Tier und Imago wird nur bei den Holometabolen erst in späterem Stadium etwas plötzlich ausgeglichen, bei den Heuschrecken aber nach und nach. Wollte man bei den Heuschrecken, so wie bei den Paurometabolen überhaupt, von Puppen sprechen, indem man diesen Begriff von der Ruhe bzw. dem Nichtfressen löst und etwa mit dem Auftreten der äußeren Flügelscheiden in Beziehung bringt, so müßte man nach dem Beispiele von Swammerdam-Burmeister alle Stadien mit Ausnahme der ersten gänzlich flügellosen als Puppen bezeichnen, was, wie schon oben gesagt, wohl nicht empfehlenswert wäre. Bei jenen wenigen besprochenen Fällen in den sonst paurometabolen Gruppen, wo sich bereits ein ruhendes, nichtfressendes Präimaginalstadium oder auch deren zwei, bei denen meist die Flügelanlagen erscheinen, ausgebildet haben, wie bei gewissen Physopoden (Thysanopteren) und Cocciden, werden wir diese Stadien mit vollem Rechte als Puppen bezeichnen.

Bei den Hemimetabolen (Odonaten, Perlarien) gibt es dann natürlich ebensowenig eine Puppe wie bei den Heuschrecken. Aber bei den Eintagsfliegen steht die Sache etwas anders, da hier bekanntlich zwischen den noch flugunfähigen, durch Kiemen atmenden, aber bereits mit Flügelscheiden versehenen Larven und dem Endstadium (Imago) eine eigene Entwicklungsstufe, die Subimago, auftritt, welche in allen wesentlichen Punkten mit der Imago übereinstimmt und die provisorischen Kiemen bereits verloren hat. Diese Subimago ruht keineswegs, sondern fliegt, nimmt aber keine Nahrung auf, was jedoch, wie erwähnt, meines Erachtens hier eine ebenso sekundäre Erscheinung ist wie bei der Imago. Die Rückbildung der Mundorgane hat sich offenbar schon vor der letzten Häutung vollzogen, und zugleich ist bei gewissen Arten schon die Geschlechtsreife eingetreten. Die Subimago ist also, wie wir in Übereinstimmung mit mehreren Autoren annehmen, ein echtes Imaginalstadium, und die Eintagsfliegen sind Tiere, die sich eben noch nach Art der Crustaceen im geschlechtsreifen Zustande häuten können. Die Puppen der Holometabolen sind eine auf hoher Spezialisierung beruhende Umwandlung des letzten Larvenstadiums, also eine caenogenetische Bildung; die Subimago dagegen ist ein im Schwinden begriffenes altes Erbstück von den Vorfahren, also weder physiologisch, noch morphologisch, noch phylogenetisch mit den echten Puppen zu homologisieren. Bei den Apterygoten herrschen in bezug auf die Häutungen ähnliche Verhältnisse wie bei den Ephemeriden, da aber die ersten geschlechtsreifen Stadien nicht wesentlich von den folgenden und den vorhergehenden larvalen verschieden sind — was mit der Flügellosigkeit zusammenhängt — so sprechen wir nicht von einer Subimago, natürlich auch nicht von einer Puppe, da ja kein

Stadium ruht oder keine Nahrung aufnimmt. Zwischen den Ausdrücken Nymphe und Puppe möchte ich keinen Unterschied machen und auf keinen Fall alle mit Flügelscheiden versehenen Larven der Heterometabolen im Gegensatz zu den Puppen der Holometabolen als Nymphen bezeichnen, aber auch nicht etwa nur die letzten dieser Stadien, die der Holometabolenpuppe entsprechen. Die Gründe ergeben sich aus den oben angeführten Tatsachen. Praktisch hätte auch eine Unterscheidung von Nymphe und Puppe gar keinen Wert, denn es ist vollkommen gleichgültig, ob man, der einen Ansicht folgend, z. B. bei Paurometabolen von den einzelnen Nymphen- oder Larvenstadien spricht oder, der anderen Ansicht entsprechend, von einem letzten Larvenstadium oder einem Nymphenstadium, besonders, wenn man (wie es oft der Fall ist) nicht genau weiß, ob es dieses oder nicht vielleicht ein jüngeres Stadium ist, was gerade vorliegt.

Die Erfahrung lehrt uns, daß, meines Wissens mit Ausnahme der Ephemeriden und Apterygoten, die weiteren Häutungen eingestellt werden, sobald die Geschlechtsorgane in Funktion treten. Daraus folgt aber nicht unbedingt, daß die Fortpflanzungsstadien in allen Fällen gleichwertig sind. So wie mancherlei Organe sich im Laufe der Ontogenie bei den einen Formen früher, bei anderen später ausbilden, könnte es ja auch bei den Geschlechtsorganen der Fall sein. Es könnte die Reife in einem Stadium eintreten, welches wir sonst morphologisch noch als Larve bezeichnen, und das Unterbleiben der weiteren Häutungen in diesem Falle wäre dann eine sekundäre Erscheinung, vielleicht bedingt durch den Eintritt der Geschlechtstheorien. Dieser Fall tritt bekanntlich ausnahmsweise bei Termiten ein, wo gewisse Individuen, wie man sagt, durch bestimmte Fütterung dazu gebracht werden, den Entwicklungsgang zum reifen Arbeiter, also zu einer flügellosen Form, zu verlassen und den Weg zum normalgeflügelten Geschlechtstiere einzuschlagen. Diese Individuen erreichen aber nicht tatsächlich dieses geflügelte Endstadium, sondern werden schon vorher geschlechtsreif, meist in einem Zustande, der einem larvalen Stadium mit Flügelscheiden entspricht. Man nennt diese „Ersatzgeschlechtstiere“ neotenische Formen, also Formen, die vor dem eigentlichen Imaginalstadium geschlechtsreif geworden sind. Wenn es richtig ist, daß bei diesen neotenischen Geschlechtstieren die letzte Häutung unterbleibt, so hätten wir einen Fall von abgekürzter Metamorphose vor uns, bei dem der Ausfall am Ende eintritt im Gegensatze zu der vorne am Anfang abgekürzten Metamorphose der Termitoxeniiden.

Berlese geht nun in der Verwendung des Begriffes „Neotenie“ viel weiter und ist geneigt, ihn in allen Fällen, in denen z. B. die Flügel oder auch andere Organe bis zur Zeit der Fortpflanzung noch nicht ausgebildet sind, anzuwenden. Also ein flügelloses Dipteren-, Lepidopteren- oder Coleopterenweibchen wird als neotenische Form bezeichnet, obwohl es ja genau dieselben Stadien durchlebt hat wie die geflügelten Männchen. Auch die ♀ der Cocciden und vieles andere soll auf Neotenie beruhen. Wir können also auf diesem Wege nicht mit Berlese bis ans Ende gehen, müssen uns aber doch die Frage vorlegen, ob nicht wenigstens bei gewissen Pflanzenläusen (Aphididen), deren parthenogenetische Ammengenerationen enorm rasch aufeinander folgen, flügellos bleiben und auch sonst viele juvenile Merkmale besitzen, eine solche abgekürzte Metamorphose vorliegt. Auch bei den Apterygoten, wo auf dem Abdomen Gliedmaßen derivate erhalten bleiben,

die sonst einen larvalen Charakter bilden, und wo es sogar Formen gibt, die auf einem oligomeren Stadium stehen bleiben (Collembolen), erscheint es statthaft, an eine Neotenie zu denken.

Und nun wollen wir es versuchen, die verschiedenen Jugendstadien der Insekten wenigstens nach Haupttypen zu charakterisieren. Wir beginnen am besten mit den typischen Larven der Heterometabolen, welche im allgemeinen der Imago ähnlich sind, fast vollkommen entwickelte Gliedmaßen des Kopfes und Thorax besitzen, fast immer Augen von annähernd imaginaler Vollkommenheit und bei Formen, deren Imago geflügelt ist, abgesehen von den ersten Stadien auch schon äußere Flügelanlagen. Da diese weitgehende Übereinstimmung zwischen Larve und Imago hier sicher keine sekundär erworbene ist und durch die mehr oder minder unbedeutenden coenogenetischen Merkmale vieler Larven kaum beeinträchtigt wird, möchte ich für diese Kategorie in Übereinstimmung mit Deegener den Namen imaginiforme Larven verwenden. Es gehören hierher fast alle Orthopteroiden-, Blattaeformien- und Hemipteroiden-Formen nebst den Zorapteren, Diploglossaten, Dermapteren, Embidarien und Corrodentien (Copeognathen) sowie die Mallophagen und Pediculiden und die meisten Jugendformen der Physopoden (Thysanopteren) und der Pflanzenläuse. Endlich kommen diese Larvenformen auch den Apterygoten zu.

Es gibt aber auch unter den Heterometabolen gewisse Formen, bei welchen sich die Larven, unbeschadet ihrer allgemeinen Imagoähnlichkeit, doch in bezug auf die Atmungsorgane wesentlich von den Imagines unterscheiden, und zwar durch den Besitz palingenetischer provisorischer Organe — der ursprünglichen Extremitätenkiemen. Ich halte diese Larven, die bei Ephemeriden allgemein, dann bei Perlarien und zum Teile auch bei Odonaten (Zygopteren) vorkommen, bekanntlich für den ursprünglichsten Typus, für den ich daher den Namen archaische Larve vorschlagen möchte. Im Gegensatz dazu würde ich dann solche Typen, wie zum Beispiel die anisopteren Odonaten, die in ihren Darmkiemen auffallende coenogenetische provisorische Organe besitzen, im ganzen aber doch noch imaginiform sind (mit Deegener), als semi-imaginiforme bezeichnen. Man kann diesen Ausdruck nicht nur für die genannten Odonaten, sondern auch für andere Heterometabolen verwenden, z. B. für Psylliden und dergleichen.

In manchen Fällen, z. B. unter den Odonaten, verlassen die Larven das Ei in einem (allerdings nur vorübergehenden) so unvollkommenen Zustande, daß man sie nicht leicht als imaginiform bezeichnen kann, sondern eher als embryonal. Man könnte dieses Stadium vielleicht als embryoides bezeichnen. Für ruhende, keine Nahrung aufnehmende Stadien läßt sich auch bei Heterometabolen ganz ungezwungen der Terminus Puppe verwenden, z. B. bei den oben erwähnten Cocciden und Physopoden (Thysanopteren). Wenn, wie es in wenigen Fällen, z. B. bei Cocciden und Aleurodiden, vorkommt, im Laufe der individuellen Entwicklung eine Rückbildung der Gliedmaßen oder Sinnesorgane erfolgt, so wäre es vielleicht angezeigt, die betreffenden Jugendformen bezw. Stadien als regressive zu bezeichnen.

Bei den Larven der Holometabolen finden wir nun eine Rückbildung vieler Organe im Vergleiche zur Imago ganz allgemein, und zwar sofort nach dem Verlassen des Embryonallebens. Stets sind die Gliedmaßen, Fühler, Augen bei den Larven im Vergleiche zur

Imago in einem reduzierten Zustande, meist viel unvollkommener, und nur bei solchen Typen, bei denen sekundär eine sehr weitgehende Reduktion der Imagines erfolgte, ist die Kluft scheinbar geringer. Dafür treten bei den Holometabolen provisorische Organe coenogenetischer oder palingenetischer Natur meist stärker hervor als bei den Heterometabolen, und der Ausgleich durch Verlust der provisorischen und Ausbau der definitiven Organe (siehe besonders Flügel) erfolgt relativ unvermittelt bei der Puppe, die ja im Zusammenhange damit für die Holometabolen besonders charakteristisch ist. Es ist mir bei dem derzeitigen Stande unserer Kenntnisse nicht möglich, eine einheitliche Urform für die Larven aller Hauptstämme der Holometabolen mit voller Sicherheit zu ermitteln. Als man noch auf dem Standpunkt war, alle Pterygoten von Apterygoten abzuleiten, sei es von der *Campodea* oder von Thysanuren, lag es nahe, jene Larven für ursprünglich zu halten, die sich den genannten Typen am meisten nähern. Seit man aber weiß, daß *Campodea* ein hochspezialisierter Seitenweg ist, blind und mit reduzierten entotrophen Mundteilen, hat man an Stelle des Ausdrucks „campodeoide“ Larve mit vollem Rechte mehr und mehr jenen der „thysanuroiden“ Larve bevorzugt, der wenigstens auf jene Formen anwendbar ist, die halbwegs gut entwickelte Kopf- und Thoraxgliedmaßen und womöglich auch noch Cerci besitzen und bei denen auch Augen erhalten sind. Da aber alle diese Organe bei den Heterometabolen-Larven viel vollkommener und ursprünglicher sind als bei irgendwelchen Holometabolen und daher einem Thysanuren viel näher stehen, müßte man den Namen „thysanuroide“ Larven eigentlich nur für gewisse Heterometabolen verwenden, sofern sie gegliederte Cerci und womöglich abdominale Beinrudimente und ein Terminalfilum besitzen, also zunächst für die Ephemeridenlarven.

Berlese hat diese Schwierigkeiten wohl erkannt und daher an Stelle des Wortes „campodeoid“ oder „thysanuroid“ den Ausdruck „melolontoid“ vorgeschlagen, den Begriff aber so weit gefaßt, daß er sogar völlig fußlose Formen einschließt, sofern sie nur keine abdominalen „Beine“ besitzen, die nach seiner Ansicht für die „eruciformen“ Larven, also „Raupe“, charakteristisch sind, zu denen er aber trotzdem als Untergruppe eine beinlose Form, die „vermiforme“, stellt, also die sogenannten Maden. Ich kann mich mit

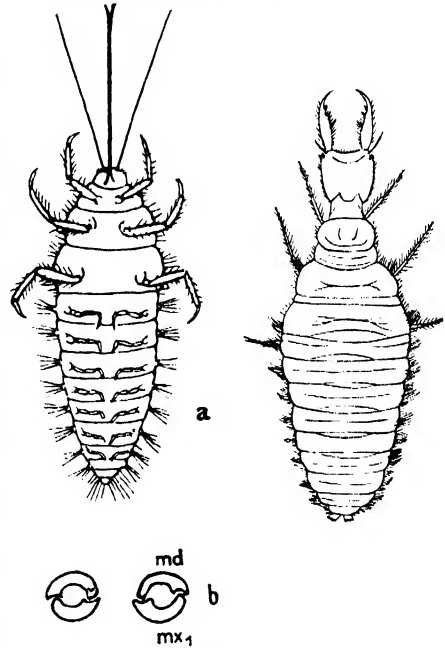


Fig. 40.

Larven von Neuropteren. Vergrößert. (Aus Handlirsch.) Links: *Sisyra* mit archaischen Kiemengliedmaßen an der Unterseite des Abdomens; unten Schnitte durch die Saugzangen: *md* Mandibel, *mx₁* 1. Maxille. Rechts: *Myrmeleon* sp. Ein Landtier ohne Kiemen.

dieser Klassifikation ebensowenig befreunden wie mit den „thysanuroiden“ oder „campodeoiden“ Larven.

Ich meine daher, es wird vielleicht praktisch und der stammesgeschichtlichen Auffassung am besten entsprechend sein, wenn wir alle Holometabolenlarven zusammen, im Gegensatz zu den oben bespro-

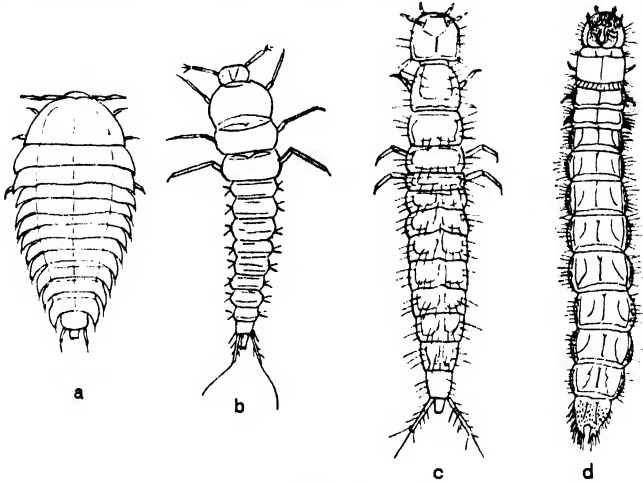


Fig. 41.

Oligopode cercophore Coleopterenlarven. Vergrößert. (Aus Handlirsch.) *a* *Silpha obscura* L. (Silphidae.) Onisciformer Habitus. *b* *Catops fuscus* Panz. (Silphidae). Staphylinoider Habitus. *c* *Philonthus* sp. (Staphylinidae). Staphylinoider Habitus. *d* *Alaus myops* Fab. (Elateridae) zylindrischer Habitus.

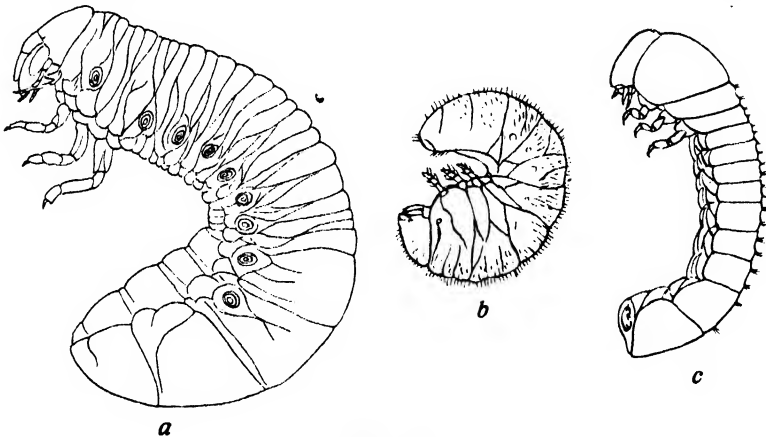


Fig. 42.

Oligopode acerke melolontoide Coleopterenlarven (Engerlinge). Aus Handlirsch. *a* *Xylotrupes* (Dynastinae) $\frac{1}{3}$ nat. Gr. *b* *Sitodrepa panicea* L. (Anobiidae.) Vergr. *c* *Byrrhus* (Byrrhidae). Vergrößert.

chenen archaischen und imaginiformen, einfach als coenogenetische Larven bezeichnen, wobei es ja möglich ist, sowohl die Reduktionen als gewisse auffallende provisorische Bildungen kurz als coenogenetische Charaktere zu bezeichnen, die ja zweifellos bei den Holometabolenlarven viel schärfer hervortreten als bei den anderen. Wir können dann weitergehen und jene Formen, welche als primär aqua-

tische noch durch abdominale Kiemengliedmaßen atmen, als archibranchiate bezeichnen (Megaloptera, Sisyridae und ? einige Coleoptera). Alle diese Formen haben auch noch Augen und gut entwickelte Mundorgane.

Für jene Typen, bei denen diese ursprünglichen abdominalen Kiemengliedmaßen nicht mehr vorhanden sind, aber die Thorakalbeine noch funktionsfähig, möchte ich den Ausdruck oligopode verwenden. Sie haben (wohl fast durchweg?) auch noch Augen und einen gut ausgebildeten Kopf mit meist gut entwickelten Mundorganen. Es gehören hierher die meisten Coleopteren, die Raphidien, die meisten Neuropteren, die Trichopteren, einige tiefstehende Hymenopteren, wie *Lyda* usw. Man kann unschwer unter diesen Formen, die meiner Ansicht nach teils aus archibranchiaten bereits coenogenetischen, teils vielleicht aus imaginiformen (heterometabolen), oder sogar aus den weiter unten zu besprechenden polypoden Typen abzuleiten sind, einige Unterabteilungen von vorerst taxonomischem Werte unterscheiden, und zwar entweder nach der Gesamtform oder nach bestimmten morphologischen Charakteren. So könnte man jene Typen, die noch kenntliche Cerci besitzen, als cercophore bezeichnen (viele Käfer, *Lyda* unter den Hymenopteren), die anderen als acerke; die mit normal kauenden Kiefern versehenen als mastikante, im Gegensatz zu den sugenten, bei denen Saugzangen ausgebildet sind (Neuroptera, Dytiscidae). Nach der Gesamtform ließen sich etwa die onisciformen oder blattaeformen, die asselförmigen oder schabenförmigen, die bei Käfern wie z. B. *Silpha* u. a. vorkommen, von den engerlingartigen oder melotontoiden, jenen walzenförmigen, hinten sackartig angeschwollenen Typen, die hauptsächlich bei Lamellicorniern, aber auch sonst auftreten, unterscheiden, ferner die mehr zylindrischen oder erucoiden, die bei vielen Käfern und bei Trichopteren sich finden (aber auch bei reduzierten echten Raupen von Schmetterlingen); endlich auch noch ein Typus, den ich am liebsten als staphylinoiden bezeichnen möchte, obwohl er nicht nur bei diesen Käfern, sondern auch sonst häufig vorkommt. Dem staphylinoiden Typus ähnlich, aber durch plumperen Bau, namentlich des Hinterleibes, verschieden, wäre vielleicht jener, den wir bei vielen Käfern, z. B. Chrysomeliden, aber auch bei anderen Insekten, z. B. Ameisenlöwen, finden; man könnte ihn als chrysomeloid bezeichnen. Es ließen sich wohl noch leicht andere Typen unterscheiden, aber sie sind alle nicht scharf zu begrenzen. Noch besser wäre es vielleicht, die Gestalten direkt durch Worte wie cylindriform, fusiform, depress, scutiform, sacciform, oviform, opisthocon, procon und dergleichen auszudrücken.

Immerhin scheint es mir ein Fortschritt zu sein, wenn wir z. B. die Larve eines Dytisciden statt „campodeoid“ oder „melolontoid“ als (coenogenetische) oligopode, cercophore, sugente Larve von staphylinoidem oder fusiformem Habitus bezeichnen oder die *Silpha*-Larve als (coenogenetische) oligopode, cercophore, mastikante Larve von onisciformem Habitus, die Larve der Ameisen-



Fig. 43.

Larve der Chrysomelide *Crioceris asparagi* L. Coenogenetische oligopode acerke Larve von chrysomeloidem oder sacciformem Habitus. Vergrößert. (Nach Sharp aus Handlirsch.)

löwen als (coenogenetische) oligopode, acerke, sugente von chrysomeloidem oder sacciformem Habitus und dergleichen mehr.

Eine dritte einigermaßen scharf begrenzbare Hauptgruppe unter

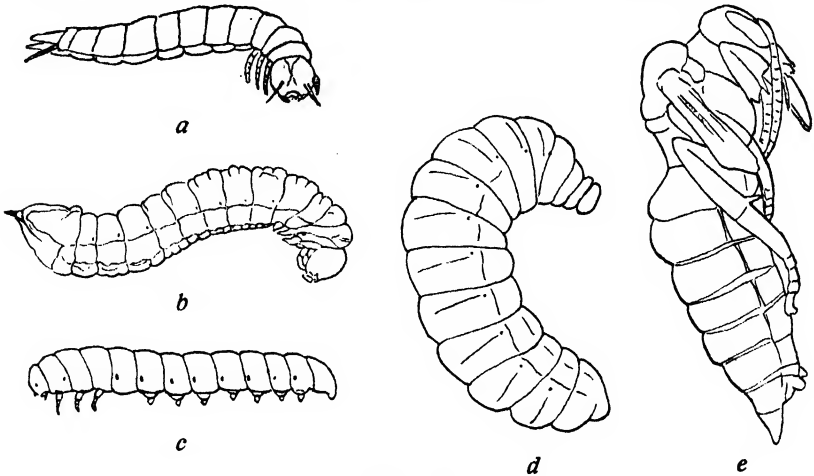


Fig. 44.

Jugendstadien von Hymenopteren. *a* Oligopode cercophore Larve von *Lyda* sp. (Lydidae). *b* Fast apode Larve von *Xiphydria* sp. (Siricidae). *c* Polypode Larve von *Cimbex* sp. (Tenthredinidae). *d* Apode Larve (Made) von *Dasypoda* sp. (Apidae). *e* Freigliedrige Puppe von *Dasypoda* sp. (Apidae). Verschieden vergrößert. (Aus Handlirsch.)

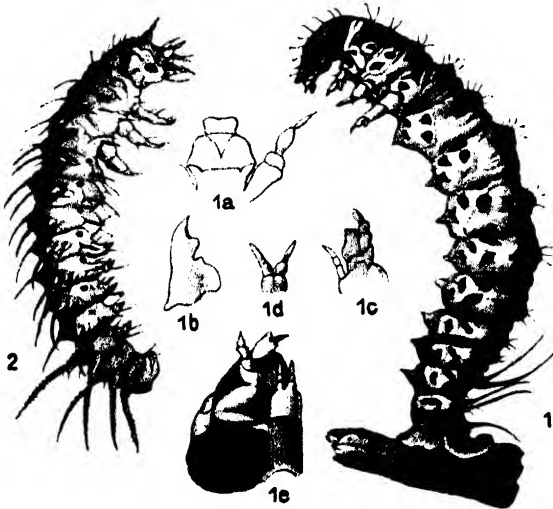


Fig. 45.

Polypode Larve von *Panorpa communis* L. (Panorpidae). 1. Erwachsene Larve. $\times 5$. *a* deren Oberlippe, Clypeus und Fühler, *b* Mandibel, *c* 1. Maxille, *d* Taster der 2. Maxille, *e* Mundorgane von unten gesehen. 2. 1. Larvenstadium $\times 35$. (Nach Brauer aus Handlirsch.)

den coenogenetischen Larvenformen bilden die polypoden Jugendformen, die besonders für die Lepidopteren, Tenthrediniden und Panorpaten charakteristisch sind und gemeinhin als „Raupe“ bezeichnet werden. Sie haben außer den bei oben besprochenen archi-

branchiaten und oligopoden Larven vorhandenen funktionsfähigen Thorakalbeinen auch an mehreren oder vielen Abdominalsegmenten nicht oder undeutlich gegliederte typische Gliedmaßen, welche der Lokomotion dienen und an die Stelle der bekannten embryonalen Extremitätenhöcker getreten sind. Der Kopf ist auch bei diesen Typen gut ausgebildet, und die kauenden Mundteile sind gut entwickelt; Augen sind vorhanden. Die Mehrzahl dieser polypoden Larven ist ausgesprochen eruciform oder cylindriform, d. h. mehr

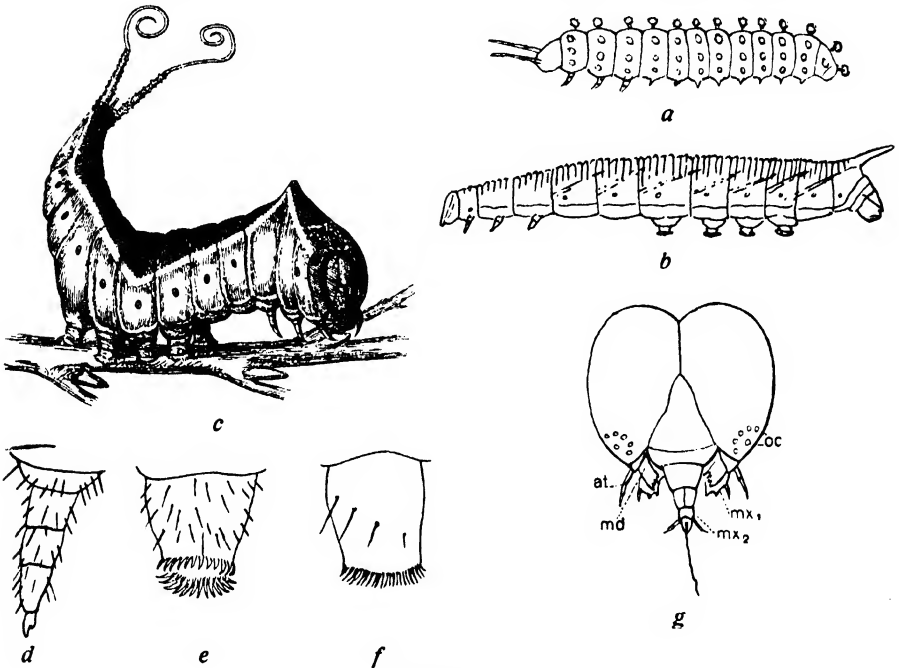


Fig. 46.

Verschiedene Formen polypoder Lepidopterenlarven vom sogenannten Raupentypus. *a* *Micropteryx calthella* (Micropterygidae). Durch die Zahl von 8 abdominalen Beinpaaren, die homonomen Segmente und die Fühler recht ursprünglich. $\times 50$. (Nach Sharp.) *b* *Amorpha populi* L. (Sphingidae). Höher spezialisiert durch die Reduktion mehrerer abdominalen Beinpaare und das coenogenetische provisorische unpaare Horn. Nat. Größe. (Aus Handlirsch.) *c* *Dicranura vinula* L. (Notodontidae). Sehr hoch spezialisierter Typus mit heteronomer Segmentierung und stark modifizierten Gliedmaßen des letzten Segmentes. Nat. Größe. (Aus Berlese.) *d* Ein thorakales Raupenbein; *e* ein abdominaler „Kranzfuß“; *f* ein abdominaler „Klammerfuß“; *g* Schema eines Raupenkopfes: *oc* Ocelli, *at* Antennen, *md* Mandibeln, *mx*₁ 1. Maxillen, *mx*₂ 2. Maxillen mit Ausführungsgang der Spinndrüsen. (Aus Handlirsch.)

oder minder lang gestreckt und zylindrisch, doch gibt es auch einige anders geformte Typen, z. B. an Nacktschnecken erinnernde limaciforme oder fast asselartige, onisciforme, depressive, oviforme usw.

Es kommt sowohl bei polypoden als auch bei verschiedenen oligopoden Typen zu einer mehr oder minder weitgehenden Reduktion der Gliedmaßen, aus welcher endlich die sehr verbreitete apode Larvenform hervorgeht, bei der auch eine verschieden weit fortschreitende Reduktion der Kopfkapsel mit deren Gliedmaßen und Sinnesorganen zu beobachten ist. Man pflegt diese Larvenformen gewöhnlich auch als

Maden oder vermiforme Larven zu bezeichnen und in eucephale (mit noch deutlichem Kopf) und acephale (mit sehr reduziertem Kopf) zu gliedern. Erstere finden sich namentlich in vielen Gruppen der Käfer und bei allen Hautflüglern der Terebrantien- und Aculeatenreihe, außerdem bei einigen Schmetterlingen, wo sie aus polypoden Typen entstanden sind, während sie bei den Käfern und vermutlich auch Hautflüglern aus verschiedenen oligopoden abzuleiten sein dürften. Er kommen bei solchen apoden Larven oft auch Kriechschwien und Zapfen vor, die aber von den Abdominalbeinen der polypoden Formen meist leicht zu trennen sind, um so mehr, als ihre Träger in der

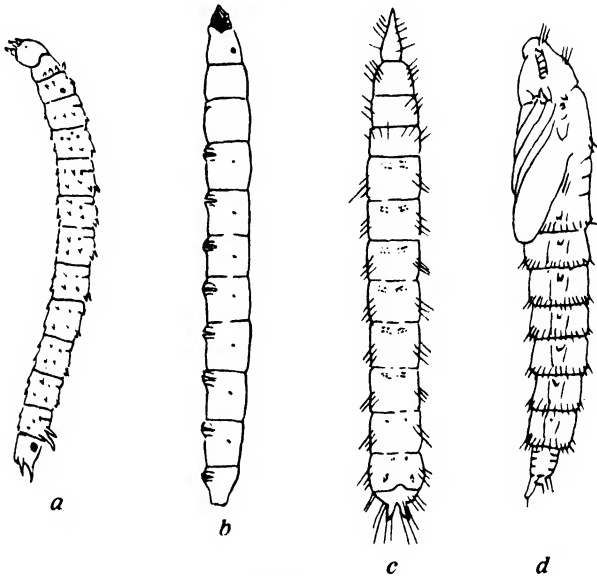


Fig. 47.

Eucephale Maden von orthorhaphen Dipteren. *a* *Bibio* (Bibionidae). *b* *Exechia* (Mycetophilidae). Die Abdominalsegmente tragen Kriechschwien als coenogenetische provisorische Organe, während die Thorakalsegmente keine Gliedmaßen zeigen. *c, d* Larve und freie freigliedrige Puppe von *Xylophagus lugens* Löw. Alle vergrößert. (Nach Malloch aus Handlirsch.)

Regel sehr reduzierte Köpfe und keine typischen Thorakalbeine besitzen.

In manchen Fällen erstarren solche apode Larven vor der letzten Häutung, und die Puppe oder Nymphe bleibt in dieser erhärteten, unbeweglich gewordenen und auch sonst mehr oder minder veränderten Larvenhaut liegen, die man dann als Puparium (*larva coarctata*) oder Tonne (Dipteren!) bezeichnet und die fälschlich in manchen Büchern „Puppe“ genannt wird. Es kommen solche inaktivierte erhärtete Larven übrigens nicht nur bei apoden Larven der Dipteren und nicht nur als letztes Larvenstadium vor, sondern auch bei Heterometabolen (z. B. *Aleurodes*) oder in einem weiter vorn liegenden Stadium bei Käfern (Meloiden).

Endlich sind auch noch jene merkwürdigen, namentlich bei parasitischen Hymenopteren als erstes Larvenstadium vorkommenden oligomeren Formen zu erwähnen, die man gewohnheitsmäßig als zyklipoide Larven bezeichnet.

Das letzte präimaginale Stadium der Holometabolen ist immer eine mehr oder minder ruhende und nie fressende Puppe, auch Nymphe genannt, welche sich morphologisch schon sehr der Imago

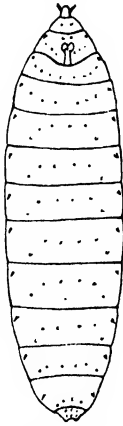


Fig. 48.

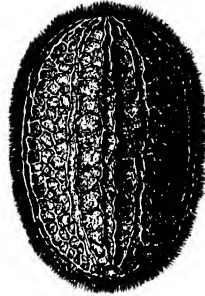


Fig. 49.

Fig. 48.

Larve von *Contarinia* (Cecidomyiidae). Eine apode Made mit sehr reduziertem Kopf und auffallendem coenogeretischen provisorischen Organ an der Ventralseite des 2. Segmentes. Vergrößert. (Nach Kieffer aus Handlirsch.)

Fig. 49.

Larve von *Microdon* (Syrphidae). Eine acephale limaciforme Made. Vergrößert. (Nach Wheeler aus Handlirsch.)

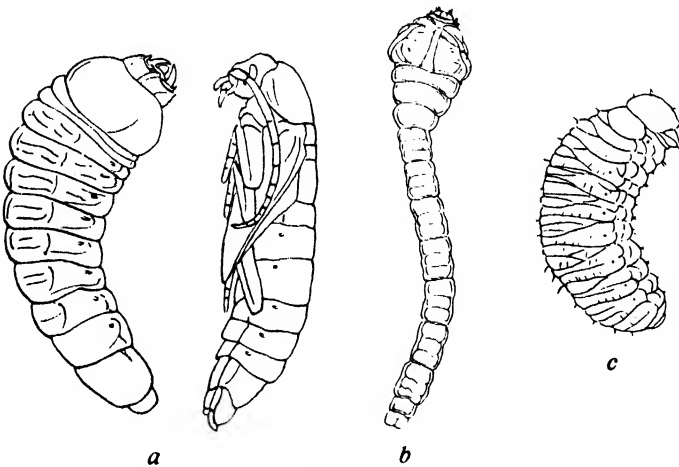


Fig. 50.

Typen apoder Coleopterenlarven. (Aus Handlirsch.) a *Ergates faber* L. (Cerambycidae) mit Puppe. b *Euchroma* sp. (Buprestidae). c *Otiorrhynchus ligustici* L. (Curculionidae.)

nähert, jedoch, wie wir weiter oben ausführten, nicht etwa der Subimago der Eintagsfliegen, sondern dem letzten „Stadium“ der archaischen und imaginiformen Larven entspricht. Wo die Imago die Flügel verloren hat, fehlen sie auch der Puppe, aber die anderen Imaginalorgane (z. B. Beine, Fühler, Mundteile usw.) treten dann be-

reits mehr oder minder deutlich in Erscheinung, stecken aber auch in Kutikularsäcken, durch deren Abstreifen sie erst frei werden. Diese als „Scheiden“ bezeichneten Säcke sind nun bei den Puppen entweder frei oder dem Körper fest angekittet. In ersterem Falle, der sich bei den Neuropteroiden, Hymenopteren, Panorpaten, Trichopteren, und Suctorien, als Regel auch bei Dipteren und Coleopteren, selten bei Lepidopteren findet, spricht man von freigliedrigen Puppen (*Pupa libera*), im zweiten Falle, der für die meisten Lepidopteren, einige wenige Käfer und einige Dipteren (*Cecidomyia*) charakteristisch ist, von einer Mumienpuppe (*Pupa oblecta*). Beide Arten sind nicht scharf geschieden. Hier sei noch einmal darauf hingewiesen, daß die sogenannte Eonympha oder Semipupa mancher Insekten dem letzten präpupalen Larvenstadium (apoder Formen) angehört. Die Pränympha der Hymenopteren ist jedenfalls nur ein Teil des Puppenstadiums und höchstens die Pränympha von *Lebia* ein eigenes ruhendes Stadium mit Flügelscheiden, also eine echte Vorpuppe, so daß in diesem Falle eine Häutung der Puppe vor dem Erscheinen der Imago stattfindet.

Mit dem Erscheinen der zeugungsfähigen Tiere oder Imagines, also mit dem Abstreifen der Puppenhaut ist zwar jener Teil der postembryonalen Entwicklung abgeschlossen, den wir als Metamorphose zu bezeichnen pflegen, aber keineswegs die gesamte postembryonale Entwicklung. Wir haben ja gesehen, daß bei einigen Gruppen sogar die Häutungen weiter laufen können, und zwar bei den Apterygoten und Ephemeren, deren Subimago ja ein Imaginalstadium ist. Wir finden ferner viele Fälle, in denen eine recht auffallende Veränderung der Imagines während ihres Lebens platzgreift: Zunächst die Prozesse der Streckung von Flügel und Körper, der Erhärtung und Ausfärbung, dann z. B. bei Termiten und Ameisen das Abwerfen der Flügel, das Anschwellen des Leibes bei Termiten, Meloiden, Termitoxenien und anderen Ameisen- oder Termitengästen, allerlei Farbwechsel, wie z. B. die Umwandlung von Grün in Braun bei *Chrysopa*, Baumwanzen usw., endlich auch das Ausreifen der Geschlechtsorgane, welches in manchen Fällen erst nach längerer Zeit, sogar nach Monaten erfolgen kann, und dergleichen mehr.

Die oben geschilderten Tatsachen sind im Laufe der Zeiten bekannt geworden; sie wurden von den verschiedenen Autoren in verschiedener Weise ausgewertet. Die Folge davon war die Einführung einer immer steigenden Zahl neuer Termini, von denen die wichtigsten weiter unten Erwähnung finden sollen. So kam zunächst die Überzeugung zum Durchbruche, daß zwischen den beiden eingangs erwähnten Hauptgruppen Ametabola und Metabola Burmeisters, die überflüssigerweise von Westwood in Homomorpha und Heteromorpha umgetauft worden waren, durch Einschaltung einer eigenen Stufe, also durch Unterteilung der „Ametabola“ wenigstens eine dritte Kategorie zu schaffen sei. Es wurden zunächst die Odonaten, Perlarien und Ephemeriden, also die Formen mit aquatischen Larven, die doch in ihren Kiemen provisorische Organe besitzen, von den übrigen „Ametabolen“ als „Hemimetabola“ abgetrennt. Später, als man erkannt zu haben glaubte, daß auch der Rest der Ametabolen sich verschieden verhalte, indem nur wenige Formen, wie etwa die Apterygoten und vielleicht auch

gewisse sekundäre Flügellose (Läuse usw.), streng genommen ametabol seien, bezeichnete man die größere Menge, zu welcher Heuschrecken, Wanzen und dergleichen gehören, als „Paurometabola“, um anzudeuten, daß sie doch eine Verwandlung haben, wenn auch eine geringe.

Diesem Stadium der Erkenntnis suchen Korschelt und Heider (1892) und Henneguy (1904) in ihren Einteilungen gerecht zu werden. Erstere unterscheiden:

Insekten ohne Verwandlung.

Ametabola (Apterygoten).

Insekten mit Verwandlung.

A. Homomorpha, mit unvollkommener Verwandlung.

I. Paurometabola (Dermaptera, Orthoptera s. l., Corrodentia, Thysanoptera, die meisten Rhynchoten).

II. Hemimetabola (Ephemera, Odonata, Perlariae).

B. Heteromorpha, mit vollkommener Verwandlung (Neuropteroidea, Lepidoptera, Diptera, Suctoria, Coleoptera, Hymenoptera).

In dem Handbuche von Henneguy finden wir dagegen folgende Einteilung:

I. Entwicklung ohne Metamorphose. Ametabolie.

1. Thysanura und Collembola mit primärer Ametabolie.

2. Pediculiden, *Acanthia lectularia*, flügellose Phytophthiren und Orthopteren mit erworbener Ametabolie.

II. Graduelle Metamorphose. Paurometabolie.

Orthopteren, Termiten, Thysanopteren, Mehrzahl der Rhynchoten.

III. Graduelle Metamorphose mit einem unbeweglichen Nymphenstadium.

Cicada, männliche Cocciden.

IV. Unvollkommene Metamorphose. Hemimetabolie.

Ephemeren, Odonaten, Perlarien.

V. Vollkommene Metamorphose. Holometabolie.

Lepidopteren, Dipteren, Coleopteren, Hymenopteren, Neuropteroideen usw.

VI. Hypermetamorphose.

Meloiden unter den Coleopteren.

Wir finden hier die Kategorie I in einer nicht sehr glücklichen Weise erweitert, fast auf den bereits als unhaltbar erkannten Standpunkt von Leach zurückgehend, oder sogar noch darüber hinaus, was einen Rückschritt im Vergleiche zu Korschelt-Heider bedeutet. Auch die Kategorie II erscheint durch Ausschaltung der flügellosen Formen beeinträchtigt. Die neu eingeführte, nicht benannte Kategorie III enthält ganz heterogene Elemente, denn die ruhende Puppe der männlichen Cocciden ist nicht zu vergleichen mit der ganz vorübergehend ruhenden „Puppe“ der Zikaden, die ihre Flügel auch allmählich bekommen hat wie die anderen Paurometabolen. Logischerweise hätten in diese Kategorie die Physopoden gestellt werden sollen, insofern sie ruhende Puppen haben. In bezug auf die Kategorie IV befinden sich die Autoren in Übereinstimmung, denn sie haben alle nicht berücksichtigt, daß die Subimago der Ephemeriden doch etwas anderes ist als die letzte Larvenform der Odonaten und Perlarien. Die Kategorie VI ist noch im

richtigen Umfange, in dem sie von Fabre erkannt worden war, angeführt.

Es ist eigentümlich, daß in diesen Einteilungen nicht von dem schon viel früher eingeführten Terminus Heterometabola, der nach Packard alle Ametabolen, Paurometabolen und Hemimetabolen, irrtümlich auch noch die Coleopteren, umfaßt, Notiz genommen wird. Derselbe Autor hat (nach Karny) auch für die Gruppe der Paurometabola den Namen Manometabola vorgeschlagen und für die Zikaden den überflüssigen Namen Heremetabola.

Auf durchaus originellem Standpunkte steht Heymons mit seiner außerordentlich gründlichen Studie über das Metamorphosenproblem (1909). Er sucht die Schwierigkeit einer Unterscheidung zwischen Metabolen und Ametabolen dadurch zu überwinden, daß er den von Haase 1880 bei den Myriopoden für Scolopendriden und Geophiliden eingeführten Terminus „Epimorphose“ auf die Insekten überträgt, und zwar für jene Gruppen, die von Korschelt-Heider und Henneguy als Ametabola und Paurometabola bezeichnet werden. Er will dadurch offenbar vermeiden, eine gekünstelte Scheidung zwischen diesen Gruppen durchzuführen, da er ja selbst nachzuweisen strebt, daß praktisch bei allen Insekten Unterschiede zwischen Jugendformen und Imago bestehen und daß der Ausdruck „Metamorphose“ nur für jene Formen anwendbar sei, welche echte Larven mit provisorischen Organen besitzen. Ich kann mich in dieser Beziehung leider nicht mit Heymons' Gedankengang befreunden, da bei den Myriopoden die Bezeichnung Epimorpha einen Gegensatz zu Anamorpha bildet, also zu den Formen mit oligomeren Larven, daher einen völlig verschiedenen Sinn hat wie bei den Insekten, wo man den Terminus höchstens im Haeckelschen Sinne einer direkten Entwicklung überhaupt anwenden könnte. Da es auch bei Insekten noch eine (wenn auch geringe) Art von Anamorphose gibt (z. B. Protura), so könnte man, glaube ich, den Terminus Epimorpha im Sinne Haases dann folgerichtig auch für alle Insekten anwenden, die wie die epimorphen Myriopoden mit voller Segmentzahl das Ei verlassen. Ich möchte also raten, allen Mißdeutungen dadurch auszuweichen, daß wir das Wort Epimorpha hier nicht verwenden, um so mehr, als tatsächlich kein pterygotes Insekt in bezug auf Flügelbildung wirklich epimorph wäre (Börner). Es mag ja für alle jene, die noch auf dem Standpunkte der phylogenetischen Stufenreihe: Myriopoden-Thysanuren-Pterygoten stehen, immerhin bestechend sein, die Stufenleiter der ontogenetischen Entwicklungsformen der Insekten auch an die Endstufe der Myriopoden anzuschließen. Den Epimorphen wird nur eine „Umwandlung“ zuerkannt, den Metamorphen dagegen eine „Verwandlung“, aber Heymons selbst gesteht offen, daß die Grenze oft schwer festzustellen sei, was wir ja oben schon eingehend erörtert haben. Abgesehen von diesen Bedenken finde ich jedoch in der Einteilung von Heymons mancherlei, was einen Fortschritt im Vergleiche zu früheren Arbeiten bedeutet. Er unterscheidet:

Epimorpha. Insekten mit Umwandlung.

- I. Epimorpha typica (Thysanura, Orthoptera s. l., Dermaptera, Corrodentia, Isoptera, Rhynchota p. usw.)
- II. Hyperepimorpha (Coccidae ♂, Margarodidae und Poryphorididae ♀).

Metamorphia. Insekten mit Verwandlung.

- I. Hemimetabola (einerseits Cicadidae, andererseits Odonata, Plecoptera).
- II. Prometabola (Ephemerida).
- III. Holometabola.
 1. Holometabola typica (Neuropt. Hymenopt. Coleopt. Dipt. Lepidopt. usw.).
 2. Hypermetabola-Hypermetamorphia (Meloidae).
 3. Cryptometabola (Ametabola - Ametamorphia) (Termitoxeniidae).

Ich mache hier speziell auf die Stellung der Cocciden ♂ aufmerksam, die ihrer Ruhestadien wegen bereits 1901 von Reh als Holometabole gedeutet wurden. Dieser Autor nennt ihre Verwandlung auch eine heteromorphe Metamorphose, Endometabolie oder indirekte Verwandlung. Zum erstenmal findet sich hier bei Heymons eine Trennung der durch ihre Subimago auffallenden Ephemeriden von den anderen amphibiotischen Formen der Heterometabolen. Das finde ich sehr berechtigt, wenn ich auch mit Heymons in bezug auf die Homologisierung der Subimago mit der Puppe der Holometabolen (vergleiche auch Boas 1899 und Deegener 1909) nicht übereinstimme, sondern nur in bezug auf die Deutung der Subimago als imaginales Stadium.

Die Arbeit Heymons wird in manchen Belangen durch Deegener (1909) und Börner (1909) ergänzt, aber es treten dabei auch — wie in solchen Fragen unvermeidlich — mehrere Meinungsverschiedenheiten zutage, zu denen ich ja oben Stellung nahm, wohl ohne immer die einzelnen Stellen zu zitieren. Ich will daher hier nur kurz die Börnersche Einteilung vorführen mit der Bemerkung, daß dieser Forscher bei Insekten keine Anamerie erwähnt, sondern alle Formen als Holomera bezeichnet. Sie gliedern sich in:

Epimorpha.

- Epimorpha s. sp. (Thysanura, Entotrophi, Collembola a. p.).
- Ametabola (Collembola a. p.).
- Parepimorpha (Mallophaga, Siphunculata, ungeflügelte Formen der „Archimetabola“).

Metamorphia.

Archimetabola.

- Prometabola (Ephemerida a. p., Palaeodictyoptera a. p.).
- Archimetabola s. sp. (geflügelte „Diplomerata“ a. p. Corrodentia, Rhynchota a. p.).

Hemimetabola.

- Parhemimetabola (Ephemerida a. p. [Prosopistoma]).
- Hemimetabola s. sp. (Perlariae, Odonata, Cicadidae, Psyllidae, Coccidae a. p.).
- Parametabola (Coccidae a. p.).
- Allometabola (Aleurodidae).
- Homometabola (Chermesidae, Thysanoptera.)

Holometabola.

- Holometabola s. str.

Holometabola s. sp. (alle Holometabolen mit Ausnahme der folgenden).

Cryptometabola. (Termitoxeniidae).

Polymetabola.

Polymetabola s. sp. (*Lebia*, Bruchidae, Stylopidae, Rhipiphoridae, Lyonetiidae, Pteromalidae).

Hypermetabola (Meloidae).

Ich halte es nach meinen Ansichten über die Flügellosigkeit der Apterygoten, welche ich für ebenso sekundär halte wie jene der Mallophagen, Pediculiden und zahllosen Orthopteroiden, Hemipteroiden usw., natürlich nicht für angezeigt, diese Tiere unter dem Namen Epimorpha in einen scharfen Gegensatz zu den Metamorphosen zu bringen, geschweige denn durch Voranstellung den Anschein zu erwecken, als handle es sich hier um die ursprüngliche Verwandlungsart. Es ist unmöglich, in dieser Weise eine Grenze zwischen „ungeflügelten und geflügelten“ Formen zu errichten, da, wie ja schon wiederholt erwähnt, sehr oft nur einzelne Individuen oder ein Geschlecht ungeflügelt ist und da sehr oft Formen vorkommen, bei denen recht kleine Flügelrudimente auftreten. Für eine Trennung der „Parepimorpha“ von den „Archimetabola s. sp.“ kann ich also nicht stimmen; eine Verteilung der Collembolen in „Epimorpha s. sp.“ und „Ametabola“, wobei nach Börner die Diecyrtominen, Sminthurinen und Orchesellinen in die erste Gruppe kämen, erscheint mir gleichfalls gewagt. Dagegen stimme ich Börner vollkommen bei, wenn er die Ephemeriden und ? Palaeordictyopteren in eine eigene Rubrik: Prometabola stellt, denn ich halte auch die Metamorphose dieser Formen für etwas ganz Besonderes und Ursprüngliches, ebenso wie Deegener. Dagegen stimme ich natürlich nicht für eine Abtrennung einzelner Ephemeriden wie *Prosopistoma* von den übrigen Eintagsfliegen, denn auch diese Formen sind typische Prometabola; die Unterschiede im „Habitus“ zwischen Larve und Imago sind graduell und finden sich eigentlich fast in allen Kategorien, insbesondere auch unter Börners Parepimorpha und Archimetabola s. sp. Da dieser letzere Name eigentlich für die Prometabola besser geeignet wäre als für die meines Erachtens sekundär durch den Übergang zum Landleben entstandene Verwandlungsart der Heuschrecken, Wanzen usw., möchte ich ihn hier lieber durch den alten Namen Paurometabola ersetzt sehen. Aber ich möchte auch für eine Umstellung in der Reihenfolge plädieren und die amphibiotischen Hemimetabolen (Perlarien und Odonaten) vorrücken, so daß sie sich unmittelbar an die Prometabolen reihen. Gegen eine Vermengung dieser amphibiotischen Typen mit Zikaden, Psylliden und Cocciden, welche Gruppen ich nicht von den übrigen Paurometabolen (Archimetabola s. sp.) trennen möchte, habe ich mich schon oben gewendet.

Eine Unterscheidung und Bewertung der drei von Börner als Untergruppen der Hemimetabola (im weiteren Sinne) gedachten Parametabola, Allometabola und Homometabola erscheint gleichfalls noch recht schwierig, solange nicht größere Formenserien in dieser Hinsicht gründlich geprüft sind. An Meinungsverschiedenheiten in bezug auf diese Verwandlungsarten, welche allgemein einen Zug in der Richtung zur echten Holometabolie erkennen lassen, fehlt es keineswegs. So möchte schon Karny die Physopoden (Thysanopteren) lieber zu den Para-

metabolen als zu den Homometabolen stellen, weil sie, so wie die gewissen dort untergebrachten Cocciden ♂ eine Vorpuppe haben. Takahashi errichtet für die Physopoden (im Gegensatz zu den Cocciden ♀) die Kategorie Remetabola. Es würden also in der Gruppe Homometabola nur mehr die Chermesiden bleiben, die wohl kein ruhendes nicht fressendes Puppenstadium besitzen, aber die Flügelscheiden erst unmittelbar vor dem Imaginalstadium bekommen, was bei den Thysanopteren nicht immer der Fall ist. Ich würde die Chermesiden daher am liebsten doch noch bei den Paurometabolen lassen, zu denen ich ja auch die von Börner zu den „Hemimetabolen s. sp.“ gezählten Cicadiden und Psylliden zähle. Durch diese Ausscheidung bekämen wir dann eine durch Ruhestadien gekennzeichnete Gruppe, für welche der von Berlese gewählte Name Neometabola passend wäre. Eine weitere Einteilung dieser Gruppe könnte dann etwa in der Weise vorgenommen werden, daß man die Physopoden (Thysanopteren) als Remetabola, die genannten Cocciden als Parametabola und die Aleurodiden als Allometabola bezeichnet. Ich halte das aber vorläufig für entbehrlich, solange wir bei den echten alten polyphyletischen Holometabolen noch keine andere Scheidung vornehmen als jene, die durch Abtrennung der echten Hypermetabola (Meloiden) und Cryptometabola (Termitoxenien) vollzogen wurde, mit deren Auffassung durch Börner ich vollkommen übereinstimme. Dagegen scheint mir Börners Gruppe Polymetabola s. sp. und daher auch jene der Polymetabola überhaupt, wenigstens vorläufig, entbehrlich, denn, wenn wir alle Formen, deren Larven sich im Laufe der einzelnen Stadien verändern, also „metabol“ sind, von den sogenannten „ametabolen“ oder „epimorphen“ Larven Börners unterscheiden wollten, so würden wir viel mehr Fälle für die „Polymetabola s. sp.“ finden als Börner angibt, und die Grenzen zwischen den beiden Gruppen wären bald verwischt. Es hat sich ja hinlänglich gezeigt, daß man unmöglich alle Gedanken und alle Einteilungsprinzipien in einem Schema ausdrücken kann. So wenig man das Prinzip der Anamerie und Holomerie in unsere Einteilung ziehen kann, ist es auch nicht möglich, das Prinzip der Metabolie und Ametabolie der Larven und das Prinzip der rückschreitenden Metamorphosen im gleichen Schema auszudrücken.

Relativ einfach im Vergleiche zu Börner erscheint die Einteilung, welche Berlese im zweiten Bande seines großartigen Handbuches vornimmt.

Er unterscheidet zunächst die Ametabolie in eine primäre, echte (Apterygota) und eine erworbene (Mallophagen, Pediculiden und flügellose unserer Paurometabolen), welche er dann als erste Untergruppe der Hemimetabolie: Pseudoametabolie, anführt. Als zweite Untergruppe beläßt er die Paurometabolie mit den geflügelten Formen der Orthopteren, Thysanopteren, Heteropteren und freilebenden Homopteren, als dritte Unterabteilung: Heterometabolie, die drei amphibiotischen Gruppen Ephemerida, Perlariae und Odonata, aber auch die Cicadiden. Einen Übergang zu der echten Holometabolie bildet die Kategorie Neometabolie mit den Thysanopteren und gewissen Cocciden. Die Hypermetamorphose als Zweig der Holometabolie wird in zwei „fundamental“ verschiedene Kategorien geschieden, in die echte Hypermetamorphose und die Polymorphose oder hypermetamorphosis spuria. Merkwürdigerweise bezeichnet er mit diesem zweiten Namen die klassi-

sche Hypermetamorphose der Meloiden, während er als echte Hypermetamorphose diejenige auffassen will, bei welcher die charakteristischen Cycloplarven (Hymenopteren) vorkommen, welche dem protopoden Stadium der Embryonen entsprechen. *Lebia scapularis* hat eine „reduzierte Hypermetamorphose“, ähnlich offenbar auch *Bruchus fabae*, *Mantispa* u. a. Endlich spricht er auch von einer Pseudohypermetamorphose, bei welcher zweierlei Cycloplarven vorkommen (*Teleas*: Hymenoptera), die aber ganz anders bewertet werden als die obigen und offenbar nicht dem Protopodstadium entsprechen sollen.

Wir können in den erwähnten Belangen wohl nicht mit Heymons, Börner und Berlese übereinstimmen und schlagen daher folgendes Schema für die Klassifizierung der postembryonalen Entwicklungstypen vor:

A. Heterometabola.

Die coenogenetischen Merkmale beziehungsweise Organe der Larven meist unbedeutend. Larven archaisch (mit auffallenden palingenetischen provisorischen Organen) oder mehr oder weniger imaginiform (wenn auch manchmal im Laufe der Entwicklung Rückbildungen eintreten, dann wenigstens in den ersten Stadien). Bei geflügelten Formen werden die Flügel äußerlich und meist allmählich ausgebildet, selten erst in vorgeschrittenen Stadien. Präimaginale nicht fressende Ruheform (Puppe) meist fehlend, nur selten deutlich ausgebildet und ein eigenes Stadium bildend; sonst höchstens ganz vorübergehende Ruhe. Hierher gehören die Apterygoten, Ephemeroiden, Perlarien, Odonaten, Embidarien, Orthopteroiden, Blattaeformien (mit Physopoden, Corrodentien, **Dermapteren**, **Diploglossaten**, **Zorapteren**, **Isopteren** usw.) und die Hemipteroiden. (= Epimorpha und Metamorpha pp: Hemimetabola et Prometabola Heymons; Epimorpha [Epimorpha s. sp., Ametabola, Paracpimorpha] und Metamorpha pp. Archimetabola [Prometabola, Archimetabola s. sp.] und Hemimetabola [Parhemimetabola, Hemimetabola s. sp., Parametabola, Allometabola, Homometabola] Börner; Ametabola et Hemimetabola [Pseudometabola, Paurometabola, Heterometabola] Berlese; Heterometabola (exklus. Coleoptera] Packard; Heterometabola Handlirsch 1906).

1. Stufe: Paläometabola.

Larven archaisch oder imaginiform, in ersterem Falle mit palingenetischen auffallenden Kiemengliedmaßen, in letzterem, so wie die Imagines, meist mit modifizierten Abdominalgliedmaßen. Keine Puppe. Entwicklung der Flügel entweder schrittweise äußerlich oder verloren gegangen. Häutungen zahlreich, in der Regel in das Imaginalstadium fortgesetzt.

Hierher gehören jedenfalls die paläozoischen Paläodictyopteren und Protephemeriden, ferner die rezenten Ephemeriden und Apterygoten.

(= Hemimetabola et Ametabola pp. auctorum; = Epimorpha pp. auctorum.)

a. Unterstufe: Prometabola.

Larven archaisch, aquatisch, mit Gliedmaßenkiemen. Flügel äußerlich angelegt, allmählich heranwachsend. Keine ruhende Puppe, aber das erste Imaginalstadium schon flugfähig; eine „Subimago“, welche bereits die palingenetischen provisorischen Atmungsorgane verloren hat. Hierher jedenfalls die Paläodictyopteren mit den Protophemeriden und die Ephemeriden.

(= Prometabola Heymons; Prometabola und Parahemimetabola Börner; Heterometabola pp. Berlese; = Hemimetabola pp. auctorum; Exopterygota pp. Sharp).

b. Unterstufe: Epimetabola.

Larven imaginiiform, terrestrisch, ohne Kiemen, aber fast immer mit modifizierten Abdominalgliedmaßen, welche in die Geschlechtsstadien übernommen werden, die sich noch häuten können und, so wie die Larven, flügellos bleiben. Hierher die Apterygoten.

(= Epimorpha typica pp. Heymons; = Epimorpha s. sp. und Ametabola Börner; primäre oder echte Ametabola Berlese; Ametabola pp. auctorum; Apterygota Sharp).

2. Stufe: Heterometabola s. str.

Larven meist imaginiiform, selten archaisch mit ursprünglichen Kiemengliedmaßen. Die Flügel entwickeln sich (außer bei apteren Formen) stets äußerlich und allmählich. Kein eigenes ruhendes Puppenstadium, selbst bei Formen, deren Larven einigermaßen bedeutendere coenogenetische Organe besitzen (z. B. Odonaten). Das letzte präimaginale Stadium, wenn auch zeitweise ruhend, doch noch anfangs Nahrung aufnehmend. Imago häutet sich nicht mehr. Zahl der Häutungen geringer. Hierher die Perlarien, Odonaten, Embidarien, Orthopteren, Phasmodeen, Dermapteren, Blattarien, Mantodeen, Corrodentien, Isopteren, Diploglossaten, Mallophagen, Siphunculaten, Zorapteren, der größte Teil der Homopteren und alle Heteropteren.

(= Epimorpha typica und Hemimetabola Heymons; = Archimetabola und Hemimetabola s. sp. und Parepimorpha Börner; Hemimetabola [Pseudoametabola, Paurometabola, Heterometabola] Berlese; Exopterygota et Anapterygota pp. Sharp).

a. Unterstufe: Hemimetabola.

Larven primär aquatisch mit paligenetischen oder auch ? coenogenetischen Atmungsorganen, manchmal noch typisch archaisch, manchmal schon mehr zum imaginiiformen Typus neigend, aber immerhin stärker von den Imagines abweichend als bei der folgenden Gruppe. Hierher die Perlarien und Odonaten.

(= Hemimetabola pp. Heymons; Hemimetabola s. sp. pp. Börner; Heterometabola pp. Berlese; Heterometabola Karny).

b. Unterstufe: Paurometabola.

Larven so wie die Imagines typische Landtiere, nie mehr mit provisorischen palingenetischen Atmungsorganen, wenn ausnahmsweise zur aquatischen Lebensweise zurückgekehrt, dann auch wie die Imagines durch Stigmen atmend, immer imaginiiform und nur selten in einigen nebensächlichen Punkten reduziert. Keine echte Puppe, auch wenn

vorübergehend eine Ruhe erfolgt (z. B. *Cicada*). Hierher alle Heterometabolen mit Ausnahme der unter a genannten Perlarien und Odonaten, gleichviel ob geflügelt oder flügellos.

(= *Epimorpha typica* und *Hemimetabola* pp. Heymons; *Archimetabola* s. sp. und *Hemimetabola* s. sp. pp. und *Parepimorpha* und *Homometabola* pp. Börner; *Pseudoametabola* und *Paurometabola* Berlese; *Manometabola* et *Heremetabola* Packard).

3. Stufe: Neometabola.

Larven ursprünglich noch imaginiform, später oft mehr oder weniger weitgehende Reduktionen erleidend. Flügelbildung mehr oder weniger weit hinausgeschoben, anscheinend nur außen erfolgend. Letztes Präimaginalstadium ruhend, keine Nahrung aufnehmend, also als Puppe zu bezeichnen. Manchmal sind mehrere Puppenstadien zu unterscheiden, manchmal kommt die geflügelte Imago direkt aus der letzten flügellosen ruhenden Form hervor. Es ist also eine offenkundige Annäherung an die echte Holometabolie zu erkennen. Zahl der Häutungen gering. Hierher die Thysanopteren, verschiedene Cocciden-Männchen (z. B. *Diaspis*), einige Cocciden-Weibchen (z. B. *Margarodes*), endlich die Aleurodiden.

(*Hyperepimorpha* Heymons; *Parametabola* und *Allometabola* und *Homometabola* pp. Börner; *Neometabola* Berlese; *Neometabola* pp.; *Allometabola* und *Parametabola* Karny; *Exopterygota* et *Anapterygota* pp. Sharp). Man kann diese Stufe eventuell (provisorisch) bereits in drei Unterstufen teilen: a *Remetabola* (Takahashi = *Homometabola* pp. Börner) für die Thysanopteren. b. *Allometabola* (Börner) für die Aleurodiden und c. *Parametabola* (Börner = *Parametabola* Karny pp.) für die Cocciden.

B. Holometabola.

Larven coenogenetisch, ausnahmsweise noch mit einzelnen palinogenetischen provisorischen Organen. In bezug auf Sinnesorgane, Gliedmaßen des Kopfes und Thorax immer viel unvollkommener als die normal entwickelten Imagines; nur wo diese letzteren besonders (sekundär) reduziert sind, erscheint die Larve vollkommener. Flugorgane werden als Imaginalscheiben innen angelegt, erscheinen äußerlich immer erst im mehr oder weniger ruhenden, aber nie fressenden Puppenstadium, in welchem auch die anderen imaginalen Organe in Erscheinung treten. Sehr selten treten Flügellappen schon unmittelbar vor der Verpuppung auf. Keine Häutung mehr im Imagostadium: Zahl der Häutungen beschränkt. Ausnahmsweise sind alle Larven- und Puppenstadien sekundär unterdrückt. Hierher die Megalopteren, Raphidien, Neuropteren, Panorpäten, Lepidopteren, Dipteren, Suctorien, Trichopteren, Hymenopteren, Coleopteren und Strepsipteren.

(*Metamorphia* pp. *Holometabola* Heymons, Börner, Berlese; *Metabola* pp. *auctorum*, *Endopterygota* et *Anapterygota* pp. Sharp).

1. Stufe: *Holometabola typica*.

Die Larven reifen ohne Einschaltung eines ruhenden Zwischenstadiums bis zur Puppe heran, wobei manchmal die ersten Larven noch auf dem sogenannten zyklipoiden Stadium stehen oder ganz besondere Gestalt haben (z. B. *Teleas*), oder ursprünglicher sind als die späteren

Stadien, während sich normal kaum eine wesentliche, tiefere Veränderung zwischen junger und erwachsener Larve vollzieht. Immer eine typische nichtfressende, wenn auch manchmal noch recht bewegliche Puppe vorhanden. Hierher alle Holometabolen mit Ausnahme der wenigen unter 2. und 3. zu nennenden. (*Holometabola typica* Heymons; *Holometabola s. str. pp.*, *Holometabola s. sp.* und *Polymetabola pp.* *Polymetabola s. sp.* Börner; *Holometabola pp.* *Hypermetabola typica*, *reducta* et *Pseudohypermetabola* Berlese, *Hypermetamorphia pp.* Packard, Needham u. a.; *Holometabola et Polymetabola* Karny.)

2. Stufe: Hypermetabola.

In den Entwicklungsgang ist sekundär ein Ruhestadium (Scheinpuppe) eingeschaltet, aus welchem wieder ein bewegliches hervorgeht, aus dem durch abermalige Häutung erst die echte Puppe entsteht. Hierher nur die Meloiden (Coleoptera).

(Hypermetamorphose von Fabre, Brauer u. a.; *Hypermetabola* Heymons; *Polymetabola pp.* *Hypermetabola* Börner; *Hypermetabola spuria vel Polymorpha* Berlese.

3. Stufe: Cryptometabola.

Das Insekt verläßt das Ei oder den Mutterleib bereits als unvollkommene Imago und reift heran, ohne sich zu häuten. Es sind also die den Larven- und Puppenentsprechenden Stadien unterdrückt, beziehungsweise in die Embryonalzeit verlegt. Hierher nur die Termitoxeniiden, termitophile sehr aberrante Dipteren. (*Cryptometabola* Heymons; *Holometabola s. str.* *Cryptometabola* Börner.)

In bezug auf die Phylogenese der Insektenmetamorphosen glaube ich folgenden Standpunkt einnehmen zu müssen:

Die ursprünglichste Art ist jedenfalls die Prometabolie, die heute nur mehr bei den Eintagsfliegen erhalten ist. Wenn wir uns mit dem Standpunkte vertraut machen, daß die Thysanuren und anderen Apterygoten neotenische, also sekundär flügellose Formen sind, die in gewissem Sinne in einem larvalen Zustande verharren, so erscheint es gestattet, ihre Verwandlung nicht als einen ursprünglichen, sondern als einen von der Prometabolie abzuleitenden Typus zu betrachten. Ich habe sie, um alle Konfusionen, welche durch die so verschiedene Anwendung der Termini Ametabola und Epimorpha entstehen können, zu vermeiden, als Epimetabola bezeichnet.

Daß die primär amphibiotische Hemimetabolie (auf Perlarien und Odonaten beschränkt) nur aus der Prometabolie, nicht etwa aus jener der Ephemeran, sondern der Paläodictyopteren, bei denen die Reduktionserscheinungen der Imago noch nicht fertig waren, abzuleiten ist, und zwar diphyletisch, erscheint mir nicht zweifelhaft. Desgleichen glaube ich an eine heterophyletische Entwicklung der Paurometabolie aus der Prometabolie, zum Teil vielleicht unter Einschaltung uns unbekannter oder paläozoischer hemimetaboler Formen. Möglicherweise könnten sogar Ur-Perlarien unter diesen sein. Die verschiedenen Formen der Neometabolie sind wohl zweifellos aus der Paurometabolie hervorgegangen, und zwar wieder heterophyletisch (viermal). Die Neometabolie zeigt uns sehr deutlich, daß wir berechtigt sind, auch an eine heterophyletische Entwicklung der typischen Holometabolie zu denken, und zwar in bezug auf jene Gruppen, die noch

heute primär aquatische Larven besitzen (mit sehr ursprünglichen Extremitätenkiemen), also auf die Megalopteren und Neuropteren, an alte Prometabolen oder uns unbekannte hemimetabole Zwischenglieder; in bezug auf andere bereits rein terrestrische oder sekundär amphibiotische Reihen eventuell an paurometabole Vorläufer. Nach meiner Ansicht dürfte so die typische Holometabolie mindestens vier-, vermutlich aber sechsmal zustande gekommen sein.

Die Metamorphose der Insekten ist etwas für diese Gruppe Typisches und ganz verschieden von den Metamorphosen, die wir bei anderen Tiergruppen finden. Sie bildet, wenigstens in obigem Sinne aufgefaßt, auch nicht etwa eine höhere, weiter fortschreitende Ausbildung der Verwandlungsarten, die wir von anderen Arthropoden oder gar von Anneliden kennen, bei denen die postembryonale Entwicklung teils von monomeren trochophoraähnlichen, teils von in verschiedenem Grade oligomeren Larvenformen — die ja wohl auch allerlei provisorische Organe besitzen — ausgeht und allmählich zum holomeren Endstadium führt. Bei Insekten findet sich von dieser Art der Metamorphose höchstens hier und da noch ein Überbleibsel oder vielleicht ein als Atavismus zu deutendes Wiederauftreten (Anamerie der Proturcn, zyklipoide Larven usw.), da offenbar der eigentliche Übergang von der Anamerie oder Oligomerie in das Embryonalleben verlegt wurde und selbst da meist recht unvollkommen in Erscheinung tritt. Es geht also meines Erachtens nicht an, die Insektenmetamorphose einfach mit dem Endstadium der Crustaceen- oder Myriopodenentwicklung beginnen zu lassen. Die phylogenetische Bedeutung der einzelnen Larvenformen ergibt sich schon aus den obigen Ausführungen. Die Campodeatheorie ist überwunden. Näheres im Abschnitte Phylogenie, Band III dieses Handbuches.

Wir erkennen in der postembryonalen Entwicklung ganz deutlich verschiedene Tendenzen, die meist ihre eigenen Wege gehen, orthogenetisch fortschreiten und sich vielfach kreuzen. Eine solche Tendenz zeigt sich in der verschieden weit gehenden Hinausschiebung der Flügelbildung in vorgeschrittene Stadien. Sie findet sich bei allerlei Formen, die miteinander in keinem direkten phylogenetischen Verhältnisse stehen, und ist für die Anfangsstadien bereits eine Allgemeinerscheinung geworden. Eine zweite Tendenz liegt in der Reduktion der Zahl der Häutungen, die bei Prometabolen und Epimetabolen noch groß ist, aber in verschiedenen Reihen abnimmt und zunächst im Imagnalstadium erlischt. Eine dritte Tendenz sehen wir in der Reduktion vieler imaginaler Organe (außer den Flügeln) bei den Jugendformen; sie tritt am deutlichsten bei den Holometabolen zutage und führt bis zum völligen Schwunde der Beine, Fühler, Augen, Mundteile und zu einer weitgehenden Reduktion des ganzen Kopfes — wieder in verschiedenen Reihen selbständig (orthogenetisch) fortschreitend. Eine vierte Tendenz zeigt sich in der erst während der Ontogenese früher oder später eintretenden Rückbildung ursprünglicher Zustände: Bei den Eintagsfliegen, wo die Mundorgane, die bei der Larve noch recht vollkommen sind, bei der Imago fast ganz verschwinden; bei Cocciden, Trichopteren, Lepidopteren; bei allen jenen Typen, deren Junglarve bessere Gliedmaßen besitzt als weiter vorgeschrittene Stadien (*Mantispa*, *Lebia*, Strepsipteren, Meloiden usw.) und zahllose andere Beispiele. Eine fünfte Tendenz liegt in der Zu-

nahme der histolytischen Vorgänge, auf welche wir noch später zurückkommen werden; eine sechste in dem Auftreten ruhender Stadien, die in verschiedenen Reihen einen verschiedenen Grad der Vollkommenheit erreichen. Weitere Tendenzen lassen sich in der Verlängerung oder Verkürzung der Dauer der einzelnen Stadien erkennen und in dem Eintritte der Fortpflanzungsfähigkeit in morphologisch präimaginalen Stadien (z. B. Puppen von *Chironomus*, Larven von *Cecidomyiden*, Blastula bei parasitischen Hymenopteren, noch flügellose Larvenstadien bei Aphiden usw.)

Durch dieses vielfache Ineinandergreifen so verschiedener Entwicklungstendenzen oder Richtungen wird die an sich immer schwierige kausale Erforschung hier bei den Metamorphosen ganz besonders erschwert. Es ist daher kein Wunder, wenn bis jetzt die teleologische Erklärung fast ausschließlich das Feld beherrscht und wenn ein scheinbarer „Zweck“ ohne weiteres als Ursache hingestellt wird. Man begnügt sich meist damit, die einzelnen Arten und Stufen der Metamorphose als „Anpassungen“ an bestimmte Verhältnisse oder Lebensweisen hinstellen, und fragt nicht weiter, ob nicht vielleicht die Lebensweise das Sekundäre ist, versucht es auch nicht, den Mechanismus der „Anpassung“ zu erforschen. Wer sich für eine solche Behandlung des Stoffes besonders interessiert, dem ist Berleses oder Deegeners gründliche zusammenfassende Studie mit ihrer Fülle wissenswerter Details und anregender Betrachtungen bestens zu empfehlen. Hier kann leider nicht an eine volle Auswertung dieser Arbeiten und an eine Kritik derselben gedacht sein, doch mag an einigen Beispielen versucht werden zu zeigen, daß man mit Berechtigung auch ein anderes Maß an unsere Fragen legen kann. Wer meine Darlegungen über Zweckmäßigkeit und dergleichen im zweiten Bande dieses Handbuches gelesen hat und meine phylogenetischen Ausführungen kennt, wird mich leicht verstehen und sich nicht wundern, wenn ich in so vielem zu anderer Ansicht gelangen muß als die Teleologen.

Zunächst dürfen wir nicht vergessen, daß viele Zustände und Vorgänge, die erst während der postembryonalen Entwicklung in Erscheinung treten, eng verknüpft sind mit Vorgängen im Embryonalleben. Wir wissen, daß schon die ersten Furchungsvorgänge, die Keimblätterbildung und die Anlage der Organe in recht verschiedener Weise erfolgt und daß daher auch die Ausbildung des Embryos im Momente, wo er das Ei beziehungsweise das Muttertier verläßt, eine sehr ungleichwertige ist. Über die Ursachen all dieser Erscheinungen sind wir noch völlig im unklaren. Wir können höchstens vermuten, daß in manchen Fällen der verschiedene Dotterreichtum des Eies, in anderen vielleicht ein symbiontischer Organismus eine Rolle spielt. Eine teleologische Behandlung dieser Frage würde mir geradezu widerstreben, da es ja für den Embryo selbst gewiß ziemlich gleichgültig ist, ob seine Ausbildung so oder so erfolgt (vorausgesetzt, daß er nur beim Verlassen des Eies lebensfähig wird); wir müßten geradezu an eine prospektive Potenz denken, die den Embryo so formt, daß etwas daraus wird, was die Teleologen wünschen. Die Annahme einer Erwerbung von „Zweckmäßigkeiten“ im Larvenleben und einer Vererbung derselben mit Verlegung in ein früheres Stadium würde mir gezwungen erscheinen. Ferner wollen wir daran erinnern, daß vieles, was uns heute vorliegt, schon durch die Abstammung der Insekten von tiefstehenden branchiaten aquatischen Formen beziehungsweise deren annelidenähnlichen Vor-

fahren bedingt ist, also von Zuständen, die wir bei Beurteilung der Insektenmetamorphose als gegeben hinnehmen können, so daß wir nur darüber nachzudenken brauchen, auf welchen Faktoren einerseits die Erhaltung und andererseits die Veränderung oder Eliminierung ererbter Qualitäten beruhen könnte.

Ein solcher ererbter Faktor ist die Häutung, die ja bei den Metamorphosen der Insekten eine große Rolle spielt. Das wiederholte Abwerfen der Chitincuticula wird ja allgemein als ein Mittel zur Ermöglichung des Wachstums gedeutet. Das mag in gewissem Sinne richtig sein, doch glaube ich mich berechtigt einzuwenden, daß ja Häutungen bei Arthropoden — namentlich bei Crustaceen, aber auch bei manchen Insekten — vorkommen, wo sie mit dem Wachstum nichts zu tun haben. Ich habe daher an anderem Orte ausgeführt, daß die Chitinabscheidung eigentlich die Entfernung eines Endproduktes im Stoffwechsel vorstellt, die in sehr verschiedenen Intervallen und in sehr verschiedener Zahl und Quantität auftritt und nur ganz sekundär auch das Wachstum erleichtern oder sogar ermöglichen kann; aber Wachstum unter einfacher Ausdehnung der Cuticula ist oft zu beobachten. Daß die Chitincuticula außerdem ihren Besitzern auch einen gewissen Schutz gewähren kann, ja manchmal sogar direkt einen Panzer bildet, ist bekannt, doch sehen wir schon aus der Tatsache der Häutung innerer Organe, wie der Tracheen und des Darmes, daß auch diese Schutzfunktion etwas ganz Sekundäres ist, um so mehr, als ja nicht nur verborgen lebende, sondern auch viele ganz freilebende Formen, z. B. Raupen, sehr dünnes Chitin abscheiden. Ja, in gewissem Sinne mag sogar die Abscheidung dickerer Chitinschichten geradezu für manche physiologischen Vorgänge als recht unvorteilhaft betrachtet werden. Ähnlich verhält es sich mit der Bedeutung des Chitins als Stütze für die Muskulatur. Nach diesen Gesichtspunkten muß es mir natürlich widerstreben, sowohl die Zahl der Häutungen als auch die Mächtigkeit der Abscheidung in der üblichen Weise teleologisch zu deuten. Auf keinen Fall möchte ich es wagen, die Reduktion von Häutungsvorgängen, sei es auch nur der Flügel, als Materialsparung aufzufassen. Jedenfalls glaube ich, daß zur kausalen Erforschung der Häutungsverhältnisse nicht die Ökologie und Metamorphosenlehre, sondern die Stoffwechselphysiologie berufen ist.

Betrachten wir nun die unserer Ansicht nach ursprünglichste heute noch erhaltene Verwandlungsart, die Prometabolie der Eintagsfliegen, so müssen wir wohl zugeben, daß die Larvenformen hier noch fast auf der Stufe vorgeschrittener, bereits holomerer Jungformen von branchiaten Crustaceen stehen geblieben sind, wobei wir ja nicht an eine der rezenten Gruppen zu denken brauchen. Da bei den ursprünglichen Branchiaten — wie wir wissen, auch bei Trilobiten — die Larven in oligomerem Zustande das Ei verlassen, hier aber bereits in holomerem, so läge es nahe, eine teleologische Erklärung dafür zu suchen — eventuell in einer die Existenz fördernden Abkürzung der Larvenzeit. Das stimmt aber absolut nicht, denn die Eintagsfliegen haben eine auffallend lange Larvenperiode, oft viel länger als die primitiven Crustaceen. Es ist hinlänglich bekannt, daß bei Crustaceen, und zwar bei höheren Formen (Dekapoden), mehr oder minder holomere Larven zur Welt kommen, z. B. bei Arten, die ins Süßwasser übergegangen sind: Flußkrebs, *Delphusa*, während nahe Verwandte (Hummern, Meerkrabben) noch bei der Oligomerie

(Anamerie) verharren. Es wäre also denkbar, daß auch bei den Ephemeriden, beziehungsweise schon bei Paläodictyopteren, der Übertritt in das Süßwasser als auslösender oder ? bewirkender Faktor in Betracht käme. Da aber erfahrungsgemäß auch im Süßwasser und selbst auf dem Lande eine Anamorphose bei manchen Formen weiter besteht (Copepoden, Phyllopoden, Myriopoden), so möchte ich natürlich nicht von einer einfachen „Anpassung“ sprechen, denn es ist immerhin sehr wahrscheinlich, daß auch andere Faktoren mitspielen.

Ein weiteres Erbstück von branchiaten Vorfahren sind die sehr zahlreichen Häutungen und deren Fortsetzung in das Imaginalstadium, also das Vorkommen der Subimago. Diese zahlreichen Häutungen sind hier sicher nicht etwa durch besonders langes Leben des Individuums bedingt, wie das z. B. bei der Siebzehnjährzikade der Fall zu sein scheint, und sicher nicht dazu da, das Wachstum zu ermöglichen. Dies gilt ganz speziell für die imaginale Häutung, bei der eher eine Verkleinerung eintritt. Da ich die Flügel nicht, wie es manche Autoren tun, als typische imaginale, von der Imago durch „Anpassung“ an das Luftleben erworbene und dann erst sekundär schon bei der Larve sich entwickelnde Bildungen betrachte, sondern als Derivate der Trilobitenpleuren, so ist es für mich sehr leicht, ihre allmähliche Entwicklung bei der Eintagsfliegenlarve zu erklären und selbst ihr Fehlen im ersten Stadium, denn auch bei Trilobitenlarven sind diese Gebilde anfangs noch nicht abgegrenzt. Es handelt sich also auch hier um keinerlei spezielle Anpassung der Insekten, sondern um ein altes Erbstück.

Neu dagegen im Vergleiche mit den branchiaten Urformen ist das Auftreten des offenen Tracheensystems und das Funktionieren der Flugorgane, beide mit dem Übertritt der Larve in das Imago-stadium zusammenfallend. Bei den Flügeln handelt es sich, wie ich schon wiederholt erörterte, um einen Funktionswechsel, der hier wohl etwas unvermittelt eintritt; aber wir wissen ja nicht, ob vielleicht die uns noch unbekannten, sicher anzunehmenden Bindeglieder zwischen Trilobiten und Urinsekten oder sogar noch diese letzteren schon vor der Imaginalzeit recht große bewegliche Pleurenplatten besaßen, die schon als Flügel funktionierten. An anderer Stelle habe ich auch ausgeführt, daß doch vielleicht das Tracheensystem, der Ansicht von Lang und anderen entsprechend, aus nephridialen Organen abzuleiten ist und ursprünglich der Exkretion diene. Die Umstellung der Funktion wäre dann unschwer verständlich und auch begreiflich, daß sie ziemlich abrupt mit einer Häutung eintritt, und zwar bei dem Übertritt vom Wasser ans Land, beziehungsweise an die Luft, der ja vielleicht sogar durch die Entwicklung der Tracheen bedingt sein kann. Da endlich die Flügelvergrößerung nach der Häutung zur Imago auch mit dem Tracheensystem in Beziehung stehen dürfte, also in einer gewissen Korrelation, so ist es kein Wunder, wenn diese so auffallende „Anpassung“ an das Luftleben, also dieser beiderseitige Funktionswechsel hier gleichzeitig eintritt. Die Änderung des Milieus spielt dabei gewiß die wesentlichste Rolle, sie mag auch auf die höhere Ausbildung der Sinnesorgane (Augen!) der Eintagsfliegen eingewirkt haben, die aber bei den paläozoischen Ahnen noch nicht vorhanden war. Was endlich die rückschreitende Entwicklung der imaginalen Mundorgane betrifft, so ist deren Zweck, so wie bei so vielen anderen Rückbildungen, nicht leicht erfindlich, denn wenn auch Subimago und Imago zusammen

nur sehr kurz leben, würde ihnen die Erhaltung der Mundteile sicher nicht schaden, denn wir finden viele mit gut erhaltenen Mundorganen versehene Insekten, welche lange leben und trotzdem nicht fressen. Vielleicht besteht hier eine Korrelation zu den Geschlechtsorganen?

Die zweite Gruppe, die ich als Epimetabolie bezeichnete (die Apterygoten), unterscheidet sich in manchen Belangen von der Prometabolie, unter Beibehaltung der zahlreichen Häutungen, die sich auch bei den Sexualformen fortsetzen. Die Entwicklung schreitet ziemlich gleichmäßig fort, was sicher mit dem Umstande zusammenhängt, daß die Flügelausbildung so gut als ganz unterbleibt und daß nur bei tiefstehenden Formen (*Lepisma*) sich noch unabgegrenzte Seitenlappen erkennen lassen, welche sogar eine Geäderanlage in Form eines Tracheensystems zeigen. Die abdominalen Gliedmaßen sind mehr oder weniger erhalten, gehen auch in die Geschlechtsstadien über, dienen aber nur mehr teilweise der Atmung, sonst der Lokomotion. Es kann nicht geleugnet werden, daß diese Tiere in gewissem Sinne zeitlebens larvale Charaktere besitzen, ein Umstand, der mich dazu führte, an eine Neotenie zu denken. Ich bin in dieser Ansicht dadurch bestärkt worden, daß die Neotenie der perennibranchiaten Amphibien auf eine Veränderung oder Reduktion eines innersekretorischen Organes — der Schilddrüse — zurückgeführt wird, und daß sonderbarerweise bei den Apterygoten ein innersekretorisches Organ, welches den Pterygoten wohl sehr allgemein zukommt — die Oenocyten — zu fehlen scheint. Warum es fehlt, wissen wir nicht und können höchstens vermuten, daß irgendein Zusammenhang mit der sicher sekundär einigermaßen modifizierten Embryogenese der Apterygoten besteht, der erst aufzuklären wäre. Sind die Apterygoten neotenische Formen, also geschlechtsreif gewordene Larven, so wäre es erklärlich, daß die Erlangung der vollkommenen Gestalt, also auch der Flügelbildung, die vielleicht, so wie die vollkommene Entwicklung der Amphibien, von Hormonen abhängt, hier unterbleibt. Das imaginiforme Aussehen der Jugendformen wäre bei meiner Auffassung eigentlich kein solches, da ja überhaupt nur Larven vorhanden sind, wenn auch schon zuletzt geschlechtsreif gewordene. Damit stimmt das vollkommene Erhaltenbleiben der larvalen Abdominalgliedmaßen im geschlechtsreifen Stadium. Es ist bemerkenswert, daß in dieser Gruppe, bei den Proturen, ein Fall von Anamorphose vorliegt, allerdings in beschränktem Umfange. Die Gruppe der Collembolen aber verharret zeitlebens auf einem viel mehr oligomeren Stadium, was ja auch von Berlese auf Neotonie zurückgeführt wird. Warum die Epimetabolen das Wasser vollkommen oder fast vollkommen verlassen haben, dafür sehe ich hier ebensowenig einen Grund, wie bei vielen anderen Tieren, die das gleiche getan haben.

Wenn ich die Hemimetabolen, also die Odonaten und Perlarien, für primär amphibiotische Formen halte, bin ich der Mühe enthoben, das aquatische Leben der Larven und die Entstehung ihrer Atmungsorgane, soweit sie auf Gliedmaßen derivate zurückzuführen sind, kausal zu erklären. Es ist nur zu bemerken, daß hier, sowohl bei Perlarien als bei Odonaten, manchmal Reste dieser „Kiemen“ ins Imaginalstadium mitgeschleppt werden, wo sie wohl infolge des normal entwickelten Tracheensystems entbehrlich wären. Die Zahl der Häutungen ist im Vergleiche zu den vorbesprochenen Gruppen herabgesetzt (trotz der Langlebigkeit mancher Larven und Imagines) und endet mit der Geschlechtsreife. Ich vermag darin keinen irgendwie gearteten Vorteil

im Vergleiche zu den Ephemeriden zu finden. Ob man die Fangmaske der Larven, die ja, allerdings etwas verändert, auch der Imago zukommt, als eine speziell larvale Erwerbung ansprechen will, oder als einen Gruppencharakter — analog wie den Schnabel der Rhynchoten — bleibe dahingestellt. Wahrscheinlicher ist die larvale Erwerbung der coenogenetischen Larvenatmung durch Darmkiemen, die sich bei anisopteren Odonaten geradezu als Ersatz der Extremitätenkiemen aufdrängt. Diese Gruppe wäre geradezu gezwungen, als Larven ans Land zu gehen, wenn der Ersatz nicht eingetreten wäre; so aber kann sie ihr ursprüngliches Milieu behaupten. Das „Bedürfnis“, es zu behaupten, könnte in Lamarckschem Sinne zur Erklärung des Phänomenes herangezogen und als organbildender Faktor gedeutet werden -- aber das ist nicht mein Standpunkt. Lassen wir also lieber diese interessante Frage offen und begnügen wir uns mit der Feststellung, daß bei den Odonaten, speziell bei den Anisopteren, im ganzen eine weitergehende Divergenz zwischen Larve und Imago eintrat als bei den anderen Formen, was auch vielleicht — wenigstens zum Teile — (wie bei den Eintagsfliegen) auf einer sekundären höheren Spezialisierung der Imagines beruht und nur zum Teile auf coenogenetischen Umwandlungen der Larven. Wir können diese Verhältnisse kaum teleologisch erklären, geschweige denn kausal.

Die Paurometabolie, die bei den geflügelten Heuschrecken, Schaben, Wanzen u. dergl. in der typischen Weise ausgebildet ist, unterscheidet sich von der Prometabolie und Hemimetabolie hauptsächlich durch das Fehlen der palingenetischen und coenogenetischen „provisorischen“ Atmungsorgane der Larven, welches in Übereinstimmung steht mit dem allgemein ab ovo durchgeführten Aufgeben der aquatischen Lebensweise und die imaginiformen Larven bedingt. Der Trieb, dem ewigen Naß zu entfliehen, ist in der Tierwelt ganz allgemein verbreitet und wird häufig dadurch erklärt, daß die Tiere eben bessere Lebensbedingungen, vor allem reichere Nahrung suchen. Das stimmt aber in sehr vielen Fällen nicht und wird auch dadurch in Zweifel gesetzt, daß viele Formen wieder in das ursprüngliche Element zurückkehren und es sich mit Mühe zurückerobern!

Da die Tiere und speziell unsere Insekten ja kaum urteilsfähig genug sind, um einen künftigen Vorteil voranzusehen, müßte man annehmen, daß sie aufs Geratewohl einen Versuch wagen und, wenn er gut ausgeht, auf dem erzielten Erfolge weiterbauen. Weil mir solche antropomorphistische Denkweise widerstrebt, möchte ich lieber andere Erklärungsmöglichkeiten ins Auge fassen. Da wir schon bei Ephemeriden, noch mehr bei Perlarien und Odonaten die Tendenz zu einer Reduktion der primären, auf Extremitätenderivate zurückzuführenden Atmungsorgane sehen, ist es vielleicht gestattet, an einen allgemeinen orthogenetisch fortschreitenden Prozeß zu denken, der wahrscheinlich schon im Stadium des Embryos einsetzt. Welcher Faktor den Impuls gegeben hat, wissen wir nicht. Oder wir können daran denken, daß eine früher als bei Wassertieren eintretende Umwandlung des schon im Embryo angelegten Tracheensystems zu funktionsfähigen Atmungsorganen die Tiere aus dem Wasser trieb und daß dann durch Nichtgebrauch die Bildung der Kiemen unterblieb. Auch hier können wir vorläufig die kausale Analyse nicht weitertreiben. Die Zahl der Häutungen ist bei den Paurometabolen -- von sekundären Fällen, wie der oben erwähnten Zikade abgesehen -- gering und sinkt manchmal auf einige

weniger herab, insbesondere bei Formen, wie gewisse parthenogenetische Blattläuse, die als neotenische Typen gedeutet werden, oder bei pupiparen Fliegen. Die Entwicklung der Flügel, welche sehr oft ganz unterbleibt, erfolgt normal in der bei den Prometabolen und Hemimetabolen üblichen Weise, tritt aber manchmal mehr oder weniger verspätet ein, jedoch, soviel mir bekannt, nicht infolge Verlagerung in das Innere (Imaginalscheiben). Provisorische Bildungen palingenetischer Natur kommen bei Formen mit reduzierten Imaginalstadien vor z. B. sehr auffallend bei Cocciden ♂ und ♀, — solche coenogenetischer Natur fast nur in unbedeutendem Maße. Wir brauchen uns daher mit diesen Dingen nicht weiter aufzuhalten.

Interessanter für unsere Frage ist die Erklärung jener Fälle, die unter dem Namen Neometabolie zusammengefaßt werden, denn hier wird die Metamorphose zu einer viel komplizierteren durch Umwandlung früher aktiver Larvenstadien in ruhende, nicht mehr fressende Puppen. Mit dieser fällt mehr oder weniger vollständig zusammen eine Hinausschiebung der Bildung definitiver Imaginalorgane, namentlich der Flügel, aber auch manchmal der Beine und Mundteile oder auch die völlige Rückbildung dieser letzteren. In manchen Fällen dieser Neometabolie tritt auch die Divergenz zwischen Larve und Imago stärker hervor als bei den normalen Paurometabolen, so z. B. bei den Aleurodiden und bei Coccidenmännchen. Durch alle diese Merkmale nähert sich die Neometabolie schon sehr der echten Holometabolie, so daß eine gemeinsame Behandlung beider Gruppen statthaft erscheint.

In bezug auf diese Holometabolie liegen nun die meisten Deutungsversuche vor. Die Ansichten älterer Autoren gehen meist dahin, es sei im Interesse der Art gelegen, in möglichst kurzer verfügbarer Zeit ein möglichst großes Futterquantum zu bewältigen, wodurch die Entwicklung vieler dazu nicht notwendiger Organe unterbleibe, dafür aber viel Reservestoff als Fettkörper zur Ablagerung gelange, aus dessen Material dann unmittelbar vor dem Übergange zur Imago die definitiven Organe aufgebaut würden, wozu ein ruhendes Puppenstadium notwendig sei. Andere Autoren meinten dagegen, es sei die Divergenz in der Lebensweise zwischen Larven und Imagines, welche bei ersteren provisorische Bildungen erzeuge, zu deren Eliminierung oder Umwandlung in die definitiven Organe eben die ruhende Puppe nötig ist. Man dachte dann an die „Hemimetabolie“ der Amphibiotica, die durch den Übertritt der Larven in das Wasser entstanden sei, und an die sogenannte Hemimetabolie der Zikaden, die man durch die subterrane Lebensweise zu erklären suchte, und kam per analogiam zu dem Schlusse, es müsse auch etwas Ähnliches bei den Holometabolen zu finden sein. Lameere wollte diesen Faktor in der Endophagie (im Holze oder in Stengeln) erkennen. Nach unserer Auffassung sind nun alle diese Erklärungsversuche ganz unzulänglich. Zunächst ist darauf hinzuweisen, daß die Freßperiode der Larven bei vielen Heterometabolen, wo oft in einem Jahre viele Generationen aufeinander folgen, sehr häufig viel kürzer ist als bei normalen Holometabolen, ohne daß deshalb die Organbildung wesentlich beeinträchtigt wird. Dann ist zu bemerken, daß es sehr viele Holometabole gibt, die ihre Larvenzeit auf mehrere Jahre ausdehnen. Auch die Divergenz in der Lebensweise und speziell Ernährungsweise zwischen Larve und Imago ist oft, und speziell bei primitiven Formen, noch nicht sehr ausgeprägt: Bei Käfern aus den Gruppen

der Carabiden, Silphiden, Staphyliniden, aber selbst noch bei Chrysomeliden und manchen anderen. Ein Wechsel des Milieus kann auch nicht ohne weiteres verantwortlich gemacht werden, denn wir sehen, daß sich bei den Prometabolen und Hemimetabolen trotz des Übertrittes der Imagines in die Luft und der damit verbundenen Umgestaltungen keine Holometabolie ausgebildet hat, während bei den Neometabolen, wo kein solcher Wechsel eintrat, doch schon Zustände herrschen, die kaum mehr von der echten Holometabolie abweichen. Die wirklich tiefstehenden Typen der Holometabolen sind nicht endophytophag, sondern freilebend, teils aquatisch, teils terrestrisch; sie führen eine Lebensweise, bei welcher ihnen äußere Flügelscheiden in keiner Weise hinderlich sein könnten, wie es von Lameere für die Endophagen behauptet wird.

Die Divergenz zwischen Larve und Imago ist allerdings bei den Holometabolen im allgemeinen und oft sehr auffallend größer als bei den Heterometabolen, aber sie ist viel mehr durch die Reduktion, beziehungsweise Entwicklungsverschiebung (Retardierung) archaischer Bildungen bei den Larven und das späte Auftreten hoher Spezialisierungen der Imagines bedingt als durch besondere coenogenetische Neubildungen der Larven — das müssen wir uns stets vergegenwärtigen. Diese Divergenz ist aber bei den ursprünglicheren Holometabolen noch viel geringer als bei höher stehenden Typen, sie hat sich orthogenetisch in mehreren Reihen fortgebildet, und man darf daher zum Zwecke einer kausalen Erklärung der Holometabolie (mit ihrer Puppenruhe und Histolyse) nicht etwa nur an die Fliegen mit ihren stark modifizierten Imagines und ungeheuer reduzierten Maden denken oder an dergleichen, sondern an die Ausgangsformen, z. B. Megalopteren, Raphidien, primitive Neuropteren, tiefstehende Käfer, ursprüngliche Hymenopteren und ? Panorpatenvorfahren. Wir finden hier durchaus noch gute Beine, Kiefer, Fühler und — wenn auch unvollkommene — Augen, häufig Cerci, aber nie äußere Flügelanfänge, in einigen Fällen sogar archaische abdominale Kiemengliedmaßen. Die Reduktionen sind also hier nicht so auffallend und tiefgreifend, daß man zu ihrer Erklärung irgendein ökologisches „Bedürfnis“ heranziehen müßte. Außer der geringen Entwicklung der Augen, die ja, bei freilebenden Formen wenigstens, gewiß nicht allzu vorteilhaft und unbedingt notwendig sein mag, ist es also in erster Linie die Hinausschiebung der Flügelbildung, welche uns zu denken gibt und die uns wieder an die Neometabolie erinnert; aber auch in dieser Beziehung wird, wie gesagt, eine befriedigende teleologische Erklärung kaum möglich sein. Der Verlust der Flügelstummel bei den genannten Larven ist keine Anpassung an eine bestimmte Lebensweise, kann auch nicht durch Nichtgebrauch erklärt werden, und wir müssen uns daher nach anderen Ursachen umsehen.

Einen sehr mühevollen Versuch in dieser Richtung finden wir in meinen 1913 erschienenen Beiträgen zur exakten Biologie. Es wurde in dieser Arbeit auf drei wichtige Tatsachen hingewiesen:

1. Auf die heterophyletische Entstehung der Holometabolie.
2. Auf das erstmalige Erscheinen mehrerer Holometabolentypen unmittelbar nach der umfassenden permisschen Eiszeit, eine Tatsache, die durch neuere Arbeiten

von Tillyard glänzende Bestätigung fand, so daß wir heute bereits aus dem Perm Australiens Coleopteren, Neuropteren und Panorpaten kennen, letztere auch schon aus Nordamerika. Zu diesen gesellen sich die Megalopteren (Perm und Trias), Raphidien und Hymenopteren (Jura), letztere beiden in schon höher spezialisierten Typen, die nicht die Urformen sein können.

3. Auf die sich aus einer außergewöhnlich umfangreichen Statistik ergebende Tatsache, daß im allgemeinen die Thermophilie bei den Heterometabolen größer ist als bei den Holometabolen und mit der Entwicklungshöhe eher abnimmt, während bei den Holometabolen im allgemeinen das Gegenteil der Fall ist, da in fast allen Ordnungen die ursprünglicheren Untergruppen weniger thermophil sind als die höher spezialisierten.

Man hat nun meine damaligen Ausführungen wenig beachtet oder mißverstanden. Darum betone ich nochmals, daß ich in der Erwerbung der Holometabolie nicht etwa eine teleologisch gedachte „Anpassung“ an die Kälte erblicke, sondern lediglich eine erblich gewordene, durch Klimafaktoren (Kälte) bedingte oder vielmehr ausgelöste Umstimmung des Organismus verschiedener heterometaboler Insekten in dem Sinne, daß eine Retardierung in der Bildung gewisser Organe, namentlich der Flügel (aber auch der Augen, Fühler usw.), eintrat. Also eine direkte Bewirkung, die mit „Zweckmäßigkeit“ zunächst nichts zu tun hat. Vielleicht sind Hormone dabei im Spiele, die ja eventuell auch bei der später zu besprechenden Histolyse eine Rolle spielen können, welche bei den Ur-Holometabolen sicher noch recht bescheiden war und, so wie die ganze Holometabolie, in mehreren Reihen orthogenetisch weiter fortschritt. Ich erinnere daran, daß man bei Encymen außerhalb des Organismus eine orthogenetische Veränderung beobachtet hat. Ich bemerke schließlich noch, daß sich durch künstliche Kälteeinwirkung (nach Mitteilung H. Przibrams) die Flügelbildung bei Insekten nachteilig beeinflussen läßt.

Daß sich die durch eine (gewiß intensive und lang andauernde) Kältewirkung inaugurierte Holometabolie zunächst auch in kälteren und gemäßigten Gebieten reicher vertreten findet als in den Tropen, erscheint mir nach dem Mitgeteilten verständlich, doch braucht das kein Hindernis für eine spätere mächtige Entfaltung spezialisierterer Holometabolen in den Tropen zu sein, denn, wie gesagt, die Holometabolie ist keine Anpassung an die Kälte.

Ob auch jene Verschiebung der Flügelbildung in ein späteres Stadium, die wir bei den Neometabolen finden, mit gleichem Maße zu messen ist, bleibe vorläufig dahingestellt. Möglich ist es wohl, denn, wenn diese Gruppen auch später erscheinen, so könnten ja auch spätere Abkühlungsperioden, deren eine an die Wende von Trias und Lias fällt, eine andere in die Kreide und eine dritte in das Ende des Tertiärs, in Betracht kommen. Es ist uns hinlänglich bekannt, daß nicht jede Änderung eines Faktors unbedingt auf alle Insekten einwirken muß, sondern nur auf bestimmte, dazu geeignete. Daraus erklärt sich ganz ungezwungen — abgesehen von der Tatsache, daß auch eine Eiszeit nicht überall gleich stark auftritt — das weitere Bestehen heterometaboler Typen im Mesozoikum und bis in die Gegenwart.

Das Zusammenfallen der erwähnten Retardierungsercheinungen mit einem vollkommenen, keine Nahrung aufnehmenden Puppenstadium ist ein so allgemeines, daß an einem Zusammenhange beider Erscheinungen nicht zu zweifeln sein dürfte. Da nun wohl kein Grund vorliegt, etwa die Retardierungsercheinungen als Folge der Puppenruhe zu betrachten, wenn auch etwa nur in dem Sinne, daß durch die Puppenruhe die Retardierung ermöglicht wurde, so liegt es nahe zu untersuchen, in welcher Weise die erstere durch die letztere hervorgerufen werden konnte — sofern wir nicht annehmen wollen, daß beide unabhängig durch denselben Faktor bedingt wurden.

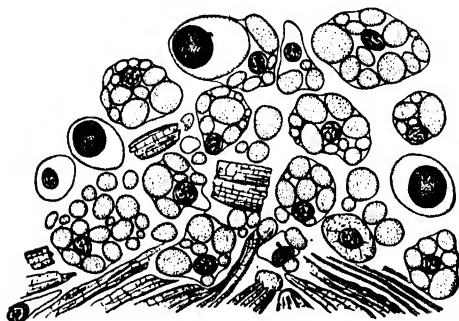


Fig. 51.

Histolytischer rapider Zerfall larvaler Muskeln in der Puppe von *Calliphora*. Vergrößert. (Nach Berlese.)

Zur endgültigen Beantwortung dieser Frage wäre eine systematische Untersuchung der histolytischen Vorgänge bei allen und speziell bei den primitivsten Holometabolen, sowie bei den Neometabolen, welche Puppenruhe haben, notwendig. Eine solche steht aber noch aus, denn was wir über diese Vorgänge wissen, sind einzelne unzusammenhängende Untersuchungen, meist an Formen durchgeführt, bei denen die Histolyse besonders stark entwickelt ist. In diesen Fällen erklärt sich die

Ruhe ganz von selbst, da der Auflösungsprozeß, der namentlich die entodermalen und mesodermalen Organe ergreift, eine Tätigkeit derselben unmöglich macht. Dabei ist es ziemlich gleichgültig, ob wir uns der Meinung jener Autoren anschließen, welche die Histolyse, den Zerfall der larvalen Organe, durch Inaktivierung derselben und Eliminierung der Zerfallsprodukte durch Tätigkeit der Phagocyten erklären wollen, oder durch eine Kohlensäureasphixie eingeleitet wännen, oder durch eine sexuelle Krise, oder mit anderen Autoren an eine Art Verdauung durch ausgetretene Sekrete des zerstörten Mitteldarmes denken, oder sogar von einer förmlichen Neubildung des ganzen Tieres sprechen. Die während dieses Stadiums erfolgenden histogenetischen Prozesse gehen ja doch von gewissen unzerstörten Resten, die oft inselartig verteilt sind, aus und erinnern in gewissem Sinne an Regenerationsvorgänge. Sie erklären uns daher vielleicht zwanglos gar manche stärkere Abweichung der holometabolen Imagines von den Jugendformen und heterometabolen Vorfahren, also einen Teil der Divergenz. Auf keinen Fall aber möchte ich die Histolyse selbst als eine Ursache der allgemeinen Divergenz zwischen Larve und Imago betrachten, da sie ja den Unterschied ausgleicht und aus den so aberrant gewordenen reduzierten Larven wieder ein Vollinsekt macht.

Wie schon erwähnt, schreitet die anfangs noch nicht sehr bedeutende Divergenz parallel in verschiedenen Reihen fort und dokumentiert sich insbesondere in Reduktionserscheinungen, die anscheinend orthogenetisch sich weiter und weiter ausbilden und wiederholt zu Formen führen,

denen schon fast alles fehlt, was ein Normalinsekt an Sinnesorganen, Gliedmaßen, ja selbst an Atmungsorganen besitzt. Auf diesem Wege hauptsächlich entstehen die so verschiedenen Larventypen, denn was sekundär an coenogenetischen provisorischen Organen hinzukommt, etwa als Tracheenkiemen, Spinnorgane, Drüsen usw., ist von geringerer Bedeutung und muß kausal und auch teleologisch selbstverständlich ganz anders beurteilt werden als die Reduktionen. Man hat wohl vielfach versucht, auch diese sofort aus der Lebensweise zu erklären, indem man meinte, die betreffenden Organe seien eben überflüssig geworden oder sogar hinderlich und daher aufgegeben. Bei näherer Betrachtung, namentlich auf phylogenetischer Grundlage, zeigt sich aber,

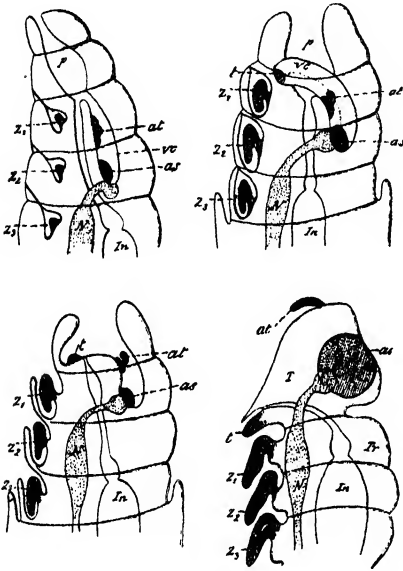


Fig. 52.

Imaginalscheiben bei der Larve und Puppe von *Musca*. Jene der Flügel sind weggelassen. at Fühler; as Augen; z 1—3 Beine; t Rüssel; p Pharynx; in Vorderdarm; N Nervensystem; vc Kopfblase. Vergrößert, schematisch nach Rees aus Berlese.

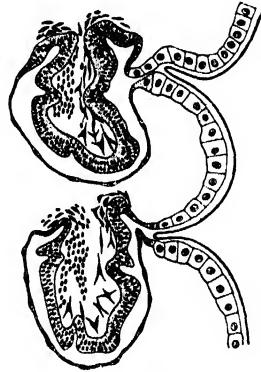


Fig. 53.

Schnitt durch zwei in das Innere des Körpers verlagerte Imaginalscheiben. Sie liegen in zarten Hypodermisäckchen und sind von mesenchymatischen Zellen erfüllt, aus denen später die Muskulatur hervorgeht. Vergrößert.

(Nach Berlese.)

daß die Sache nicht gar so einfach ist, denn wir kennen der Fälle genug, in denen wir den Eindruck gewinnen, diese oder jene Larve würde Beine oder Augen sehr gut brauchen können, und es drängt sich mir immer wieder die Ansicht auf, daß in vielen Fällen der Aufenthalt bzw. die Art der Betätigung einer Larve durch ihre Organisation bedingt ist. So finden wir, um nur wenige Beispiele zu nennen, den Übergang von der Eucephalie der Dipterenlarven zur Acephalie nicht etwa erst bei den parasitischen Gruppen der Musciden, sondern schon viel früher bei freilebenden Formen; wir finden eine weitgehende Reduktion der Beine bei nicht etwa sekundär freilebenden beweglichen Käferlarven, dagegen sehr gut erhaltene Beine bei subterranean oder selbst endophagen Arten usw.

Ob sich die einmal vorhandene Holometabolie mit ihrer Puppenruhe oder irgendeine reduzierte Larvenform für bestimmte Lebensbedingungen dann besonders praktisch er-

weist, ist eine Frage für sich. Ich gebe ohne weiteres zu, daß sich eine Fliegenmade besser zum Endoparasitismus eignet als ein imaginiformes Tier, glaube aber nicht, daß der Schwund der Imaginalorgane durch die parasitische Lebensweise erklärt werden kann.

Ich fasse also kurz zusammen: Nach meiner Ansicht sind die verschiedenen Holometabolien auf eine Umstimmung des Organismus durch direkte Bewirkung und zwar offenbar durch einen Faktor klimatischer Natur (Kälte) zurückzuführen, welche Umstimmung sich in einer Tendenz zu Retardierungen und Reduktionen in der Organbildung äußert, die in verschiedenen Reihen parallel orthogenetisch fortschreitet und zu mehr oder weniger weitgehenden Divergenzen zwischen Larve und Imago führt; nach einer gewissen Zeit tritt dann aus uns noch nicht ganz klaren Ursachen eine Inaktivierung der Larvenorgane ein, die zur Histolyse führt und zum mehr oder minder weitgehenden Neuaufbau der definitiven Organe an gewissen übriggebliebenen Bildungsherden; eine Folge dieser Prozesse ist die Puppenruhe.

Daß bei Formen mit sehr aberranter Lebensweise, also bei solchen, die ganz speziellen aberranten Faktoren ausgesetzt sind, sich auch einige besondere Abarten der Holometabolie herausgebildet haben, wie z. B. die Hypermetamorphose der Meloiden oder die Cryptometabolie der Termitoxenien, ist wohl nicht so besonders merkwürdig, doch hat noch kaum jemand den Versuch gemacht, diese Fragen kausal eingehender zu erforschen.

Wir haben der postembryonalen Entwicklung der Insekten, die ja nicht nur ökologisch, morphologisch und phylogenetisch von Wichtigkeit ist, eine eingehendere Behandlung gewidmet, weil ihre Bedeutung für allgemein biologische und erkenntnistheoretische Fragen nicht zu verkennen ist.

Bleibt man bei den bisher so allgemein üblichen teleologischen Erklärungen, so muß man wohl zunächst zu einer Darwinschen selektionistischen Auffassung kommen, welche die Erscheinungen aus kleinen, zufällig nützlichen Variationen erklärt, die sich durch Vererbung summieren und zu den so auffallenden Endresultaten führen. Argumente gegen eine solche Auffassung — wenigstens soweit sie sich auf die Hauptpunkte bezieht — habe ich wohl hinlänglich vorgebracht.

Will man die selektionistische Erklärung vermeiden, so bleibt für die Teleologen kaum ein anderer Ausweg, als in Lamarckschem Sinne an „Bedürfnisse“ zu denken, welche direkt Neues, Nützliches zu erzeugen imstande sind, oder man muß an die Möglichkeit direkt zweckmäßig gestaltender Wirkungen der Lebensweise oder des Milieus glauben.

Ist man Vitalist, so kann man mehr oder weniger mystische Zielstrebigkeiten oder bestimmt gerichtete formbildende Kräfte annehmen, durch die m. E. aber mechanistisch-kausal nichts gewonnen ist.

Darum habe ich mich der direkten Bewirkung (etwa im Sinne Nägelis) zugewendet und mit Hilfe der Eimerschen Orthogenese weiter gearbeitet: Der Versuch, einer mechanistisch-kausalen Erklärung etwas näher zu kommen. Auch meine Deutungen bleiben natürlich vorläufig nur Hypothesen und harren der Bestätigung oder Widerlegung durch das Experiment.

Literatur.

- Andries, M., Zur Systematik und Biologie von *Microdon*. Ztschr. wiss. Zool. CIII. 1912.
- Anglas, J., Sur l'histolyse et histogénèse du tube digestif des Hyménopt. pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. (10) V. 1898.
- Sur l'histogénèse des muscles imaginaires des Hyménopt. ibid. (11) I. 1899.
- Sur l'histolyse et l'histogénèse des muscles des Hyménopt. pendant la métamorphose. Bull. Soc. Ent. Fr. 1899.
- Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. Bull. Sc. France Belg. XXXIV. 1901.
- Les phénomènes des métamorphoses internes. Paris 1902.
- Anthony, M. H., The Metamorphosis of *Sisyra*. Amer. Nat. XXXVI. 1902.
- Ball, E. D., The life cycle in Hemiptera. Ann. Ent. Soc. Amer. XIII. 1920.
- Barber, H. S., The remarkable life history of Micromalthidae. Proc. Biol. Soc. Wash. XXVI. 1913. Proc. Ent. Soc. Wash. XV. 1913.
- Bataillon, E., Sur le déterminisme physiologique de la métamorphose chez le ver à soie. C. R. CXV. 1892. Bull. Sc. Fr. Belg. XXV. 1893.
- Le problème des métamorphoses. C. R. Soc. Biol. LII. 1900.
- Bauer, V., Zur inneren Metamorphose des Zentralnervensystems. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 20. 1904.
- Beauregard, H., Les insectes vésicants. Paris 1890.
- Bengtson, S., Studies over Insectlarver. Kungl. fysiol. Sellsk. Lund. Handlingar. n. s. VIII. 1897.
- Berlese, A., Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli insetti metabolici. Riv. Patol. Veget. VIII.—X. 1899—1901. Zool. Anz. XXIV. 1901.
- Considerazioni sulla fagocitosi negli insetti metabolici. Zool. Anz. XXIII. 1900.
- Gli Insetti 1909—1924.
- Intorno alla metamorphosi degli Insetti. Redia Bd. 9. 1913.
- Bischoff, W., Über die Deutung der Mundhaken der Cyclorrhaphen. Arch. für Naturg. LXXXVIII. 1922.
- Die Kopfbildung der Dipterenlarven. Arch. f. Nat. LXXXVIII. 1922.
- Boas, J. E., V., Über Neotenie. Festschrift Gegenbaur. II. 1896.
- Einige Bemerkungen über die Metamorphose der Insekten. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 12. 1899.
- Börner, C., Die Verwandlung der Insekten. Sber. Ges. naturf. Fr. 1909.
- Boeving, A., Natural history of the larvae of Donaciinae. Intern. Rev. IV. Biol. Suppl. 1910.
- Bouché, Naturgeschichte der Insekten. 1834.
- Brauer, F., Verwandlung des *Osmylus*. Wieg. Arch. für Nat. XVII. 1851.
- Verwandlungsgeschichte der *Mantispa pagana*. Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. 18. I. 1852.
- Beiträge zur Kenntnis der Verwandlung der Neuropt. Verh. zool. bot. Ges. IV. V. 1854, 1855.
- Beiträge zur Kenntnis der Panorpidenlarven. Verh. zool. bot. Ges. XIII. 1863.
- Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* und Betrachtungen über die Hypermetamorphose. Verh. zool. bot. Ges. XIX. 1869.
- Die Verwandlung der Insekten im Sinne der Deszendenztheorie. Verh. zool. bot. Ges. Wien. XIX. 1869. XXVIII. 1878.
- Die Zweiflügler des Kaiserl. Museums. III. Dipteren-Larven. Denkschr. Akad. Wissensch. Wien. XLVII. 1883.
- Systematisch-zoologische Studien. Sber. Akad. Wissensch. Wien. Bd. 91. 1885.
- Breed, R. S., The Changes which occur in the Muscles of a Beetle during Metamorphosis. Bull. Mus. Comp. Zool. XL. 1903.
- Brücke, E., Der Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. Arch. Anat. Physiol. 1909.
- Brunelli, G., Sul significato della metamorphosi negli insetti. Riv. ital. Sc. natur. Bd. 24. 1902.
- De Bruyne, C., Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés. Arch. Biol. XV. 1898.
- Buckler, W., and Stainton, H. T., The larvae of Brit. Butterflies and Moths. London. 9 Bände 1886—1901.
- Bugnion, E., Recherches sur le développement postembryon. de l'*Encyrtus fuscicollis*. Rec. zool. Suisse V. 1891.
- Burmeister, H., Handbuch der Entomologie. 1832—1855.

- Cabot, L., The immature State of Odonata. Mem. Mus. Comp. Zool. II. VIII. XVII. 1872—1890.
- Carus, J. V., System der tierischen Morphologie. Leipzig. 1853.
- Casagrande, D., Sulle trasformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidotteri, passando dallo stato larvale a quello d'insetto perfetto. Bull. Soc. Ent. Ital. XIX. 1887.
- Causard, M., Sur le rôle de l'aire dans la dernière mue des nymphes aquatiques. Bull. Soc. Ent. Fr. 1890.
- Chapman, Th. A., On a lepidopterous pupa with functionally active mandibles. Trans. Ent. Soc. Lond. 1893.
- The evolution of the Lepid. Pupa. Ent. Rec. V. 1894.
- Chobaut, A., Sur les moeurs et métamorphoses de *Emmenadia*. C. R. CXII. 1891.
- Couvreux, E., Sur la transformation de la graisse en glycogène chez le ver à soie pendant la métamorphose. C. R. Soc. Biol. (10) II. 1895.
- Crampton, G. C., Remarks on the origin and significance of metamorphoses. Bull. Brooklyn Ent. Soc. Bd. 14. 1919.
- Dampf, A., Der Färbungswechsel bei den Wanderheuschreckenlarven. 3. Internat. Entomol.-Kongreß. Zürich. II. 1926.
- Deegener, P., Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb. Bd. 21, 26. 1904, 1908.
- Die Metamorphose der Insekten. Leipzig 1909.
- Wesen und Bedeutung der Metamorphose. Leipzig 1910.
- Dewitz, H., Beitr. zur postembryon. Gliedmaßenbildung. Ztschr. wiss. Zool. XXX. Suppl. 1878.
- Dewitz, J., Sur l'action des enzymes (oxydases) dans la métamorphose des Insectes. C. R. Soc. Biol. 1902.
- Dimmock, G., and Knab, F., Early stages of Carabidae. Mass. Bull. Mus. Nat. Hist. 1904.
- D'Orchymont, A., Contribution à l'étude des larves Hydrophilides. Ann. Biol. Lacustre. VI. 1913.
- Dubois, R., et Couvreur, E., Sur la fixation possible du carbone par les Chrysallides. Ann. Soc. Linn. Lyon. 1906.
- Dürken, B., Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella*. Zool. Jahrb. Anat. XLIV. 1923.
- Fabre, M., Mémoire sur l'hypermétamorphose. Ann. Sc. Nat. (4). VII. IX. 1857, 1858.
- Forbes, W., The aquatic catterpillars of Lake Quinsigamond. Psyche. XVII. 1910.
- Fracker, St. Black. The classification of Lepidopt. Larvae. Illin. Biol. Mon. II. 1915.
- Gerbig, F., Über Tipulidenlarven. Zool. Jahrb. Syst. XXXV. 1913.
- Gerstaecker, A., Gliederfüßler. Bronns Klassen und Ordnungen. 1866—1879.
- Giard, A., Sur le déterminisme de la métamorphose. C. R. Soc. Biol. LII. 1900.
- La métamorphose est-elle une crise de maturité génitale? Bull. Soc. Ent. Fr. 1900.
- Transformation et métamorphose. C. R. Soc. Biol. 1897.
- Les idées de Lamarck sur la métamorphose. C. R. Soc. biol. Bd. 55. 1903.
- Gill, T., The larva of Insects an intercalated stage. Proc. Ent. Soc. Washington II. 1892.
- Goedart, J., Metamorphosis et historia naturalis Insectorum. 3 Bände 1662—68.
- Goot, P. van der, Beiträge zur Kenntnis der holländischen Blattläuse. Berlin 1915.
- Grassi, B. et Sandias, A., Costituzione e sviluppo della Società dei Termiti. Atti Accad. Gioenia. VI. 1893.
- Greene, Ch. T., An illustr. synopsis of the puparia of 100 Muscoid. Proc. U. S. Nat. Mus. LX. 1921.
- Grube, A. E., Beschreibung einer auffallenden, an Süßwasserschwämmen lebenden Larve (*Sisyra*). Wiegmann. Archiv. IX. 1843.
- Gulde, J., Die Dorsaldrüsen der Larven der Hemiptera. Ber. Senckenberg. nat. Ges. 1902.
- Guyot, J., Contribution à l'étude des larves des *Gastrophilus*. Arch. Parasitol. IV. 1901.
- Hänsel, S., Begriff und Wesen der Metamorphose der Insekten. Nat. Wochenschr. XXIX. 1914.
- Hagen, H. A., Monogr. of the earlier stages of the Odonata. Tr. Amer. Ent. Soc. XII. 1885.
- Haldeman, S. S., and Leidy, J., History of Transformations of *Corydalus*. Mem. Amer. Acad. Sc. n. s. IV. 1849.

- Handlirsch, Ad., Die Metamorphose und Lebensweise von *Hirnoneura*. Wiener Ent. Zeit. I. 1882. II. 1883.
- Handlirsch, Ant., Die Metamorphose von *Anacharis*. Verh. zool. bot. Ges. XXXVI. 1886.
- Die fossilen Insekten. 1906—1908. Leipzig.
- Beiträge zur exakten Biologie. Sitzungsber. Akademie Wissensch. Wien. Bd. 122. 1913.
- Henneguy, F., Le corps adipeux des Muscides pendant l'histolyse. C. R. Paris. CXXXI. 1900.
- Les Insectes. 1904.
- Herold, M., Entwicklungsgeschichte der Schmetterlinge, anatomisch und physiologisch bearbeitet. Kassel und Marburg. 1815.
- Heymons, R., Über Flügelbildung bei der Larve von *Tenebrio*. Sb. Ges. Nat. Fr. 1896.
- Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeren. Anh. Abh. Preuß. Akad. 1896.
- Über die ersten Jugendformen von *Machilis*. Sb. Ges. Nat. Fr. 1906.
- Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose. Erg. u. Fortschr. der Zool. Bd. 1. 1907.
- Brehms Tierleben. N. Aufl. 1915.
- Hofmann, E., Die Raupen der Schmetterlinge Europas. 1890.
- Holmgren, N., Studien über südamerikanische Termiten. Zool. Jahrb. Syst. XXIII. 1906.
- Hyatt, A. et Arms, J. M., The Meaning of Metamorphosis. Nat. Sc. Bd. 8. 1896.
- Insbaschjanz, S., Zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Stratiomyiden. Jen. Ztschr. XLVI. 1910.
- Janet, E., Histolyse, sans phagocytose, des muscles vibrateurs du vol, chez les reines des Fourmis. C. R. Paris. CXLIV. 1907.
- Johannsen, O., Aquatic nematoceros Diptera. Chironomidae. New York. State Mus. Entom. XXIII. 1905.
- Kafka, K. L., Über den Ursprung der Metamorphosen. Kranchers Ent. Jahrb. III. 1894.
- Karawajew, W., Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Ztschr. wiss. Zool. XLIV. 1898.
- Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanales der Larve von *Anobium*. Biol. Zentralbl. XIX. 1899.
- Karny, H., Der Insektenkörper und seine Terminologie. Wien 1921.
- Keilin, D., Recherches sur la morphol. larvaire des Diptères du genre *Phora*. Bull. Sc. France Belg. VII. 1911.
- et La Baume Pluvinel, G., Formes larvaires et biologie d'un Cynipide entomophage (*Eucoila*). Bull. Sc. Fr. Belg. VII. 1913.
- et Thompson, W., Sur le cycle evolut. des *Pipunculus*. C. R. Soc. Biol. LXXVIII. 1915.
- König, A., Über die Larve von *Ogcodes*. Verh. zool. bot. Ges. 1894.
- Kolbe, H. J., Über vorschnelle Entwicklung (Prothetelie) von Puppen- und Imagoorganen. Allg. Ztschr. Ent. Bd. 8, 1903.
- Korotneff, A., Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Zentralbl. XII. 1892.
- Korschelt, E., und Heider, K., Lehrbuch der vgl. Entwicklungsgesch. 1892.
- Kowalewsky, A., Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Ztschr. wiss. Zool. XLV. 1887.
- Krafka, K., A Key to the families of Trichopt. larvae. Can. Ent. XLVII. 1915.
- Kunckel d'Herculais, Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles. Paris 1875.
- Des mouvements du coeur chez les insectes pendant la métamorphose. C. R. Acad. XCIX. 1884.
- Mécanisme physiologique de l'éclosion des mues et de la métamorphose chez les Acridiens. Ann. Soc. Ent. Fr. (6) X. 1890.
- Observations sur l'hypermétamorphose ou hypnodie chez les Cantharidiens. Ann. Soc. Ent. Fr. Bd. 63. 1894.
- Kuhlgatz, Th., Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose geflügelter Heteropteren. Zool. Jahrb. Suppl. 8. 1905.
- Kulagin, N., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von *Platygaster*. Ztschr. wiss. Zool. LXIII. 1897.
- La Baume, W., Über die Metamorphose der Ephemeren. Sber. Ges. nat. Fr. 1909.

- Lameere, A., La raison d'être des métamorphoses. Ann. Soc. ent. Belg. Bd. 43. 1900.
- Landois, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe. Ztschr. wiss. Zool. XXI. 1871.
- Lauterborn, R., Zur Kenntnis der Chironomidenlarven. Zool. Anz. XXIX. 1905.
- Leach, W. E., Zoological miscellany. III. London 1817.
- Lécaillon, A., Sur les rapports de la larve et la nymphe du Cousin avec le milieu ambiant. Bull. Soc. Philom. I. 1900.
- Leeuwenhoek, A. v., Arcana Naturae. 1695.
- Lesne, P., Contribution à l'étude des premiers états des Gyrinides. Bull. Soc. Ent. Fr. 1902.
- Lestage, J. A., (Larven der Ephemeriden). Ann. Biol. lacust. VIII. 1916.
- Linden, M. v., Die Assimilationstätigkeit bei Schmetterlingspuppen. Leipzig 1912.
- Lowne, B. Th., The Anat. Physiol. Morph. and Developm. of the Blow Fly. London. 2 Vol. 1890—1895.
- Lubbock, J., On the origin of metamorphoses of Insects. 1874.
- Lucas, W. J., On the Emergence of *Myrmeleon* from Pupa. Tr. E. S. Lond. 1906.
- Lübbers, H., Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb. Morph. XXIV. 1907.
- Malpighi, M., Dissertatio epistolica de Bombyce. 1669.
- Marchand, W., The early stages of Tabanidae. New York 1920.
- Martin, F., Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiers *Agenisaspis*. Ztschr. wiss. Zool. 1914.
- Maurice, Ch., Des larves aquatiques dans les différents groupes de Lipidoptères. Bull. Sc. Dep. Nord. IV. 1881.
- Mayet, V., Mœurs et métamorphoses du *Sitaris*. Ann. S. Ent. Fr. 1875.
- La Cochenille des vignes du Chili (*Margarodes vitium*). Ann. Soc. Ent. Fr. LXV. 1897.
- Meijere, J. C. H., de, Über die Larve von *Lonchoptera*. Zool. Jahrb. Syst. XIV. 1900.
- Über die Metamorphose von *Callomya amoena*. Tijdschr. vor Ent. XLIII. 1901.
- Über Prothorakalstigma der Dipterenpuppen. Zool. Jahrb. Anat. XV. 1902.
- Zur Kenntnis der Metamorphose der Platypezinen. Tijdschr. Ent. LIV. 1911.
- Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven und Puppen. Zool. Jahrb. Syst. XL. 1917.
- Meinert, F., De eucephale Myggelarver. Danske Vid. Selsk. Skrift. (6) III. 1886.
- Mercier, L., Les processus phagocytaires pendant la métamorphose. Arch. Zool. Exp. 1906.
- Merian, M. S., Dissertatio de generatione et metamorphosis Insectorum Surinamensium. Hagae 1726.
- Der Raupen wunderbare Verwandlung. Nürnberg 1679.
- Metallnikow, S., Zur Verwandlung der Insekten. Biol. Zentralbl. XXVII. 1907.
- Metschnikoff, E., Untersuchung über die intrazelluläre Verdauung bei wirbellosen Tieren. Arb. zool. Inst. Wien. V. 1882.
- Miall, L. C., Transformations of Insects. 1895.
- and Denny, A., The structure and life history of the Cockroach. London 1886.
- Mosher, E., Classification of the Lepid. based on Characters of the Pupa. Bull. Illin. Lab. XII. 1917.
- Müller, F., Für Darwin. 1864.
- Nassonow, N. V., Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Übers. von Hofeneder. Innsbruck 1910.
- Needham, J. G., Some general Features of the Metamorphosis of *Mononychus*. Biol. Bullet. I. 1900.
- A probable new type of Hypermetamorphosis. Psyche IX. 1898.
- Nielsen, J. C., Undersogelser over Muscidlarver. Vid. Medd. Dansk. nat. For. LXIII—LXVII. 1912—1917.
- Packard, A. S., Guide to the study of Insects. Salem. 1863/70.
- Observations on the development of Hymenoptera. Proc. Boston Soc. X. 1866.
- Textbook of Entomology. 1898.
- Perez, C., Contribution à l'étude des métamorphoses. Bull. Sc. France Belg. 1901.
- Les phénomènes histologiques de la métamorphose chez les insectes. C. R. Soc. Biol. LXVIII. 1910.
- Signification phylétique de la nymphe des insectes métaboles. Bull. Sc. France Belg. Bd. 44. 1910.
- Perrier, E., Développement, métamorphose et tachigénèse. Comptes rendus Soc. biol. Ser. 10. Bd. 5. 1898.

- Peyerimhoff, P. de, La larve des insectes métaboles et les idées de Brauer. Feuill. Natural. (4) XXXIV. 1903. 1904.
- Picard, F., Le rôle de la déshydratation dans la métamorphose d'*Ocneria*. Feuill. Natur. XXXV. 1905.
- Plotnikow, W., Über die Häutung. Ztschr. wiss. Zool. LVI. 1904.
- Poulton, E. B., Notes in 1885 upon Lepidopt. larvae and pupae, including an account on the loss of weight in the freshly-formed pupae. Tr. Ent. Soc. Lond. 1886.
- Poyarkoff, E., Essai d'une théorie de la nymphe des insectes holométaboles. Arch. Zool. Exp. LIV. 1914. Horae Soc. Ent. Ross. XLI. 1914.
- Pratt, H. S., Imaginal discs in Insects. Psyche VIII. 1897.
- Prell, H., Das Chitinskelett von *Eosentomon*. Zoologica LXIV. 1913.
- Priesner, H., Die Thysanopteren Europas. Wien. 1926.
- Quaintance, A. L., A Contribution to our knowledge of the Aleurodinae. Proc. U. S. Nat. Mus. LI. 1917.
- Ray, J., The wisdom of God. 1691.
- Réaumur, R. A. F., Memoires pour servir a l'histoire des Insectes, Paris 1734.
- Rebel, H., Zur Kenntnis der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepid. Zool. Jahrb. Syst. XII. 1898.
- Redi, F., Esperienze intorno alla generatione degli Insetti. 1668.
- Redtenbacher, J., Übersicht der Myrmeleonidenlarven. Denkschr. Akad. Wien. XLVIII. 1884.
- Rees, J., Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca*. Zool. Jahrb. Anat. Ontog. III. 1888.
- Regnard, P., Sur l'activité vitale des Chrysalides. C. R. Soc. Biol. (9) I. 1889.
- Reh, L., Über postembryonale Entwicklung der Schilldläuse und Insekten-Metamorphose. Allg. Ztschr. Ent. Bd. 6. 1901.
- Rengel, C., Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio* während der Metamorphose. Ztschr. wiss. Zool. LXII. 1897.
- Roesel, A. J., Insektenbelustigungen. 1746—1761.
- Rousseau, E., Les larves et nymphes aquatiques. I. Brüssel 1921.
- Russ, E. A. L., Die postembryonale Entwicklung des Darumkanals bei den Trichopteren. Zool. Jahrb. XXV. Anat. 1908.
- Schindler, A. K., Die Metamorphose der Insekten. Ztschr. Naturw. Bd. 75. 1903.
- Schmidt, O., Metamorphose und Anatomie des männlichen *Aspidiotus Nerii*. Arch. Naturg. LI. 1885.
- Schiödte, J. G., De metamorphosi Eleuterorum. Naturhist. Tidskr. 1862—1883.
- Sharp, D., Some points in the classification of Insecta Hexapoda. Congr. Int. Zool. IV. 1898.
- Cambridge natural history. Insects Bd. 5. 6. 1897. 1899.
- Silfvenius, A. J., Beobachtungen über die Ökologie der Trichopterenpuppe. Ztschr. wiss. Insektenbiol. XI. 1906.
- Silvestri, F., Contribuzione alla conoscenza della metamorphosi della *Lebia scapularis*. Redia. 1904.
- Siltala, A. J., Über die postembryonale Entwicklung der Trichopteren. Zool. Jahrb. Suppl. IX. 1907.
- Sinety, R. de, La mue chez les Phasmes. Bull. Soc. Ent. Fr. 1900.
- Stange, P., Über die Rückbildung der Flügel- und Halterenscheiben bei *Melophagus*. Zool. Jahrb. Anat. XXIV. 1907.
- Struck, R., Beiträge zur Kenntnis der Trichopterenlarven. Mitt. Geogr. Ges. Lübeck. XVII. 1903.
- Swammerdam, J., Bybel der Natuur. Leyden 1737.
- Takahashi, R., The metamorphosis of the Thysanoptera with a note on that of Coccidae. Dobuts z. Tokyo. XXXIII. 1921. Jap. Journ. Zool. I. 1922.
- Terre, L., Sur les troubles physiologiques qui accompagnent la métamorphose des Insectes holométaboliens. C. R. Soc. Biol. (10) V. 1898.
- Contribution à l'étude de l'histolyse et de l'histogénèse du tissu musculaire chez l'abeille. Bull. Soc. Ent. Fr. 1899. 1900.
- Thienemann, A., Biologie der Trichopteren-Puppe. Zool. Jahrb. Syst. XXII. 1905.
- Die Metamorphose der Chironomiden. Ztschr. wiss. Insektenb. IV. 1908.
- Tillyard, R. J., The Biology of Dragonflies. Cambridge 1917.
- On an Anisozygoptera Larva. Rec. Ind. Mus. XXII (I). 1921.
- The life history of *Ithone*. Bull. Ent. Res. XIII. 1922.
- Trägardh, J., Zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Aleurodiden. Ztschr. wiss. Insektenbiol. IV. 1908.

- Ulmer, G., Über die Metamorphose der Trichopteren. Abh. Nat. Ver. Hamburg. XVIII. 1903.
- Urech, F., Détermination du poids des Chrysalides de Lépidoptères pendant leur transformation. Arch. Sc. Phys. Genève. (4). XII.
- Vallisneri, Esperienze ed osservazioni intorno all origine di vari insetti. Padova 1726.
- Van Bemmelen, J. F., Die phylogenetische Bedeutung der Puppenzeichnung. Verh. deutsch. Zool. Ges. XXIII. 1913.
- Vaney, C., Contribution à l'étude des phénomènes de métamorphose chez les Diptères. C. R. Paris. CXXXI. 1900.
- et Maignon, F., Variations subies par la glucose, le glycogène, la graisse et les albumines solubles au cours des métamorphoses du ver à soie. C. R. Paris. CXL. 1905.
- Vayssière, A., Recherches sur l'organisation des Larves des Ephémères. Ann. Sc. Nat. (6). XIII. 1882.
- Verhoeff, K. W., Über Felsenspringer. Machiloidea. Zool. Anzeiger 1910, 1911.
- Verson, E., La formazione delle ali nella larva del *Bombyx*. Public. R. Stat. Bacol. Padova 1890.
- La evoluzione del tubo intestinale nel filugello. Atti Istit. Veneto. VIII. 1897. IX. 1898.
- La evoluzione postembryonale degli arti cefalici e toracali nel filugello. Atti R. Ist. Veneto. XLIII. 1903. 1904.
- Contribuzione a un piu esatto concetto delle mute e delle ghiandole esuviali. Ztschr. wiss. Zool. XCVII. 1910.
- Viallanes, H., Sur l'histolyse des muscles de la larve durant le développement post-embryonnaire de Diptères. C. R. XCII. 1881.
- Recherches sur l'histologie des Insectes et sur les phénomènes qui accompagnent le développement postembryonnaire. Ann. Sc. Nat. Zool. LIV. 1882. Bull. Soc. Ent. Ital. XV. 1883.
- Vosseler, J., Die Gattung *Myrmecophana* Br. Zool. Jahrb. Syst. XXVII. 1908.
- Wahl, B., Über die Entwicklung der Imaginalscheiben im Thorax der Larve von *Eristalis*. Arb. Zool. Inst. Graz. VI. 1901.
- Über die Kopfbildung cyclorapher Dipterenlarven und die postembryonale Entwicklung des Fliegenkopfes. Arb. Zool. Inst. XX. 1914.
- Wasmann, E., *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipteren-genus aus Termitennestern. 2. Teil. Ztschr. wiss. Zool. LXX. 1901.
- Weinland, E., Über die Stoffumsetzungen während der Metamorphose der Fleischfliege. Ztschr. Biol. (2) XXIX. 1905.
- Weismann, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Ztschr. wiss. Zool. XIV. XVI. 1864. 1866.
- Die Metamorphose von *Corethra*. Ztschr. wiss. Zool. XVI. 1866.
- Weißenberg, Zur Biologie und Morphologie einer in der Kohlweißlingsraupe lebenden Wespenlarve (*Apanteles*). Sber. Ges. Nat. Fr. 1908.
- Westwood, J. O., An introduction to the modern classific. of Insects. 1839.
- Wheeler, W. M., Ants. New York 1910.
- Xambeu, V., Moeurs et métamorphoses d'Insectes. Ann. Soc. Linn. Lyon. XXXVIII—LX. 1891—1913.
- Zander, E., Das Geschlecht der Bienenlarve. Zool. Anz. XLIV. 1914.
- Zavrel, J., Beiträge zur Kenntnis der Dipterenlarven. Ent.-Ztschr. Prag. 1909.

Dreizehntes Kapitel.

Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge.

Von Dr. Anton Handlirsch.

Inhalt.

Die Gliederung des Körpers in Segmente und Komplexe	1186
Metamere und nichtmetamere Organe	1187
Ursprung der Metamerie	1188
Homonome und heteronome Segmente	1194
Die Segmentierungsverhältnisse bei verschiedenen Arthropoden.	1192
Die drei Komplexe, Kopf, Thorax, Abdomen	1194
Plastizität des Chitinskelettes. Grenzen der Homologisierungsmöglichkeit	1196
Der Kopf und seine Organe	1197
Akron	1199
Augensegment und Augen	1199
Antennensegment und Antennen.	1201
Interkularsegment	1205
Kiefersegmente. Kiefer und accessorische Mundorgane	1205
Schema des Baues der Insektenmundteile	1213
Verschiedene Typen höher spezialisierter Mundteile	1213
Form und Lage des Kopfes. Terminologie seiner Teile	1226
Der Rumpf und seine Organe	1229
Gliederung des Rumpfes	1229
Thorax	1230
Thoraxbeine	1238
Flügel	1250
Abdomen	1274
Abdominalgliedmaßen	1280
Kopulationsorgane und Legeapparate	1284
Segmentalorgane.	1298
Tracheen und Stigmen	1298
Asymmetrie	1304
Literaturverzeichnis.	1304

Die Gliederung des Körpers in Segmente und Komplexe.

In den Grundzügen stimmt der Bau eines Insektes mit jenem der anderen Arthropoden oder Gliederfüßer überein: Die Außenfläche ist immer von einer — allerdings sehr verschieden mächtigen — Chitincuticula bedeckt, welche, von wenigen Ausnahmen abgesehen, eine deutliche Metamerie oder Segmentierung erkennen läßt. Diese Cuticula ist ein Produkt des Ektoderms, welches als einschichtiges

Epithel (Epidermis, Hypodermis) entwickelt ist und sehr auffallend zur Drüsenbildung neigt. Da der größte Teil des Darmes, der Vorderdarm und der Enddarm, auf Einstülpungen des Ektoderms zurückzuführen ist, finden wir auch in diesen Organen eine Chitinecuticula, doch keine Spur einer Segmentierung. Dagegen erkennen wir mehr oder minder scharf ausgeprägte Metamerie in den mesodermalen Organen, also in den Derivaten des mittleren Keimblattes, in der quergestreiften Muskulatur und im Blutgefäßsystem oder Rückengefäß, endlich auch in dem rein ektodermalen Nervensystem, das ja bekanntlich aus drei zum Oberschlundganglion oder Gehirn verschmolzenen Abschnitten und aus der ventralen Ganglienkette besteht. Auch das

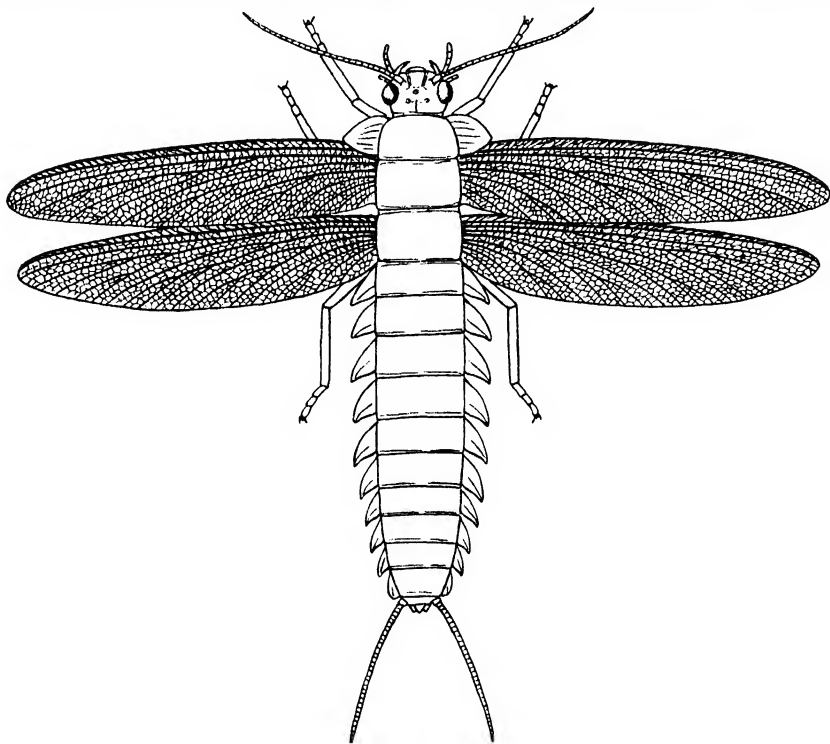


Fig. 1.

Das hypothetische „Protentomon“. Dorsalseite. (Nach Handlirsch.)

fast immer vorhandene Luftröhren- oder Tracheensystem läßt eine metamere Anlage immer noch deutlich erkennen. Keine Metamerie dagegen finden wir an dem Mitteldarm, der als Derivat des Entoderms gedeutet wird. Segmentale Organe sind jedenfalls auch die großen Speicheldrüsen und die Gonaden oder Geschlechtsdrüsen.

Von besonderer Bedeutung für die Kenntnis und Charakterisierung der Insekten sind die paarigen, gegliederten äußeren Anhänge der Segmente, die sogenannten Gliedmaßen, denn nur sie ermöglichen uns in vielen Fällen die Begrenzung und Zählung der Segmente. Auch in dem Besitze solcher echten Gliedmaßen oder Extremitäten stimmen die Insekten mit den anderen Arthropoden überein.

An all diesen Teilen läßt sich wie an dem ganzen Tiere stets der bilaterale Bau deutlich erkennen.

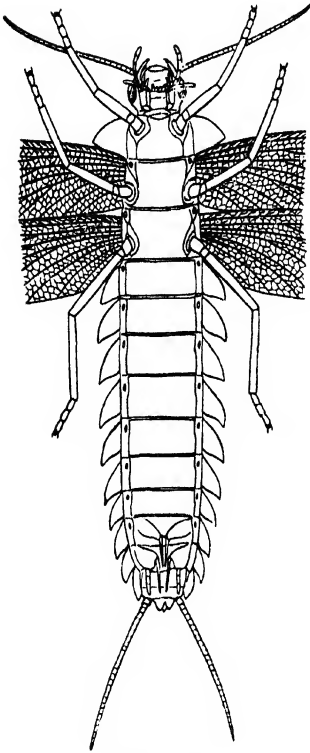


Fig. 2.

Protentomon. Ventralseite. (Nach Handlirsch.) Man beachte die Gliedmaßen an Segment 8. u. 9.

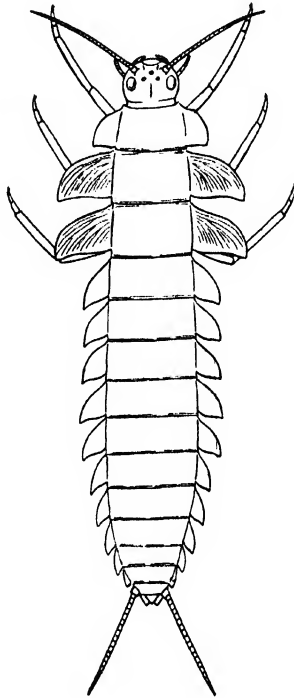


Fig. 2.

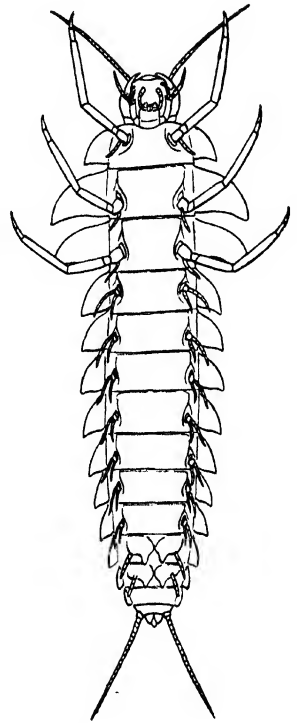


Fig. 3.

Larve des hypothetischen „Protentomon“. (Nach Handlirsch.) Man beachte die Seitenlappen aller Segmente, die Hüftgriffel an den Thorakalbeinen und die Gliedmaßenreste an den Abdominalsegmenten.

Wie ist nun diese für die artenreichste Tiergruppe, die wir als Arthropoden bezeichnen, so überaus charakteristische Gliederung in Metameren zustande gekommen?

Darüber gibt uns die mit den Arthropoden zweifellos nahe verwandte Gruppe der Gliederwürmer oder Anneliden (Fig. 4) einen Aufschluß, denn in dieser Reihe gibt es noch ursprüngliche Elemente, bei welchen sich die Entwicklung des langen vielgliedrigen Körpers aus einer ursprünglich nicht segmentierten, den Räder-

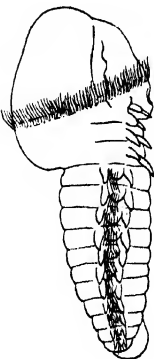


Fig. 4.

Lopadorhynchus-Larve, Annelida (Polychaeta). Der Kopfkomples zeigt noch die Zusammensetzung aus mehreren Segmenten und den ursprünglichen Wimperkranz der Trochophora. An den Rumpfssegmenten die Parapodien. (Nach Kleinenberg.) Stark vergrößert.

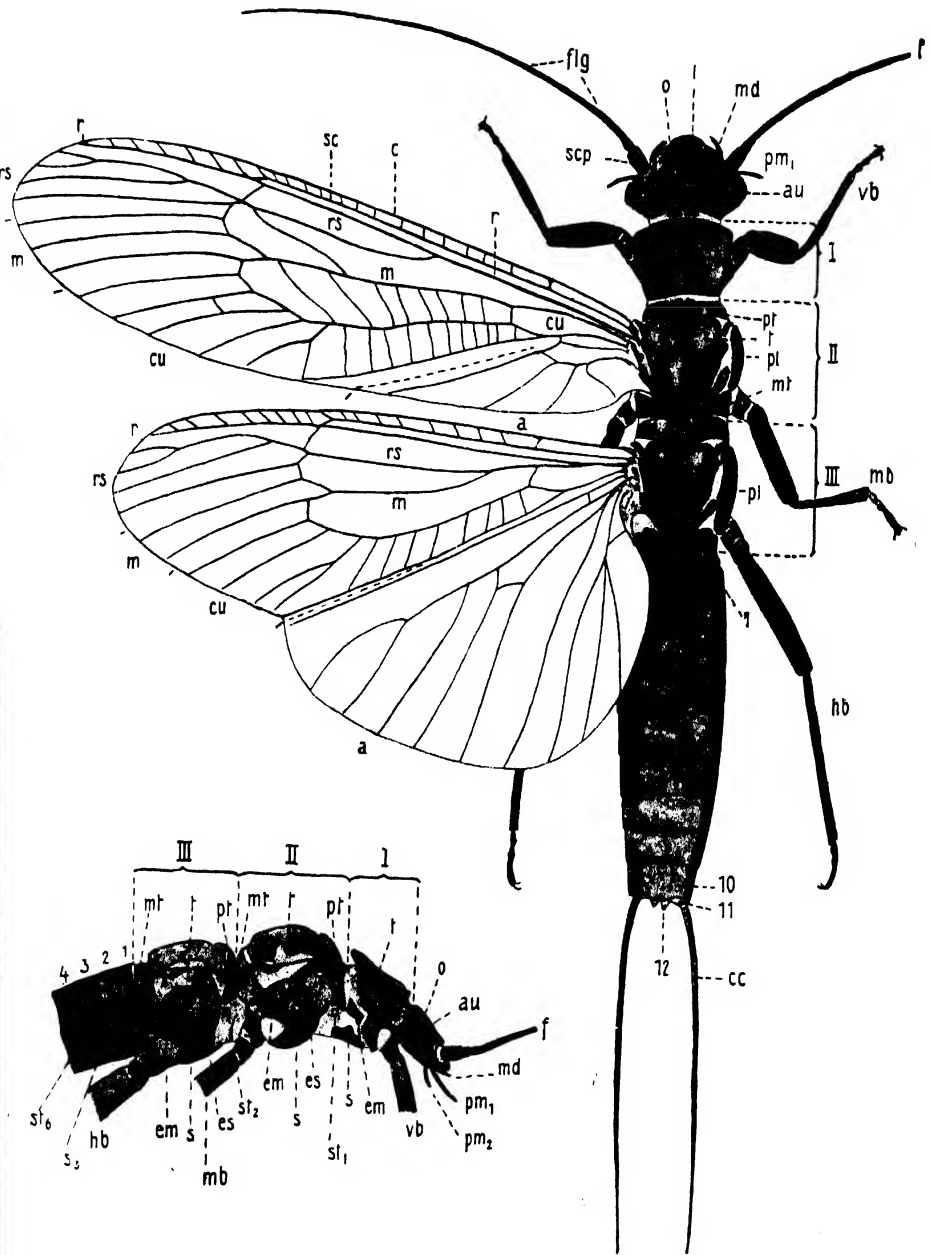


Fig. 5.

Perla sp. Rücken- und Seitenansicht $\times 6$. Schematisiert. Vergr. (Aus Handlirsch.)
f Fühler, *flg* Fühlergeißel, *scp* Schaft, *o* Ocellen, *au* Augen, *md* Mandibeln,
pm₁ Maxillartaster, *pm₂* Lippentaster, *l* Oberlippe, *I* Prothorax, *II* Mesothorax,
III Metathorax, *t* Tergit, *s* Sternit, *pl* Pleurit, *pt* Prätergit, *mt* Metatergit, *em*
Epimerum, *es* Episternum, *st* Stigmen, *vb* Vorder-, *mb* Mittel-, *hb* Hinterbein,
c Costa, *sc* Subcosta, *r* Radius, *rs* Sector radii, *m* Medialis, *cu* Cubitus, *a* Analis,
2—12 Abdominalsegmente, *cc* Cerci.

tieren ähnlichen Larve, der Trochophora, Schritt für Schritt verfolgen läßt. Wir sehen, wie sich am hinteren Pole der Trochophora knospenartig eine Kette von Segmenten ausbildet, in denen sich gewisse

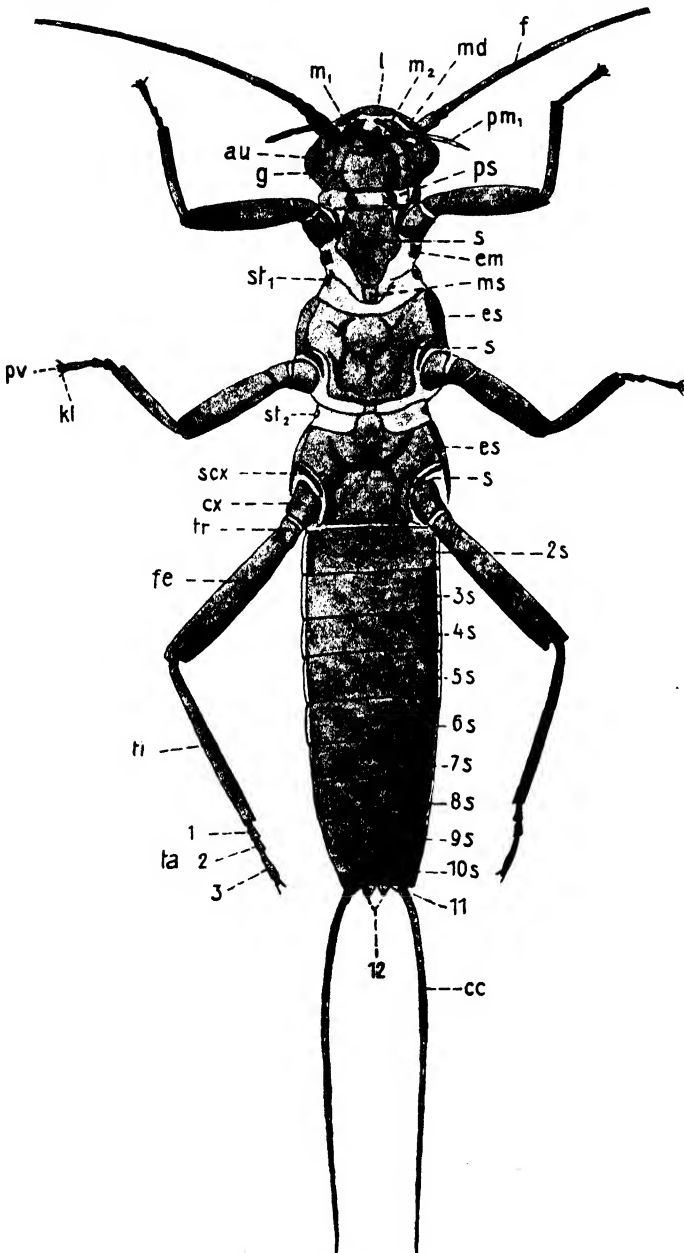


Fig. 6.

Perla sp. Bauchseite. $\times 6$. Schematisiert (Nach Handlirsch). *f* Fühler, *au* Auge, *md* Mandibel, *pm*₁ Maxillartaster, *m*₁ 1. Maxille, *m*₂ 2. Maxille, *l* Oberlippe, *g* Kehle, *ps* Prästernit, *s* Sternit, *ms* Metasternit, *em* Epimerum, *st* Stigmen, *es* Episternum, *scx* Subcoxa, *cx* Coxa, *tr* Trochanter, *fe* Femur, *ti* Tibia, *ta* Tarsenglieder, *pv* Pulvillen, *kl* Klauen, 2—12 Abdominalsegmente, *cc* Cerci.

Organe wiederholen, so daß das ursprüngliche Tier schließlich nur mehr den Kopfteil mit dem Munde bildet, während die zunächst gleichartigen, durch apikale Knospung entstandenen Tochterindividuen sich später verschiedenartig differenzieren können. Es handelt sich also bei einem solchen Gliederwurm streng genommen um ein Individuum höheren Ranges, um einen Tierstock oder Kormus, der mit Recht in eine Parallele zu der Bandwurmkette oder der Strobila gewisser Coelenteraten gestellt wird.

Es ist nun freilich keine einzige Arthropodenform bekannt, bei der die Entwicklung noch diesen ursprünglichen Weg geht wie bei den niederen Gliederwürmern. Immerhin finden sich aber noch Reminiszenzen an die ursprüngliche Entwicklungsart in mehreren Reihen. Es sind dies die sogenannten oligomeren Larvenformen, bei denen an den ursprünglichen Kopf erst wenige Segmente angegliedert sind, wenn das Tier das Ei verläßt, während die folgenden Segmente sich dann nach und nach abgliedern. Die bekanntesten oligomeren Larven sind die Nauplien der Crustaceen. Aber auch bei Myriopoden und selbst bei Cheliceraten finden wir noch oligomere Larven, ja sogar bei Insekten, wenn auch nur mehr recht selten. Das beruht wohl auf dem Umstande, daß bei den höheren Arthropoden die Entwicklung im Zusammenhange mit dem Dotterreichtum der Eier andere Wege zu gehen gezwungen wird. Es wurde jedoch im Abschnitte „Embryogenese“ gezeigt, daß die Segmentierung des Keimstreifes noch häufig in der Richtung von vorne nach hinten fortschreitet, indem sich vor dem Afterabschnitte oder Telson

neue Ringe einschieben, wodurch endlich die Vollzahl erreicht wird. Auch die Gliedmaßen oder Extremitäten der Arthropoden haben ihre Vorläufer in der Gruppe der Gliederwürmer, wo man sie in oft sehr hoher Differenzierung als zweiästige, manchmal mit feiner gegliederten Anhängen oder auch mit Kiemen versehene „Parapodien“ bezeichnet. Sicher lassen sich auch manche anderen Organe, vor allem die Segmentalorgane der Arthropoden, auf solche der Anneliden zurückführen.

Trotz dieser Übereinstimmungen ist jedoch die Kluft zwischen Arthropoden und Gliederwürmern eine recht tiefe, und die Cuticula-bildung ist bei letzteren noch sehr schwach, die Muskulatur zeigt nur zum Teile eine segmentale Sonderung und Querstreifung, die Lichtsinnesorgane sind viel primitiver.

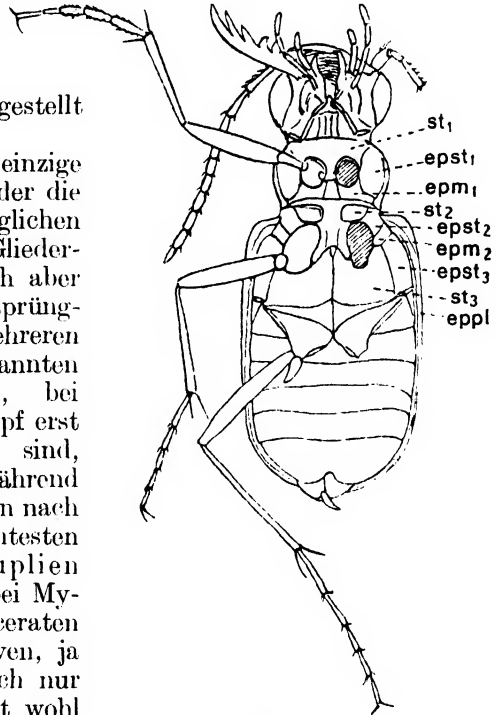


Fig. 7.

Cicindela (Coleoptera) Vergrößert. Unterseite. (Schematisch nach Ganglbauer.) Als Beispiel für heteronome Segmentierung. *St*_{1, 2, 3} Sternum, *epst*_{1, 2, 3} Episternum, *epm*_{1, 2, 3} Epimerum des Prothorax. Meso- u. Metathorax, *eppl* Umgeschlagener Teil der Vorderflügel. „Epipleuren“.

Es gibt unter den heute lebenden Arthropoden keine Formen mehr mit völlig gleichartigen „homogenen“ Segmenten, und schon bei den ursprünglichsten uns bekannten paläozoischen Typen, bei den Trilobiten, waren mehrere Segmente mit dem eigentlichen Kopflappen oder „Akron“ fest zu einem Komplex verbunden, den wir als Kopf bezeichnen. Auch diese Kopfbildung ist nichts Neues, denn sie kommt schon bei vielen Anneliden vor, wenn auch — offenbar im Zusammenhange mit der geringeren Cuticularisierung — nicht in so ausgeprägter Form, wie wir sie bei den typischen Gliederfüßern allgemein antreffen, denn hier sind die Grenzen zwischen den einzelnen Kopfsegmenten meistens nicht mehr direkt nachweisbar.

Aber auch, abgesehen von der Kopfbildung, ist bei den meisten Arthropoden eine mehr oder weniger weit vorgeschrittene „Heteronomie“ der Segmente zu beobachten, doch bleiben immerhin wenigstens einzelne Gruppen von Segmenten gleichartig, so daß wir mindestens von einer Homonomie der Segmente des Rumpfes, des Thorax oder des Abdomens sprechen dürfen. Es gibt zweifellos auch zahlreiche Fälle, in denen durch Rückbildung von Differenzierungen sekundär wieder eine Homonomie zustande kam (man denke nur an die hochspezialisierten, sekundär vereinfachten madenartigen Larven oder an die durch Reduktion der Flugorgane wieder gleichartig gewordenen Thoraxsegmente mancher Insekten, wie z. B. der Psychiden ♀, der Blattläuse u. dgl.), aber wir werden trotzdem in der Regel die Homonomie als einen ursprünglichen Zug bezeichnen können. Jedenfalls steht die Homonomie bzw. Heteronomie der Segmente und die Komplexbildung sehr allgemein in einer Korrelation zur Ausbildung der Gliedmaßen und anderen Anhänge sowie zur Ausbildung der Muskulatur und anderer innerer Organe. Es wird aber meistens schwierig sein zu entscheiden, von wo der Prozeß seinen Ausgang nahm. Ich will damit sagen, daß wir oft nicht entscheiden können, ob die Gliedmaßen verschieden wurden, weil sich die Segmente verschieden differenzierten, oder umgekehrt.

Wenn wir an der Hand beistehender Tabellen einen Vergleich der wichtigsten bei Arthropoden vorkommenden Segmentierungsverhältnisse vornehmen, so ergibt sich zunächst, daß der Kopfkomples ursprünglich (schon bei Trilobiten) (Fig. 8) aus dem „Akron“ und 6 Metameren bestand, einer Zahl, die noch heute von den niedersten Crustaceen, von den beiden Reihen der Myriopoden und von den Insekten festgehalten wird, während bei den „höheren“ Crustaceen und namentlich in der Reihe der Cheliceraten (Spinnenreihe) eine Anlagerung weiterer Segmente erfolgte, niemals aber (außer bei Nauplien) eine Reduktion der Zahl.

Bei den Insekten ist also die Zahl der Kopfsegmente vollkommen stabilisiert. Das weiß man jedoch noch nicht lange, denn bis vor kurzer Zeit wurden dem Kopfe der Insekten nur 2—4 Segmente zuerkannt. Bei allen Arthropoden steht der Kopfkomples in inniger Beziehung zu der Nahrungsaufnahme, in deren Dienst ja auch die Gliedmaßen der Kopfsegmente mehr oder minder tiefgreifende Modifikationen erlitten haben. Wir werden uns mit allen diesen Verhältnissen weiter unten eingehend beschäftigen.

Die hinter dem Kopfe folgende, sehr verschieden große Zahl von Rumpfsegmenten ist nur bei sehr ursprünglichen oder sekundär vereinfachten Formen eine Kette frei gegeneinander beweglicher, gleich-

artiger Glieder, denn fast immer trat eine weitere Differenzierung in bestimmte Komplexe ein, welche mit verschiedenen Namen belegt werden. Die dem Kopfe nächstliegende Gruppe wird als „Thorax“ bezeichnet, wenn sie von der weiter hinten folgenden Gruppe, von dem „Abdomen“, deutlich geschieden ist. Schließen sich Thoraxsegmente fest an den Kopf, so spricht man von einem „Cephalothorax“ oder

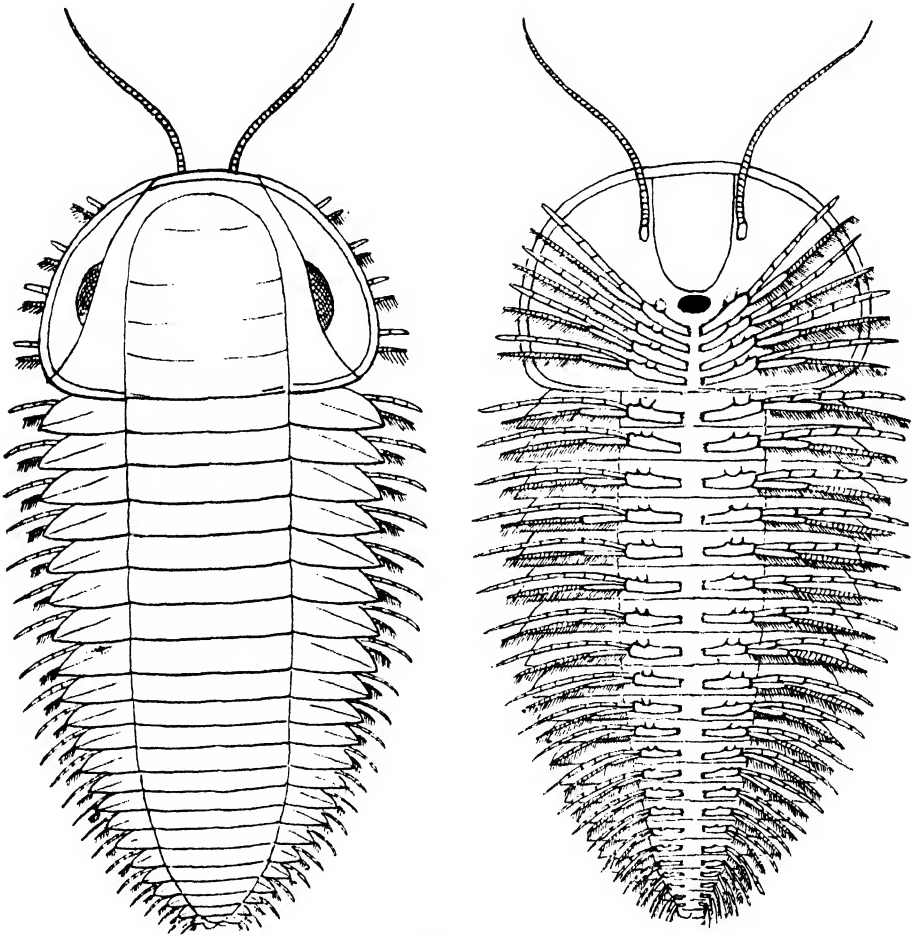


Fig. 8.

Schema einer ursprünglichen Trilobitenform aus dem Kambrium. Links Oberseite, rechts Unterseite. (Nach Handlirsch.) Man beachte die überaus homonomen zweiästigen Gliedmaßen an den Kopf- und Rumpfsegmenten mit ihren Gnathobasen, die einfachen Fühler und die „Pleurenplatten“ aller Segmente.

Kopfbrustschild. Auch im Bereiche des Abdomen erfolgt oft eine weitere Gliederung in ein Präabdomen und Postabdomen. Den Abschluß des ganzen Körpers bildet das Aftersegment oder „Telson“, welches allerdings oft stark reduziert ist.

Die Rumpfgliedmaßen, welche, wie wir an Fig. 8 sehen, bei den ursprünglichen Trilobiten noch ganz ähnlich gebaut sind wie jene des Kopfes, erleiden in den einzelnen Reihen sehr verschiedene und meistens recht tiefgreifende Modifikationen. Auch kommt es sehr häufig

zu völligem Schwunde einzelner oder vieler oder selbst aller Extremitäten.

Während die Zahl der Metameren in manchen Arthropodenreihen noch nicht stabilisiert ist und selbst bei nahe verwandten Formen sich als recht verschieden erweist, finden wir bei den Insekten eine streng fixierte Maximalzahl, und zwar von 14 postcephalen Segmenten und dem Telson. Typischerweise bilden die drei ersten von diesen Segmenten den Thorax, der die normalen lokomotorischen Gliedmaßen und die Flugorgane trägt, daher auch mit reicher Muskulatur versehen und von dem Abdomen stark verschieden ist. Nie zeigt der Thorax weniger als diese drei Segmente, dagegen manchmal eine Vermehrung auf Kosten eines oder zweier Abdominalsegmente. Die Verbindung der Thoraxsegmente untereinander ist, wie wir sehen werden, eine recht verschiedene feste. Scheinbare Abweichungen von der Maximalzahl der Abdominalsegmente sind häufig, bewegen sich aber stets in der Minusrichtung und beruhen auf mehr oder minder vollkommenem Schwunde der Hartteile einiger prätersaler Segmente oder auf einer Verschmelzung mehrerer Metameren. Nur selten beruht die geringe Segmentzahl auf echter Oligomerie, wie z. B. bei den Collembolen. Scheinbare Vermehrung der Segmentzahl beruht immer auf sekundärer Ringelung (z. B. bei den Larven von *Leptis* und anderen Dipteren) oder auf der Einschaltung sekundärer Hartgebilde zwischen den einzelnen typischen Skleriten. Wir werden darauf später zurückkommen und wollen hier nur noch einmal betonen, daß nach unserer Überzeugung ein Insekt typischerweise aus dem Akron, sechs Kopfmetameren, drei Thoraxmetameren, elf abdominalen Metameren und dem Telson aufgebaut ist. Akron und Telson tragen nie Gliedmaßen, sondern nur die Mund- bzw. Afteröffnung. Die Lichtsinnesorgane (Augen) gehören dem ersten Metamer hinter dem Akron an und sind dorsale oder laterale Gebilde. Echte Gliedmaßen können an allen anderen Segmenten auftreten; sie sind stets ventrale Bildungen.

Bevor wir nun auf die Besprechung der einzelnen Körperabschnitte und ihrer Anhänge näher eingehen, möchte ich mir noch gestatten, auf einige Momente hinzuweisen, welche meines Erachtens bei morphologischen Erörterungen in der Regel zu geringe Berücksichtigung finden.

Da ist zunächst die irrige Ansicht von der allzu großen Starrheit und Stabilität des Chitinskelettes hervorzuheben, denn tatsächlich ist nichts plastischer als das Chitinintegument, welches auch diesbezüglich einem Vergleiche mit dem Wirbeltierskelette standhält. Wir sehen diese Plastizität am deutlichsten an den Veränderungen, welche sich während der Ontogenese an einem Individuum vollziehen. Wir erkennen sie aber auch an der Verschiedenheit der Individuen einer Spezies. Man denke an den Thorax einer flügellosen Arbeiterin und einer geflügelten Ameisenkönigin, an die verschiedenen Kopfformen männlicher Hirschkäfer u. dgl. m. So wie auf dem Knochen eines Wirbeltieres Adern, Nerven und Muskeln Eindrücke hinterlassen, wie durch Zug oder Druck innerer Organe Knochenverschiebungen oder Deformationen auftreten, so finden wir auch an dem Chitinskelette zahlreiche Spuren ähnlicher Wirkungen. Allerlei Leisten und Furchen des Integumentes entsprechen den Stellen, an denen sich innen Muskeln an die Sklerite heften, und werden dann oft irrtümlich als Grenzen zwischen solchen bezeichnet. Man darf auch

nicht übersehen, daß ein Insekt unmittelbar nach einer Häutung sehr weich und zarthäutig ist, geschmeidig und dehnbar, so daß dann im Laufe der folgenden Erhärtung allerlei Veränderungen erfolgen können. Es sei auch hier betont, daß man gewohnheitsmäßig sehr oft nur von den definitiv erhärteten, stärker chitinierten Skleriten als von Segmenten oder Gliedern spricht, unter Vernachlässigung der weich gebliebenen Teile. Das ist begreiflich, weil sich an diesen weichhäutigen Partien meist keine Grenzen feststellen lassen. Natürlich ist auch die Abgrenzung der Segmente und Glieder im Bereiche der Muskulatur recht schwierig, da oft einzelne Muskeln von einem Integumentsegmente oder Gliede auf das andere übergreifen. Da auch die Muskulatur vielfachen Modifikationen unterliegt und namentlich bei Holometabolen ganz umgebaut wird, geht es auch nicht an, bei Homologisierungen von Segmentteilen oder Extremitätengliedern ohne weiteres von den Muskeln auszugehen. Es fehlt also keineswegs an Schwierigkeiten, die sich einer exakten morphologischen Arbeit entgegenstellen.

Auf keinen Fall halte ich es für angezeigt, mit der Homologisierung zu weit zu gehen und sie auf Formen ganz entfernt verwandter Gruppen auszudehnen. Man muß bedenken, daß hier den Konvergenzen und Parallelismen Tür und Tor offen steht und daß sich z. B. sehr leicht aus einer homonom vielgliedrigen Form mehrfach oberflächlich ähnliche Bildungen entwickeln können. Ich brauche diesbezüglich als drastisches Beispiel nur die Scherengliedmaßen anzuführen, die sich bei den verschiedensten Gruppen der Crustaceen, Arachnoideen und selbst bei Insekten finden, in ihren einzelnen Teilen aber nicht überall homolog sind. Wenn man sich vorstellt, daß aus den einfach gebauten Segmenten oder primitiven Spaltfüßen der Trilobiten sowohl die analogen hochspezialisierten Organe der Cruster, Spinnen, Tausendfüßer und Insekten selbständig entstanden sein dürften, so wird man sich nicht bemühen, jedes Fältchen eines Segmentes oder jedes einzelne Glied eines Beines zwischen diesen verschiedenen Klassen zu homologisieren. Man begnüge sich mit einem sorgfältigen Vergleiche innerhalb eines engeren Verwandtschaftskreises, der viel aussichtsreicher ist und immerhin auch phylogenetisch wertvolle Ergebnisse liefern kann.

Der Kopf und seine Organe.

Da die Segmente des Kopfkompleses schon bei den Vorfahren der Insekten — gleichviel ob wir sie unter den Crustaceen, Trilobiten oder Myriopoden suchen — bereits fest miteinander verbunden waren und mit den Resten des Akron zusammen eine einheitliche Kapsel bildeten, können wir nicht erwarten, bei irgendeinem Insekte noch getrennte Segmente anzutreffen. Selbst in jenen Fällen, in denen die Augen und Kiefer atrophiert sind, ist keine Rückkehr zur ursprünglichen freien Segmentierung erfolgt, sondern höchstens eine sehr weitgehende Verkleinerung des ganzen Komplexes. Als Beispiel führe ich die sogenannten acephalen Maden der Zweiflügler an (Fig. 10).

Da die Form und Größe des Kopfes in hohem Grade von der Beschaffenheit der Augen und der Mundgliedmaßen (Kiefer) abhängt, deren Muskeln innerhalb der Kopfkapsel liegen; da ferner auch die Größe des Gehirns oder Oberschlundganglions, welches auch im Kopfe eingeschlossen ist, einen Einfluß ausübt, können wir verstehen, daß die

Mannigfaltigkeit der Insektenköpfe eine ganz enorme ist. Dazu kommen noch allerlei accessorische Anhänge oder Fortsätze von oft recht abenteuerlicher Gestalt, Dinge aus der großen Gruppe der sog. „atelischen“ Bildungen, die wohl oft als Schmuck, Waffen u. dgl. bezeichnet werden,

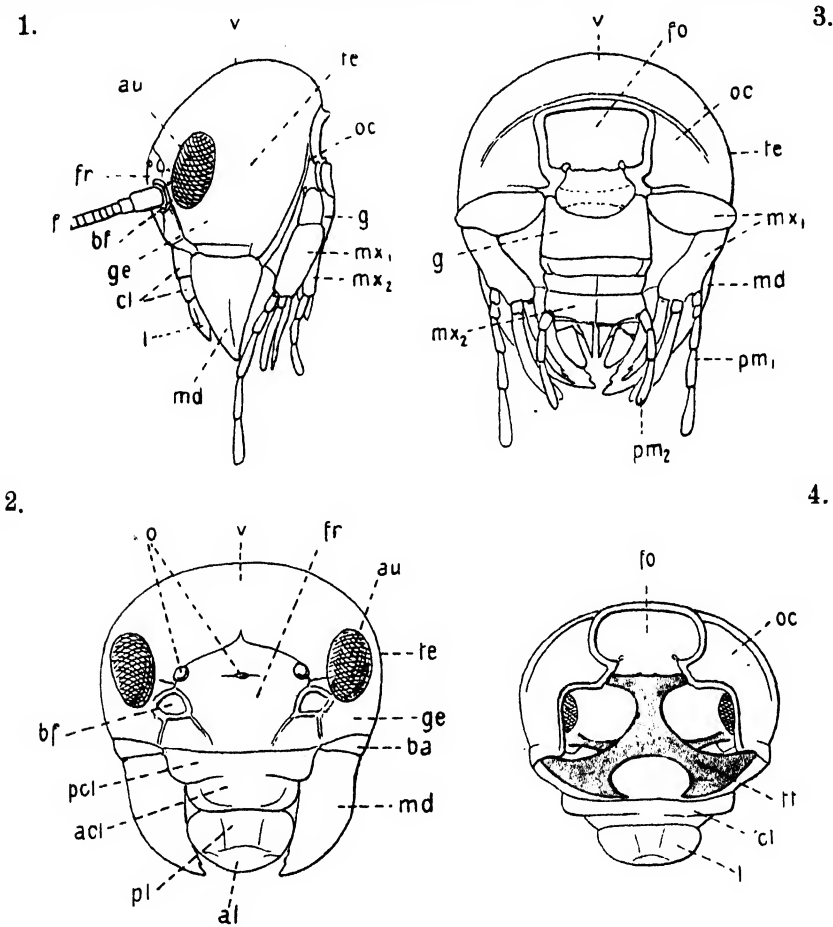


Fig. 9.

Kopf (orthognather Typus) der Feldgrille: *Gryllus* (*Liogryllus*) *campestris* L. 1. Seitenansicht, 2. Vorderansicht nach Entfernung der Fühler, 3. Hinteransicht, 4. Ansicht von unten nach Entfernung der Mundteile. Vergrößert (Aus Handlirsch.) Die Kopfreionen: *v* Scheitel, *te* Schläfen, *fr* Stirn, *oc* Hinterhaupt, *ge* Wangen, *cl* Clipeus (*acl* Anteclypeus, *pcl* Postclypeus), *l* Oberlippe (*al* Antelabrum, *pl* Postlabrum, *fo* Hinterhauptsloch, *g* Kehle, *au* Facettaugen, *o* Ocellen, *f* Fühler, *bf* Basalstück der Fühler. Von Mundteilen sind dargestellt: *md* Mandibeln, *mx*₁ 1. Maxillen, *pm*₁ deren Taster, *mx*₂ 2. Maxillen oder Unterlippe mit Taster *pm*₂. In Fig. 4 ist das Tentorium (*tl*) in dunklerem Tone gehalten.

wofür aber der Beweis noch aussteht (Fig. 11). Wie an fast allen stärker chitinisierten Teilen des Integumentes finden sich auch an verschiedenen Köpfen Bildungen (Kanten, Furchen, Leisten usw.), die in die Kategorie der Skulptur gehören, aber fälschlich manchmal für Segmentgrenzen gehalten werden. Wirkliche Segmentgrenzen sind nur selten deutlich zu sehen. Wenn wir trotzdem heute über die Zahl der Kopfmetameren

einigermaßen orientiert sind, so verdanken wir es in erster Linie der embryologischen Forschung, die uns lehrt, daß hinter dem Akron (in dessen Bereich sich die stomodäale Einstülpung vollzieht, und an dem in einzelnen Fällen bei den Embryonen noch Spuren von Anhängen zu finden sind) normalerweise das meist recht mächtig entwickelte Augensegment als erstes Metamer folgt. Weder das Akron noch das Augensegment trägt ventrale Gliedmaßen — auch nicht bei den Embryonen. Darin stimmen wohl alle Arthropoden überein.

Da die Mundöffnung schon bei den ursprünglichen Arthropoden mehr nach unten zwischen die Kiefer gerückt ist und nur bei wenigen reduzierten Typen sekundär wieder an den vorderen Pol gelangt, dürfen

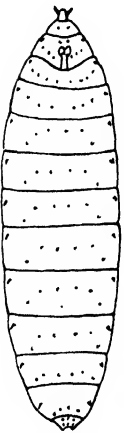


Fig. 10.



Fig. 11.

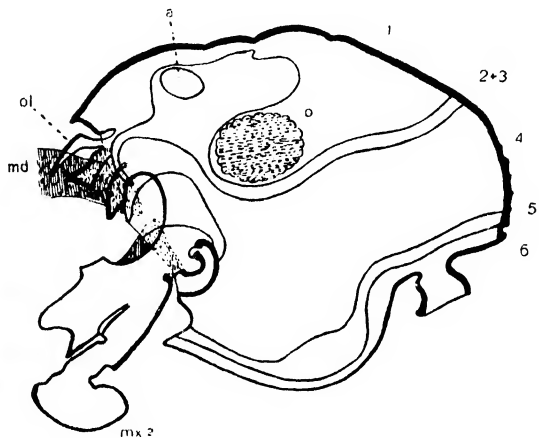


Fig. 12.

Fig. 10.

Larve von *Contarinia* (Cecidomyide), zeigt die weitgehende Reduktion des Kopfes.
Vergr. (Nach Kieffer.)

Fig. 11.

Stirnfortsatz von *Phricus serratus* Fab. (Fulgoridae) Dorsalseite. Schematisch.
Vergr. (Original.)

Fig. 12.

Gliederung des Kopfes einer Ameise (*Myrmica*). Schematisch. (Nach Janet.)
1—6 die Segmente, o Auge, ol Oberlippe, md Mandibel, mx_2 Unterlippe.

wir Reste, welche dem Akron angehören könnten, wohl kaum wo anders suchen als etwa in der nächsten Umgebung der eigentlichen Mundöffnung. Wir werden bei Besprechung der accessorischen Mundorgane auf diese Frage zurückkommen.

Das Augensegment entspricht dem Protocerebrum oder Vorderhirn, welches normalerweise bei Insekten den größten Gehirnabschnitt bildet, denn es entsendet nicht nur die mächtigen zu den Facettaugen führenden Sehnerven, sondern auch jene der Stirnaugen oder Ocellen, welche meistens in der Dreizahl vorhanden sind. Neuere Arbeiten machen es aber wahrscheinlich, daß das vordere unpaare Einzelaugen bzw. auch dessen Nerv ursprünglich paarig war. Manche Autoren versuchen, dieses unpaare Auge dem nächstfolgenden Metamer zuzurechnen, doch widerspricht dem der Ursprung der betreffenden Nerven aus dem Protocerebrum.

Größe, Form und Lage der Augen (Fig. 14) ist ungemein verschieden. Die Facettaugen liegen vorwiegend seitlich, sind aber in manchen Fällen so vergrößert, daß sie oben zusammenstoßen und fast alle anderen Teile des Kopfes verdrängen. In der entgegengesetzten Richtung treffen wir auf eine immer weiter gehende Reduktion sogar bis zum völligen Schwunde. Bekannte Beispiele für sehr große Augen liefern die Männchen vieler Dipteren (Musciden, Tabaniden usw.), die Männchen mancher Coleopteren, wie der Leuchtkäferchen und anderer nächtlicher Tiere, ferner die Libellen, die Männchen mancher Hymenopteren, darunter auch Ameisen, deren Arbeiterformen ganz reduzierte oder gar keine Seitenaugen besitzen. In manchen Fällen sind die Augen mehr oder minder

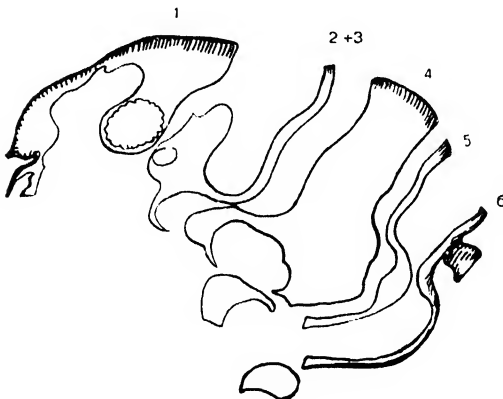


Fig. 13.

Fig. 13.

Gliederung des Kopfes einer Ameise (*Myrmica*). (Nach Janet.) Plastisch dargestellt und die einzelnen Segmente getrennt. 1. Augensegment mit Auge und Oberlippe, 2. und 3. Fühler- und Intercalarsegment, 4. Mandibel-, 5. Maxillen-, 6. Unterlippensegment.

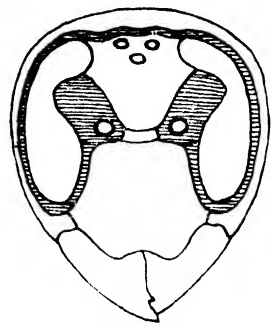


Fig. 14.

Fig. 14.

Kopf einer Wespe. Vorderansicht zur Erläuterung der Segmentgrenzen. Vergrößert. (Nach Handlirsch.) Das 1. oder Augensegment ist weiß gezeichnet, es umfaßt die Facett- und Stirnaugen, den mittleren Teil der Stirn und den Clipeus. Schraffiert ist das 2. oder Antennensegment, welches unten und hinten um die Augen zieht, nach vorne auf die Stirn übergreift und dort die Fühler trägt. Das 3. Segment ist vermutlich in dem 2. oder 4. begriffen, welches letzteres im Bilde wieder weiß belassen wurde und die Mandibeln trägt.

stark vorgequollen, stark gewölbt und fast knopfartig von der Basis abgeschnürt (verschiedene Coleopteren, Dipteren, Hemipteren usw.), in extremen Fällen endlich sitzt das Auge an einer mehr oder weniger langen stielartigen seitlichen Erweiterung des Kopfes (Diptera: *Diopsis*, *Teleopsis* [Fig. 15] u. a.). Einige andere Spezialfälle, wie die geteilten Facettaugen gewisser Ephemeriden, der Taumelkäfer (*Gyrinus*) u. dgl., seien nur flüchtig erwähnt unter Hinweis auf die Ausführungen von P. Deegener. Bei den Jugendstadien finden wir vollkommene seitliche Komplexaugen nur bei Heterometabolen, bei Holometabolen dagegen meistens an ihrer Stelle einzelne Ocellen oder Gruppen von solchen.

Nie sind die Augen, wie etwa bei den Krebsen, an beweglichen Stielen angebracht.

Die Stirnaugen oder Ocellen, wie man sie schlechtweg zu nennen pflegt, nehmen gleichfalls eine recht verschiedene Lage ein, indem sie einmal

mehr nach oben, ein andermal mehr nach vorne gekehrt sind. Manchmal stehen sie auf einem eigenen Ocellenhöcker. In der Regel unterliegen sie früher der Reduktion als die Facettenaugen, manchmal aber können sie diese sogar ersetzen, indem sie an die Seiten des Kopfes rücken und viel größer werden. Dies ist z. B. bei unserem Floh der Fall. In der ganzen so überaus formenreichen Ordnung der Coleopteren dagegen sind nur in einzelnen Ausnahmefällen Spuren von (medianen) Stirn- und Seiten- nachweisbar. Bei den Hemipteren sind sie sehr verbreitet, ebenso bei den meisten anderen Heterometabolen (Odonaten, Ephemeriden, Orthopteren usw.), dann bei Dipteren, Lepidopteren, Trichopteren, Panorpaten, Neuropteren usw. Wir finden frontale Ocellen bei Tag- und bei Nachttieren, bei ursprünglichen heterometabolen Larven; aber den holometabolen Jugendstadien scheinen sie fast immer zu fehlen, ebenso wohl den ektoparasitisch lebenden Heterometabolen (Mallophagen, Pediculiden, Hemimeriden), während

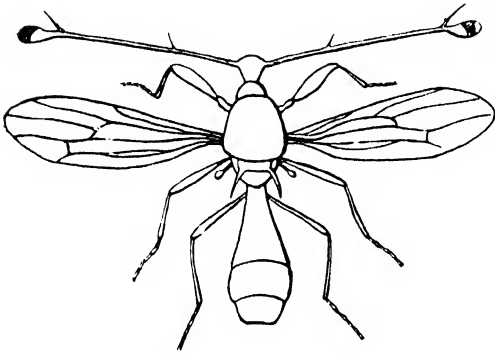


Fig. 15.

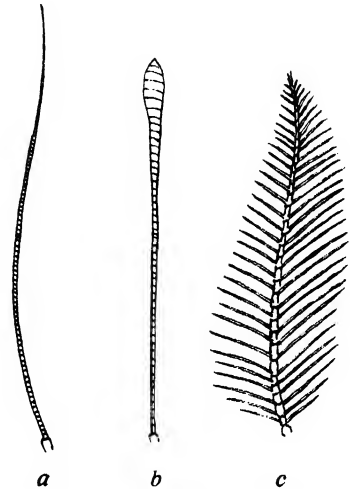


Fig. 16.

Teleopsis Sychesii Westw. Eine Fliege mit merkwürdig verbreitertem Kopfe, dessen Augen an langen Stielen sitzen, welche auch die Fühler tragen. Schematisch. Vergr. (Nach Westwood.)

Fig. 16.

Vielgliedrige Fühler. *a*) Ursprünglicher borstenförmiger Typus mit zahlreichen homonomen Gliedern (Laubheuschrecke). *b*) heteronom vielgliedriger keulenförmiger Fühler (Tagfalter). *c*) vielgliedriger doppelt gekämmter Fühler (Spinner). Schematisch. (Nach Handlirsch.)

sie bei den Flöhen oft sehr groß sind. Große systematische Bedeutung hat ihr Vorkommen oder Fehlen nicht, denn nahe verwandte Formen und selbst Morphen einer Art verhalten sich diesbezüglich verschieden.

Das dem Augensegmente nächstfolgende Segment ist das Antennen- oder Fühlersegment (Fig. 14). Es ist das erste gliedmaßentragende und entspricht dem zweiten Gehirnabschnitte oder Deutocerebrum, aus welchem die Riechlappen bzw. Antennennerven entspringen. Ursprünglich waren, wie uns die Embryonalentwicklung zeigt, die Antennen ebenso ventrale Segmentanhänge wie alle anderen Gliedmaßen, und ihre ursprüngliche Lage wäre etwa vor den Mandibeln und unter den Augen zu suchen. Durch die tiefgreifenden, namentlich mit der mächtigen Entwicklung der Augen verbundenen Veränderungen der

gesamten Kopfform sind sie bzw. der sie tragende Teil des Fühlersegmentes meistens stark verschoben worden, so daß sie nun in den meisten Fällen schon ganz vorne auf der sog. Stirn, unterhalb der

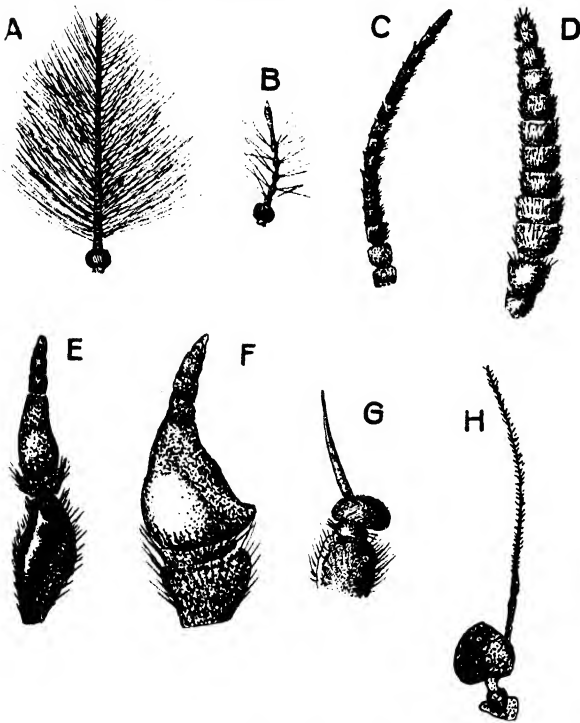


Fig. 17.

Verschiedene Fühlertypen von Dipteren. A. B. *Chironomus* ♂ ♀, C *Rhyphus*, D *Simulium*, E *Haematopota*, F *Tabanus*, G *Symphoromyia*, H *Phora*. Vergr. (Aus Martini.)

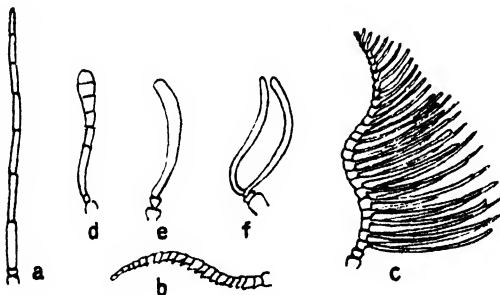


Fig. 18.

Sehr verschieden gebildete Hymenopterenfühler, sämtlich aus der Familie der Tenthrediniden. a *Nematus*, b *Lophyrus* ♀, c *Lophyrus* ♂, d *Cimbex*, e *Hylotoma*, f *Schizocerus* ♂. Vergr. (Nach Handlirsch.)

stadium fehlen, und das sind durchweg sehr hochspezialisierte reduzierte Formen, wie z. B. die in der Haut von Fledermäusen schmarotzenden Weibchen der Streblide *Ascodipteron* (Fig. 65) und die

Ocellen und vor den Facettenaugen stehen (Fig. 9). Bei manchen Formen, z. B. bei gewissen Dipteren: *Ceria* (Syrphidae), stehen sie dicht beisammen auf einem Fortsatze an der Vorderseite des Kopfes, bei anderen (z. B. *Diopsis*) sind sie auf die Augenstiele weit seitlich gerückt.

Die Antennen der Insekten (Fig. 16 bis 23) waren immer einfache Gliedmaßen, denn schon bei den Trilobiten finden wir keine Spur von einer Zweistängigkeit mehr. Sie sind homolog mit den ersten einfachen Antennen oder sog. „Antennulae“ der Crustaceen und mit den Antennen der verschiedenen Myriopoden. Bei den Cheliceraten fehlen sie heute, doch waren sie bei den paläozoischen Vorfahren wie *Emeraldella* u. a. noch ebenso entwickelt wie bei den Trilobiten. Die mehrästigen Antennen der progoneaten Polyxeniden und einiger Holopterenlarven (nach Berlese) scheinen keine ursprünglichen Bildungen zu sein. Es gibt heute nur ganz vereinzelte Insekten, bei welchen der Fühler im „Imaginal-

Weibchen der Strepsipteren. Bei den Proturen sind die Fühler auf ein kleines bewegliches Wärrchen reduziert. Bei den Larven von vielen holometabolen Insekten finden wir dagegen recht oft weitgehende Reduktionen (viele Coleopteren und Lepidopteren) oder sogar fast völlige Rückbildung (viele Dipteren und Hymenopteren).

Unzweifelhaft ist die ursprüngliche Form eines Insektenfühlers die einfache homonom vielgliedrige, mehr borsten- als fadenförmige mit einer nicht fixierten Gliederzahl (Fig. 16). Nur das Grundglied, der sogenannte Schaft, ist etwas größer als die folgenden

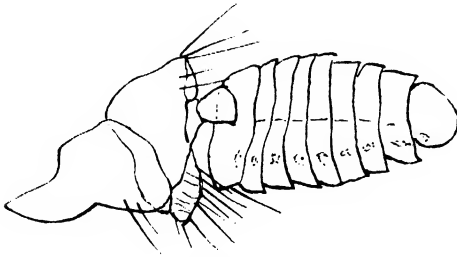


Fig. 19.

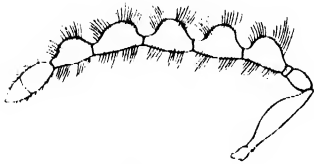


Fig. 20.

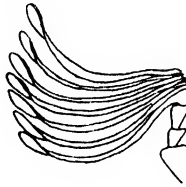


Fig. 21.

Fig. 19.

Fühler eines Flohes der Waldmaus (Suctoria). Stark vergrößert. (Original.)

Fig. 20.

Fühler von *Eurytoma* sp. ♂ (Hymenoptera). Vergr. (Nach Handlirsch.) (Geknieter Fühler mit Schaft, kurzen Wendegliedern und rosenkranzartigen (moniliformen) Geißelgliedern.)

Fig. 21.

Fühler mit einseitig blattartig erweiterten Gliedern von *Polyphylla* (Melolonthidae). Vergr. Schematisch. (Aus Handlirsch.)

Fig. 22.

Fühler der Reblaus (*Phylloxera vastatrix*). (Nach Berlese.) Vergrößert.

Fig. 23.

Fühler von *Nepa cinerea* L. (Hemiptera). Vergr. (Aus Brauer.)



Fig. 22.



Fig. 23.

Glieder, die man als Geißelglieder zu bezeichnen pflegt. Dieser Fühler-typus ist noch heute sehr verbreitet. Wir finden ihn sowohl bei Heterometabolen (Perlarien, Blattarien, Mantodeen, Locustoiden) als auch bei primitiveren Holometabolen (Megalopteren, Raphidioiden, Panorpaten, Trichopteren, vielen Lepidopteren, Neuropteren und tiefer stehenden Hymenopteren und Dipteren). Aus diesem ursprünglichen Typus leiten sich direkt allerlei höher entwickelte Formen ab, bei denen die einzelnen Glieder ihre einfach zylindrische Form verloren und durch einseitige oder zweiseitige Erweiterungen eine Oberflächenvergrößerung erfahren haben (Fig. 16, 18). Das sind die verschiedenen gesägten, einfach oder dop-

pelt gekämmten Fühler, welche sich in verschiedenen Reihen vorfinden. Die Homonomie der Glieder ist zunächst dabei noch nicht wesentlich gestört und die Zahl der Glieder nicht fixiert. Solche Fälle finden sich schon bei Mantodeen, bei Megalopteren, Neuropteren, Lepidopteren, Hymenopteren und anderen. Typisch fadenförmige, noch vielgliedrige Fühler mit einigermaßen fixierter und bereits reduzierter Gliederzahl finden wir z. B. bei Dermapteren, Isopteren u. a. Bei den Coleopteren stabilisierte sich schon frühzeitig die Zahl 11, die auch noch beibehalten wurde, als schon eine weitgehende Heteronomie der Glieder Platz griff und fast nie eine Vermehrung, dagegen sehr oft eine Reduktion eintrat. Auch in der so überaus formenreichen Gruppe der aculeaten Hymenopteren fixierte sich die Zahl 12 (♀) und 13 (♂) in so hohem Grade, daß nur wenige Ausnahmen bekannt sind, usw.

Unter den heteronom gegliederten Fühlern sind zunächst jene zu erwähnen, bei denen das Grundglied, der Schaft, relativ stark verlängert ist und die Geißel entweder direkt oder durch Vermittlung kurzer Wendeglieder in einem gewissen Winkel peitschenartig anhängt. Solche Fühler, die man auch gekniete nennt, sind besonders unter den Hymenopteren verbreitet (Fig. 20). In vielen Fällen sind die terminalen Glieder mehr oder weniger verdickt, keulenartig bis knopfartig und oft eng zusammengedrängt oder auch verschmolzen, so daß die Grenzen kaum mehr zu erkennen sind (Fig. 16, 18). In anderen Fällen finden wir einseitige blattartige Erweiterungen der Glieder, die dem Fühler ein fast fächerartiges oder buchartiges Aussehen verleihen (Lamellicornier) (Fig. 21). Es gibt auch viele Formen, bei denen die einzelnen Glieder wie die Perlen eines Rosenkranzes aneinandergefügt sind: die moniliformen Fühler. In anderen Fällen sind die Endglieder klein und sitzen wie eine Pflume an den Grundgliedern. Wohl am weitesten aber ist die Heteronomie in der Gruppe der Zweiflügler (Fig. 17) ausgebildet, deren primitivere Formen bekanntlich auch noch homonom vielgliedrige Fühler besitzen, während bei den höchsten Formen auf ein einfaches kurzes Grundglied ein mehr oder minder mächtiges asymmetrisches folgt, dem eine Endborste anhängt. Es würde wohl zu weit führen, hier noch weitere Beispiele für die erstaunliche Mannigfaltigkeit der Insektenfühler anzuführen, doch mag noch der Hinweis gestattet sein, daß die den Fühlern eigentümlichen Riechorgane selbst an Mannigfaltigkeit gleichfalls Bedeutendes leisten (Fig. 22). Daraus kann man wohl den Schluß auf ein sehr verschiedenes Riechvermögen ziehen. Ob sich jedoch aus der Form und Länge der Fühler auch auf eine verschiedene Ernährung der Insekten schließen läßt, — wie es z. B. von Przibram behauptet wird —, möchte ich sehr in Zweifel ziehen. Meines Wissens gibt es Räuber mit langen und mit kurzen Fühlern, mit keulenförmigen, gefiederten, geknöpften usw. ebensogut wie phytophage, saprophage und coprophage Tiere. Daß in den Fühlern sehr häufig sexuelle Differenzen zum Ausdruck kommen, ist bekannt, und es sind meist die Männchen, welche diesbezüglich besser ausgestattet sind: z. B. die Spinner unter den Nachtschmetterlingen, die Bockkäfer, Blatthornkäfer und viele andere (Fig. 17 A, B). Im allgemeinen scheinen bei Wasserbewohnern sehr kurze Fühler vorzuherrschen, wie ein Vergleich der Wasserwanzen mit den Landwanzen (Fig. 23) lehrt oder ein Vergleich der Wasserkäfer mit den nächstverwandten Landtieren.

Dem dritten Metamer, welches noch bei den Trilobiten ein den

folgenden ähnliches Spaltfußpaar und bei den Crustaceen die bekannten, in der Regel noch zweiästigen zweiten Antennen trägt, entspricht bei den Insekten ein in vollkommener Rückbildung begriffenes Segment, das Segment des Tritocerebrum. Dieses Metamer ist bei den Embryonen noch deutlich nachweisbar und trägt auch manchmal Extremitätenanlagen in Form rudimentärer Würzchen (z. B. *Campodea*). Bei den reifen Tieren sind die Gliedmaßen dieses als „Intercalarsegment“ bezeichneten Metameres meistens nicht mehr sichtbar. Bei den verschiedenen Myriopodengruppen scheinen ähnliche Verhältnisse zu herrschen. Ob die von einzelnen Autoren erwähnten „Prämandibeln“ wirklich Gliedmaßen sind, bleibt noch zu beweisen. Sie sollen sich nach mündlicher Mitteilung von K. Sulč bei Thysanuren und Dipterenlarven finden.

Dem Intercalarsegment folgt dann eine Serie von drei Kopfmetameren, denen das aus drei Knochen zusammengesetzte

Unterschlundganglion entspricht, welches die bei normalen Insekten immer ausgebildeten drei Paare von Mundgliedmaßen versorgt: die Mandibeln, die ersten und die zweiten Maxillen (Fig. 9: 1, 2, 3).

In der Auffassung, daß den Mundteilen nur diese drei Segmente entsprechen, stimmt die über-

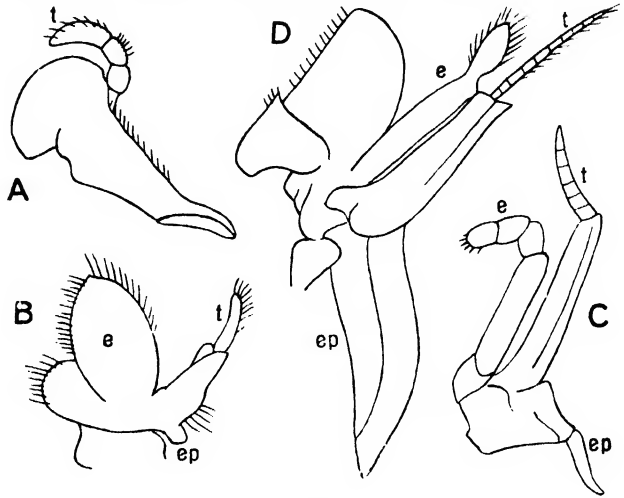


Fig. 24.

Kopfgliedmaßen von Dekapoden (Crustaceen) A Mandibel von *Calappa*, B 2. Maxille von *Sicyonia*, C 2. Kieferfuß von *Telphusa*, D 3. Kieferfuß von *Homarus*. Schematisch. (Nach Ortmann.) *t* Taster = Exopodite, *e* Endopodite, *ep* Epipodite.

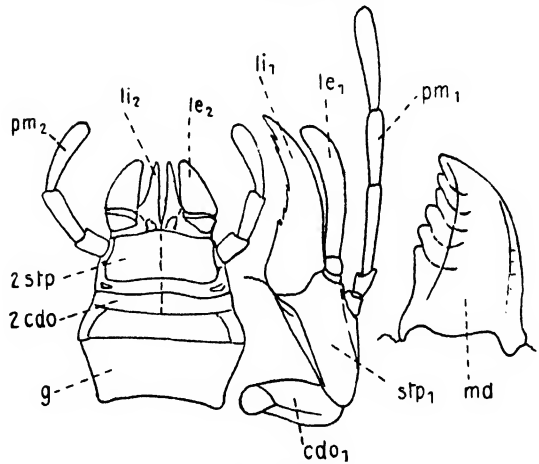


Fig. 25.

Typus der orthopteroiden Mundteile. *Gryllus campestris* L. Vergr. (Nach Handlirsch.) Rechts: *md* Mandibel. — Mitte: Erste Maxille *cdo* Cardio = Subcoxa, *stp* Stipes = Coxa, *pm* Taster = Exopodit, *le* Außenlade = Endopodit, *li* Innenlade = Endit. — Links: Unterlippe = die beiden letzten Maxillen, *g* Gula oder Kehle = Sternit des 6. Kopfsegmentes, *2cdo* Cardines = Submentum, *2stp* Stipites = Mentum, *pm* Taster, *le* Außenlade, *li* Innenlade.

wiegende Zahl der Autoren überein. Aber ab und zu meldet sich wieder eine Stimme, welche die Existenz eines vierten Segmentes zu beweisen oder vielmehr zu behaupten bestrebt ist. Dieses Segment soll zwischen jenem der Mandibeln und der ersten Maxillen liegen und ein, wenn auch sehr reduziertes Gliedmaßenpaar tragen, auf welches wir später näher eingehen wollen. Man verfolgt mit der Suche nach einem solchen Segmente offenbar den Zweck, eine Übereinstimmung zwischen „höheren“ Crustaceen und Insekten zu konstruieren, denn diese höheren Crustaceen besitzen tatsächlich einen aus dem Acron

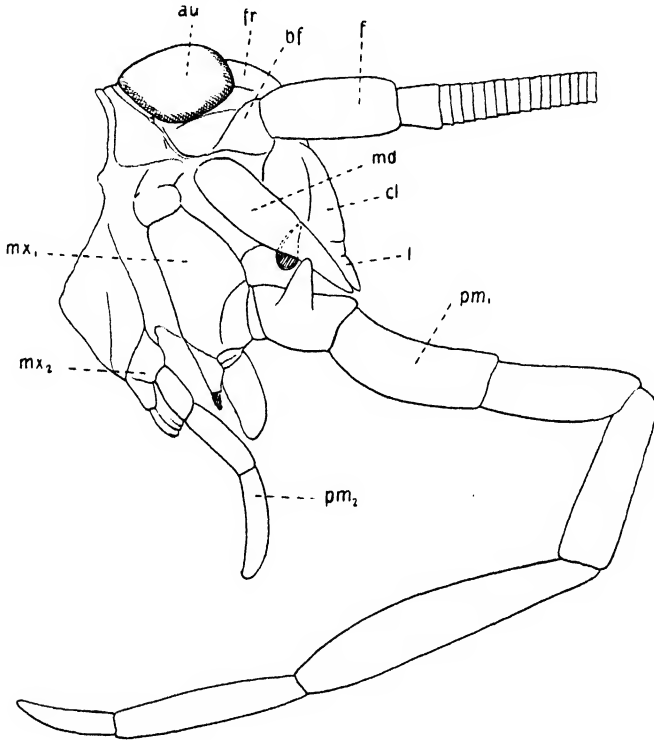


Fig. 26.

Kopf von *Machilis*. Seitenansicht, vergr. (Nach Handlirsch.) *au* Auge, *fr* Stirn, *f* Fühler, *bf* Basalstück des Fühlers, dem 2. Metamer angehörig, welches als schmales Band hinter den Augen zu verfolgen ist. *cl* Clipeus, *l* Oberlippe, *md* Mandibel, *mx₁* 1. Maxille mit ihrem mächtigen Taster *pm₁*, *mx₂* 2. Maxille, *pm₂* deren Taster.

und sieben Metameren zusammengesetzten Kopf. Würde zwischen dem Mandibel- und ersten Maxillensegmente ein Segment liegen, dessen Gliedmaßen noch erhalten sind, so müßte sich von diesem Segmente an den Embryonen wenigstens so viel erhalten haben wie von dem Intercalarsegmente, dessen Gliedmaßen nicht mehr existieren. Schon diese Tatsache läßt uns an der Existenz eines solchen überzähligen, die sog. „Maxillulae“ tragenden Kopfsegmentes zweifeln, und wir wollen uns daher etwas eingehender mit dem Problem befassen.

Schon Saussure wollte, als er den *Hemimerus* beschrieb, eine doppelte „Zunge“, also ein drittes Maxillenpaar, gefunden haben und errichtete deshalb seine Ordnung „Diploglossata“. Hansen, der

sich eingehender mit der Frage befaßte, kam gleichfalls zur Annahme eines dritten Maxillenpaares, und Folsom glaubte in der Embryologie von *Anurida* einen Beweis für die Existenz dieses Segmentes, das er Superlingualegment nannte, gefunden zu haben. Er homologisiert dieses Segment mit dem „Maxillularesegment“ der Crustaceen, welche drei Paare von Maxillen besitzen, hält also bereits die ersten Maxillen der Insekten für homolog mit den zweiten der Crustaceen. Auch Carpenter schließt sich auf Grund seiner Untersuchungen an *Machilis maritima* der Ansicht Folsoms an. Bald aber (1912) konnte Philiptschenko nachweisen, daß Folsoms embryologischer Beweis auf einem Irrtum beruhe. Trotzdem greift Börner (1920, 1925) die Sache wieder auf und führt sie gegen meine Trilobitentheorie ins Treffen, obwohl inzwischen (1921) auch Crampton, wie ich glaube, ganz einwandfrei bewiesen hat, daß die von Börner und den anderen genannten Autoren den ersten Maxillen (Maxillulae) der Cruster gleichgestellten „Superlinguae“ samt ihren seitlichen Auslappungen, welche auch fälschlich als „Paraglossen“ bezeichnet worden sind und denen man sogar den Charakter von Tastern zuschreiben wollte, schon bei den Crustaceen in ungemein ähnlicher Ausbildung vorhanden sind wie bei den Insekten, und zwar zugleich mit den echten Maxillulen oder ersten Maxillen. Die Übertragung des Namens „Maxillulae“ auf die genannten Bildungen der Insekten, also auf die Superlinguae, ist also nicht statthaft, weil sie eine Homologie behauptet, welche tatsächlich nicht existiert. Börner verlegt das fragliche Organ vor den Hypopharynx, den er als „Zunge“ (Lingua, Glossa) bezeichnet. Die von ihm bildlich dargestellten paarigen Läppchen (Fig. 27), an denen er sogar eine Gliederung in Taster, Stipes und Laden unterscheiden zu können glaubt, finden sich außer bei *Machilis* auch bei *Ephemeriden*-Larven und Crustaceen; man findet sie aber auch bei Coleopteren und Hymenopteren (nach Zander). Sie werden vermutlich bei den meisten Insekten zu finden sein, die einen Hypopharynx besitzen. Doch davon später. Hier wollen wir nur als nächstliegende Konsequenz unserer Betrachtung festhalten, daß das zwischen Mandibeln und ersten Maxillen der Insekten gesuchte Segment nicht existiert, daß also das erste Maxillenpaar der Insekten mit dem ersten der Crustaceen identisch ist, nicht mit dem zweiten, daß daher das zweite Maxillenpaar der Insekten nicht dem dritten der höheren Crustaceen entspricht, sondern dem zweiten, daß ferner die Giftfüße der Chilopoden nicht homolog mit den zweiten Maxillen der Insekten sind, daß daher der Kopf der Insekten tatsächlich aus sechs und nicht aus sieben Segmenten besteht, daß infolgedessen eine Ableitung der Insekten von höheren Crustaceen (etwa Dekapoden, Amphipoden, Isopoden) nicht möglich ist, sondern nur von tiefstehenden Typen (Trilobiten).

Es kann heute kaum mehr bezweifelt werden, daß die echten Mundgliedmaßen der Insekten alle auf einen Grundtypus (Fig. 25) zurückzuführen sind, dem sich noch heute die sogenannten kauenden Mundteile aller tieferstehenden Insekten nähern und der seinerseits auf drei Paare von zweiästigen Gliedmaßen hinweist, wie wir sie noch bei tiefstehenden und selbst noch bei vielen höhern (Fig. 24) Crustaceen und in der ursprünglichsten, noch sehr homonomen Form bei Trilobiten finden. Dort waren diese bei Insekten nun allgemein stark modifizierten Gebilde noch ganz ähnlich wie das vorhergehende Paar (= 2. Antennen der Cruster), welches

den Insekten in der Regel ganz fehlt, und ganz ähnlich wie jene der Rumpfsegmente. Es ist also wohl gestattet, bei der Deutung der Mundgliedmaßen und ihrer Teile auch an jene des Rumpfes und an den ursprünglichen Spaltfuß zu denken. Diese Deutung wird natürlich immer schwieriger und unsicherer, je höher spezialisiert oder reduziert die betreffenden Typen

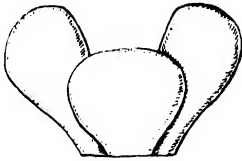


Fig. 27.

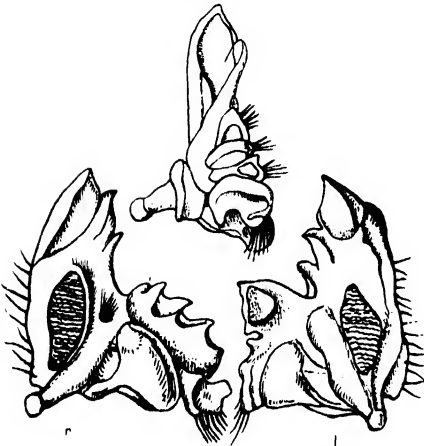


Fig. 28.

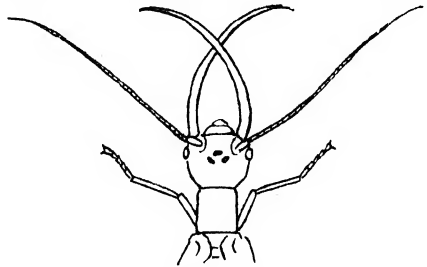


Fig. 29.

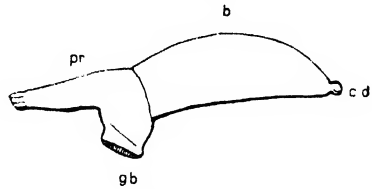


Fig. 30.

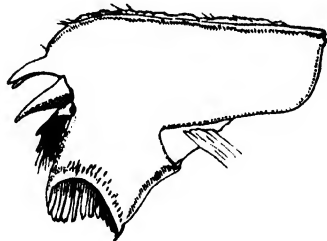


Fig. 31.

Fig. 27.

Hypopharynx der Larve von *Chironetes* sp. (Ephemera). Vergr. (Nach Eaton.)

Fig. 28.

Mandibeln von *Xylotrupes gideon* L. (Coleoptera-Lamellicornia). Vergr. (Nach Berlese.) Rechts die linke, links die rechte Mandibel in Seitenansicht, oben von der Kaufläche gesehen.

Fig. 29.

Kopf von *Corydalus cornutus* L. (Megaloptera) ♂ mit sehr stark vergrößerten Mandibeln. Nat. Größe. (Nach Handlirsch.)

Fig. 30.

Mandibel von *Machilis* sp. Vergr. (Nach Berlese.) *b* das Basalglied ? = Subcoxa, *cd* der einzige Gelenkhöcker, *pr* das 2. Glied, die sogenannte Prämandibel mit der Gnathobase *gb*.

Fig. 31.

Linke Mandibel von einer Ephemeridenlarve: *Baetisca obesa* Say. Vergr. (Aus Eaton.)

sind. Wir wollen daher zum Ausgangspunkte unserer Betrachtung jenen oben erwähnten relativ einfachen Typus wählen, den wir schon oben als den „kauenden“ bezeichnet haben und der sich bei

den Orthopteren, Blattarien, Phasmodeen, Dermapteren, Manto-
deen, Thysanuren, Embien, Perlarien, Megalopteren, Raphidioiden,
bei fast allen Coleopteren, Neuropteren und den tieferstehenden Hymeno-
pteren findet.

Das erste Kieferpaar (Fig. 28), welches also dem vierten Kopfmetamer
entspricht, wird als Vorderkiefer, Oberkiefer oder Mandibeln
bezeichnet, wegen seiner zangenartigen Funktion auch oft als „Freß-
zangen“. Bei keinem Insekt besteht eine Mandibel aus mehr als zwei
Gliedern, und in der Regel ist sogar nur ein Glied, das zweite oder Coxal-
glied, frei beweglich, das erste, die Subcoxa, stark reduziert oder in die
Kopfkapsel eingeschmolzen (Fig. 9 *ba*). Da bei den Man-
dibeln der Insekten nie mehr ein Taster vorhanden
ist und auch keine echten abgegliederten Kauladen
mehr bestehen, ist bei diesem Kieferpaar keine Spur
von Zweifästigkeit mehr zu sehen. Bei Crustaceen
kommt bekanntlich an den Mandibeln noch oft ein
Taster vor, der dem Exopoditen der Spaltfüße ent-
spricht (Fig. 24). Die Mandibeln der Insekten sind
also nur Basipoditen. Der wirksame Teil ist das
Coxalglied, welches meist ein kräftiges, mit verschie-
denen Zähnen, Leisten und Kanten versehenes Greif-
oder Kauorgan bildet. Die Spezialisierungen der
Mandibel bewegen sich in verschiedenen Richtungen
und führen manchmal zu einer enormen Vergrößerung,
wie z. B. bei den Lucaniden oder bei *Corydalus*
(Neuropteroidea), oder zu einer mehr oder weniger
weitgehenden Reduktion (z. B. Lepidopteren, Tricho-
pteren, Mallophagen und Pediculiden). In vielen Fällen
werden die Mandibeln zu dünnen, borstenartigen Ge-
bilden verlängert, welche sich an der Bildung des
Stech- oder Saugrüssels beteiligen (Hemipteren, Dipte-
ren usw.), auf den wir später zurückkommen werden.

Nach Verhoeff, Berlese und Börner sollen sich
die Mandibeln der Insekten in zwei verschiedene Typen einteilen lassen;
diese Autoren sind aber noch nicht mit ihren Ansichten in Übereinstim-
mung, und es werden weitere Untersuchungen notwendig sein. Diese zwei
„fundamental“ in Form und Insertion verschiedenen Typen sind nach
Börner die „thysanuroide“ und die „orthopteroide“ Mandibel (Fig.
26, 30, 31). Erstere finde sich außer bei Thysanuren auch noch bei Ephem-
eridenlarven und leite sich direkt von der Mandibel „höherer“ Crustaceen
(etwa Amphipoden) ab. Ich kann aber bei Betrachtung größerer Serien,
darunter auch von Ephemeridenlarven und anderen Insekten, den großen
Unterschied nicht mehr sehen und lehne daher die Einteilung der In-
sekten in *Archi-* und *Metapterygota* ab. Verhoeff dagegen unter-
scheidet nach der Zahl der basalen Gelenkhöcker „monocondyle“
(bei Thysanuren) und „dicondyle“ Mandibeln (bei Pterygoten). Ber-
lese endlich legt das Hauptgewicht auf die Ein- oder Zweigliedrigkeit
und unterscheidet dadurch die „monognathe“ Mandibel der Ptery-
goten von der „diplognathen“ der Thysanuren. Vielleicht beruht
der ganze Unterschied nur darauf, daß das monocondyle Grundglied
der Thysanuren eben einem auch bei den Pterygoten vorhandenen, aber
nicht mehr frei beweglichen Gliede, der Subcoxa, entspricht, das folgende
Glied aber, die „Prämandibel“, dem eigentlichen Mandibelkörper,

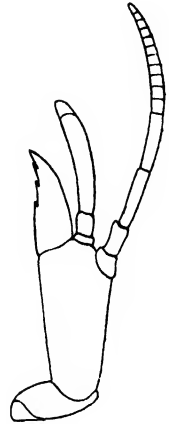


Fig. 32.

Rekonstruktion
einer ursprünglichen Insekten-
maxille. Vergr.
(Nach Hand-
lirsch.)

also dem Coxalteile der Extremität, der bei den „monognathen“ Formen durch ein dicondyles Gelenk mit dem unbeweglichen Basalglied verbunden sein könnte. Ich erinnere daran, daß wir auch an den Coxalgliedern der Trilobitenbeine solche „Gnathobasen“ finden wie bei den Ephemeriden und bei *Machilis*. Ich selbst fand wohl bei Untersuchung von *Machilis* eine deutliche Grenze zwischen den beiden Gliedern, konnte aber nicht sicher feststellen, ob an dieser Stelle eine Bewegungsmöglichkeit, also ein Gelenk vorhanden war. Bei Ephemeridenlarven fand ich andere Verhältnisse, die mir von denen des Pterygoten nicht so wesentlich verschieden erschienen.

Bei den ursprünglichen kauenden Mundteilen finden wir als zweites Kieferpaar, also dem fünften Kopfmetamer entsprechend, immer die weit auseinandergerückten ersten Maxillen, die sogenannten Unterkiefer (Fig. 32). Sie bestehen aus einem kurzen Grundgliede, Cardio, an welches sich ein meist viel längeres Glied, der Stipes oder Stiel an-

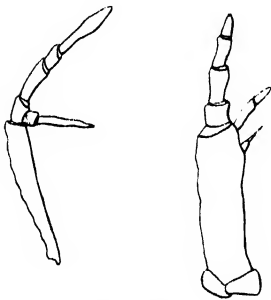


Fig. 33.

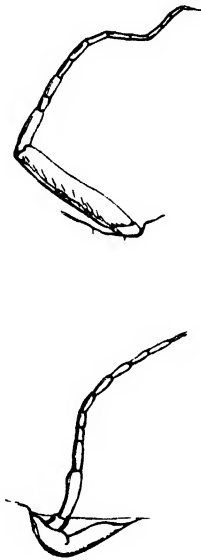


Fig. 33.

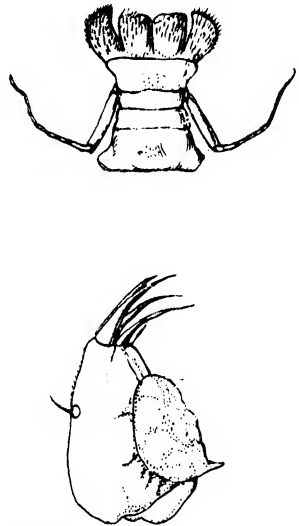


Fig. 34.

Erste Maxille von Carabidenlarven mit deutlicher Zweiästigkeit. Links: *Nebria complanata* L. Rechts: *Anchomenus marginatus* L. Vergr. (Aus Berlese.)

Fig. 34.

Maxillen einer unbestimmten Ephemeridenlarve aus Chile. Vergr. (Nach Eaton.) Unten rechts 1. Maxille, links deren Taster vergrößert. Oben rechts die 2. Maxillen mit je zwei Kauladen und Taster, der links stärker vergrößert dargestellt ist. Man beachte die zahlreichen Tasterglieder!

schließt, durch ein Gelenk verbunden. Am Ende des Stipes oder knapp vor dem Ende entspringt distal, also nach außen gekehrt, der aus meist fünf, seltener mehr Gliedern bestehende Maxillar- oder Kiefertaster, Palpus maxillaris, den ich im Gegensatz zu Göldi und Börner für identisch mit einem Exopoditen halte (Fig. 26, 34). Die Zahl der Glieder steigt bei *Machilis* und bei Ephemeridenlarven auf 7—10. Proximal von dem Taster und terminal am Stipes sitzt ein ursprünglich aus zwei bis drei Gliedern bestehender Anhang, den man als Außenlade, Lobus externus oder Galea bezeichnet, indem man seine Gliederung entweder als sekundäre Abschnürung deutet oder das Basalglied als Teil des

Stipes auffaßt, um nur ja zu einer Eingliedrigkeit zu gelangen. Ich sehe mich nach wie vor gezwungen, diesen „äußeren Kaulappen“ im Gegensatz zu den Ansichten Göldis und Börners doch für einen echten Endopoditen zu halten. Noch weiter proximal von dieser „äußeren“ findet sich dann die wohl nie mehrgliedrige „innere“ Kaulade, der Lobus internus, auch Lacinia genannt. Ich halte dieses Gebilde für homolog mit einem Enditen des Crustaceenbeines. Es ist wohl nicht uninteressant, daß die erste Maxille mancher Coleopterenlarven einem zweiästigen Fühler mancher Crustaceen sehr ähnlich sieht (Fig. 33). Im feineren Bau all dieser Glieder sowie in den oft außerordentlich komplizierten Anhangsgebilden, seien es nun Integumentsgebilde, seien es Sinnesorgane, herrscht große Mannigfaltigkeit; im großen und ganzen aber ist der Bau bei allen oben genannten kauenden Insektengruppen der gleiche. Gleich den Mandibeln sind auch die ersten Maxillen allerlei Modifikationen unterworfen, auf die wir noch zurückkommen werden.

Im Gegensatze zu den weit auseinandergerückten ersten sind die zweiten Maxillen eng miteinander verbunden und bilden zusammen ein einheitliches Organ, welches man gewöhnlich als Unterlippe oder Labium zu bezeichnen pflegt. Man kann an diesem, in seinen basalen Teilen verwachsenen Kieferpaar dieselben Teile feststellen wie an den ersten Maxillen: das Grundglied oder Cardo, den Stipes oder Stiel, an dem wieder distal ein meist dreigliedriger, aber manchmal auch vielgliedriger, oft mehr oder weniger reduzierter Taster sitzt (Fig. 34), und der terminal die beiden Laden trägt, von denen die äußere wohl dem Endopoditen, die innere dem Enditen entspricht. Die verwachsenen Stipites werden oft als Mentum oder Kinn bezeichnet, die Cardines als Submentum. Bei tieferstehenden Formen sind die beiden Laden jeder Unterlippenhälfte, also jeder zweiten Maxille, noch frei, bei höher entwickelten treten gerade in diesen Organen vielerlei Modifikationen ein. Am häufigsten erfolgt eine Verwachsung der gegenüber liegenden Innenladen zu einem einheitlichen Organ, welches man als Zunge (lingua oder glossa) zu bezeichnen pflegt. Dementsprechend werden dann die beiden freigebliebenen Außenladen Paraglossen oder Neben-zungen genannt (Fig. 50). Im Gegensatze zu den Mandibeln, die nur aus den beiden Grundgliedern, also aus dem Basipoditen bestehen, ist bei den normal ausgebildeten Maxillen immer noch etwas von einem Telopoditen vorhanden. Während die Mandibeln im Embryostadium nur aus einem einfachen Höcker bestehen, sind an Stelle jeder Maxille zwei oder auch drei Höcker zu sehen, von denen der distale dem Taster entspricht. Diese Tatsache stützt wohl die Annahme einer ursprünglichen Zweiästigkeit der Maxillen.

Bevor wir nun auf die verschiedenen Spezialisationsreihen der Mundorgane näher eingehen, soll noch einiger Bildungen gedacht werden, die mit den Kiefern zusammen an dem Aufbau des ganzen, der Nahrungsaufnahme dienenden Komplexes, den wir als „Mundteile“ bezeichnen, beteiligt sind. Normalerweise umgeben diese Organe die nach unten gekehrte vordere Pforte des Verdauungstraktes, die einen mehr oder weniger weiten Sack bildet, der sich dann zum Pharynx oder Schlund verengt. Es wurde schon oben erwähnt, daß Reste des Akron, wenn solche überhaupt erhalten sind, in der Umgebung dieser Schlundpforte zu suchen sein dürften und nicht etwa oben oder vorne an der Kopfkapsel. Den unteren (hinteren) Abschluß der Mundhöhle haben wir schon in den verwachsenen zweiten Maxillen, in der Unterlippe, kennen

gelernt. An den Seiten fanden wir die Mandibeln und die ersten Maxillen, also durchwegs paarige Organe. Den Abschluß des Kranzes nach vorne bildet dagegen ein, soweit mir bekannt, immer unpaares Organ, das sich meist gelenkig an den untersten als Clipeus oder Kopfschild zu bezeichnenden Teil der Stirn anfügt und von sehr verschiedener Länge und Form sein kann (siehe Fig. 9 *pl, acl*). Dieses Gebilde ist meistens fest chitiniert und führt den Namen Oberlippe oder Labrum, im Gegensatz zur Unterlippe oder Labium. Ob das bekannte Epistom der Trilobiten, welches die Mundöffnung von vorne (oben) bedeckt, mit der Oberlippe oder mit dem Clipeus der Insekten homolog ist, vermag ich jetzt noch nicht zu entscheiden. Unterhalb der Oberlippe finden sich nun bei Insekten sehr oft in der weichen Haut der Mundhöhle über bzw. vor der Schlundpforte weitere Hartgebilde, die man als epipharyngeale Sklerite bezeichnet hat! (Fig. 35). Sie liegen entweder flach in der unteren Wand

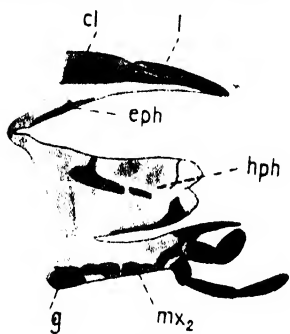


Fig. 35.

Gryllus campestris L. Mundhöhle durch Entfernung der Mandibel und 1. Maxille freigelegt, so daß zwischen Clipeus *cl* und Oberlippe *l* einerseits und der Kehle *g* bzw. 2. Maxille *mx₂* andererseits sowohl der Epipharynx *eph* als der mächtige Hypopharynx *hph* sichtbar wird. Vergr. (Nach Handlirsch.)

jener Hautduplikatur, deren Oberseite eben die erwähnte Oberlippe bildet, oder sie sind mehr oder weniger emporgerichtet, wodurch sie eine gewisse Selbständigkeit erlangen können. Dann bezeichnet man sie schlechtweg als „Epipharynx“. Unter bzw. hinter der Schlundpforte finden wir nun bei sehr vielen Insekten noch eine weitere mit Hartgebilden ausgestattete, mehr oder weniger stark emporgerichtete Vorwölbung oder Duplikatur jener Haut, welche die Mundhöhle auskleidet. Diese Vorrangung wird am besten mit dem seit lange üblichen Namen „Hypopharynx“ zu bezeichnen sein (Fig. 27, 35 *hph*). Wir haben schon oben bei Erörterung des Problems eines zwischen Mandibeln und ersten Maxillen gesuchten Kieferpaares dieses Hypopharynx gedacht, der, wie an den beigegebenen Abbildungen zu sehen ist, oft ein ganz ansehnlicher Zapfen oder Fortsatz ist, an welchem sich die Bilateralität deutlich ausprägt, so daß leicht ein aneinander gerücktes, verwachsenes

rudimentäres Gliedmaßenpaar mit rudimentären Anhängen vorgetäuscht werden kann. Dieser Hypopharynx liegt immer knapp vor den zur Unterlippe verschmolzenen zweiten Maxillen. Da die beiden Laden der Unterlippe oft nicht einfach am Ende des Stipes sitzen, sondern durch einen namentlich bei Bienen deutlich zu beobachtenden Knickungs-, bzw. Ablösungsprozeß etwas in die Tiefe verlagert erscheinen, machen sie, namentlich wenn die Verschmelzung der beiden gegenüberliegenden Hälften weit vorgeschritten ist, leicht den Eindruck eines selbständigen, vom Stamme der Maxillen unabhängigen Organes, das man eben als „Zunge“ bezeichnete. Ich habe aber, trotzdem ich zahllose Formen mit solchen scheinbar freien Zungen untersuchte, nie außer der Zunge irgend etwas gesehen, was man als innere Laden der zweiten Maxillen deuten könnte. Es steht also für mich außer Zweifel, daß Zunge und Paraglossen oder Nebenzungen in diesem hier besprochenen Sinne nichts anderes sind als die inneren verwachsenen und die äußeren freien Laden der zweiten Maxillen.

Nach diesen Gesichtspunkten ergibt sich also folgender Bau der Insektenmundteile:

I. Gliedmaßen.

- a) Dem vierten Metamer angehörend. Mandibeln (Vorder- oder Oberkiefer). Sie bestehen nur aus dem zweigliedrigen Basispoditen, also aus Subcoxa und Coxa, ohne Taster und sonstige Anhänge, welche den Laden der Maxillen gleichzusetzen wären.
- b) Dem fünften Metamer angehörend. 1. Maxillen (Unterkiefer), bestehend aus Cardo (= Subcoxa), Stipes (= Coxa), Taster oder Palpus (= Exopodit), äußerer Lade (Lobus externus oder Galea) (= Endopodit), innerer Lade (Lobus internus oder Lacinia) (= Endit).
- c) Dem sechsten Metamer angehörend. 2. Maxillen (Unterlippe oder Labium) mit verwachsenen Cardines (= Subcoxae = Submentum) und verwachsenen Stipites (= Coxae = Mentum, von Bugnion als Ligula bezeichnet), freien Tastern oder Palpen (Exopoditen), freien äußeren Laden (auch als Paraglossen bezeichnet, getrennten oder mit einander verwachsenen inneren Laden (als Zunge oder Glossa oder Lingua bezeichnet und von Berlese fälschlich als Hypopharynx angesprochen).

II. Nicht als Extremitäten zu deutende accessorische Bildungen.

- a) Oberlippe oder Labrum, präoral.
- b) Epipharynx (obere Innenlippe von Zander), präoral.
- c) Hypopharynx (von manchen Autoren fälschlich als Zunge oder Lingua bezeichnet; mit Seitenlappchen, welche als Superlinguae oder auch fälschlich als Paraglossen bezeichnet werden, auch fälschlich als Maxillulae. Die untere Innenlippe von Zander).

Wir werden es nun versuchen, die wichtigsten bei Insekten vorkommenden Formen höher spezialisierter Mundteile von diesem Grundtypus abzuleiten. Dabei wollen wir uns nicht weiter bei jenen aufhalten, die nur als leichte Modifikationen des Grundtypus zu betrachten sind und bei denen es sich meist um keine sehr bedeutende Änderung der Funktion handelt. Hierher gehören z. B. die Fälle, in denen in einem Geschlechte oder auch in beiden eine Vergrößerung der Mandibeln eintrat, so daß die Kautätigkeit den Maxillen überlassen bleibt. Daß solche vergrößerte, oft geradezu geweihartige (Lucaniden) oder mehr oder minder deformierte (Soldaten vieler Ameisen und Termiten) Mandibeln sekundär irgend eine andere Funktion ausüben können, ist ja leicht erklärlich; in vielen Fällen handelt es sich aber sicher um eine atelische Veränderung, eine Hypertrophie oder Deformation. In anderen Fällen beruht die Abweichung vom Grundtypus in einer teilweisen Reduktion einzelner Teile oder der ganzen Mundorgane, wodurch die Gesamtfunktion mehr oder minder beeinträchtigt, aber nicht völlig umgewandelt wird. Dies ist z. B. bei den Imagines der Perlarien der Fall und in höchstem Grade bei jenen der Ephemeriden. Beide haben im Jugendstadium noch vollkommen funktionsfähige, normal kauende Mundorgane. Es ist übrigens eine sehr bekannte Sache, daß viele Insekten, deren Mundteile noch ganz nach dem kauenden Typus gebaut sind, dennoch vorwiegend oder ausschließlich flüssige Stoffe als Nahrung aufnehmen. Ich erinnere nur an die vielen Holzkäfer (Cerambyciden,

Buprestiden usw.), deren Kiefer imstande sind, Gänge in festes Holz zu nagen, wenn die Tiere ihre Puppenwiegen verlassen. Ihre Nahrung suchen solche Käfer jedoch ähnlich wie Bienen und viele Fliegen auf Blumen, wobei wohl ihre kräftigen Mandibeln entbehrlich wären. In anderen Fällen werden die Mandibeln nur zum Ergreifen oder Festhalten einer Beute benützt, welche dann durch austretendes Darmsekret verflüssigt und eingesogen wird. Der Ausdruck „kauend“ bezeichnet also hauptsächlich einen morphologischen Typus, der schon von vielen Autoren in klassifikatorischem Sinne benützt worden ist, und nicht einen physiologischen.

Eine sehr bemerkenswerte und lehrreiche Stufenreihe findet sich in der Umwandlung typisch kauender, „orthopteroider“ Mundteile zu typisch saugenden bei einem Vergleiche der Blattarien, der Psociden oder Corrodentien, der Mallophagen und der Siphunculaten oder Läuse. Im Vergleiche zu den Ausgangsformen sind schon bei Psociden

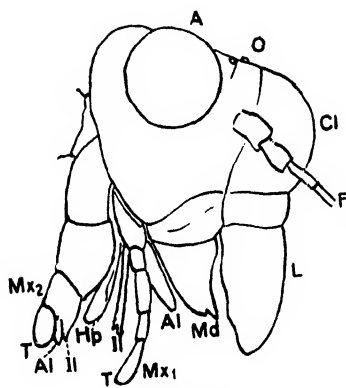


Fig. 36.

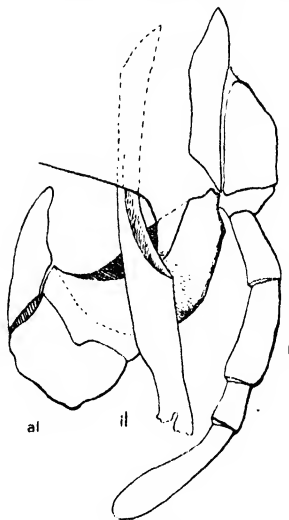


Fig. 37.

Fig. 36.

Kopf von *Psocus* sp. (Corrodentia), Seitenansicht nach Handlirsch. Vergr. A Auge, O Ocellen, Cl Clypeus, L Oberlippe, F Fühler, Md Mandibel, Mx₁ 1. Maxille mit Taster T, Außenlade Al, Innenlade Il, Mx₂ 2. Maxille mit Taster, Außen- und Innenlade, Hp Hypopharynx.

Fig. 37.

Erste Maxille von *Psocus nebulosus* Steph. Vergr. (Nach Berlese.) t Taster, il isolierte, meißelartige Innenlade, al Außenlade.

die Mandibeln verkleinert, die ersten Maxillen durch Umwandlung der einen Lade in ein meißelartiges Gebilde verändert und die zweiten Maxillen etwas reduziert. Der Hypopharynx ist noch von bescheidener Größe (Fig. 36, 37). Diese Tiere scheinen hauptsächlich Flechten oder Pilzsporen zu fressen, können aber auch festere Stoffe benagen, sind also typische Kaukerfe. Bei den Mallophagen (Haarlingen, Federlingen, Pelzfressern), welche sich hauptsächlich von Hautdetritus, Schuppen oder ausgetretenem Blute nähren, finden wir noch weiter verkleinerte Mandibeln, dafür eine viel mächtiger entwickelte meißelförmige Kaulade der ersten Maxille, einen viel längeren Hypopharynx von eigenartiger Ausstattung, dessen Funktion mir unverständlich ist, und eine schon sehr weit vorgeschrittene Reduktion der Unterlippe

(Fig. 38, 39). Noch weiter fortgeschritten finden wir die Modifikationen in der Endgruppe der Reihe, bei den echten blutsaugenden Tierläusen, den Siphunculaten oder Pediculiden (Fig. 40). Hier sind die Mandibeln auf kleine Rudimente reduziert und anscheinend bereits ganz funktionslos; die als Rest der ersten Maxillen erhaltenen, bei den Psociden noch meißelförmigen Laden sind zu dünnen Stechborsten geworden, der Hypopharynx ist gleichfalls borstenartig verlängert, und auch von den zweiten

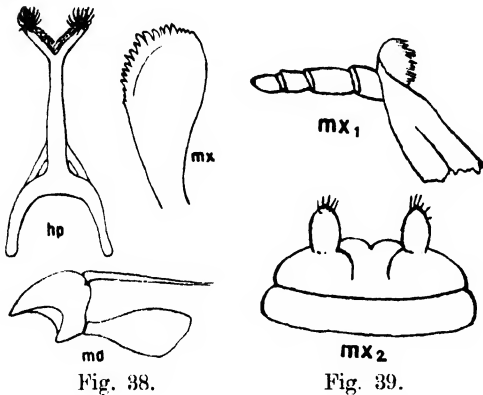


Fig. 38.

Fig. 39.

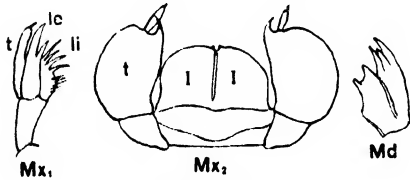


Fig. 41.

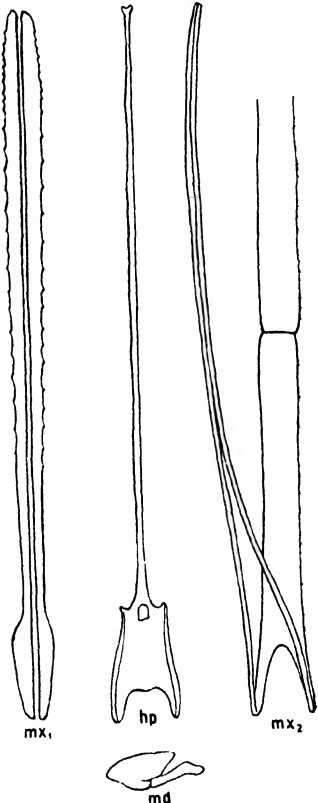


Fig. 40.

Fig. 39.

Mundteile von Mallophagen. Vergrößert. (Nach Kellogg.) *md* Mandibel von *Goniodes cervicornis* Kell., *mx* Innenlade der 1. Maxille von *Laemobothrium* sp., *hp* Hypopharynx von *Ancistriona gigas* N.

Fig. 39.

1. und 2. Maxillen von Mallophagen. Vergr. (Nach Nitzsch.) *mx*₁ 1. Maxille von *Trinoton conspurcatus* N. mit Taster und gezählter Kaulade, *mx*₂ 2. Maxillen von *Nirmus* sp. mit sehr reduzierten Tastern und Kauladen.

Fig. 40.

Mundteile von *Haematopinus* (Pediculidae), $\times 60$. (Nach Enderlein.) *md* die stark reduzierte Mandibel, *mx*₁ die verlängerten Innenladen der 1. Maxille, *mx*₂ die verlängerten zweiten Maxillen mit zu Stechborsten verlängerten Laden, *hp* der sehr verlängerte Hypopharynx.

Fig. 41.

Kiefer einer Libelle (Imago von *Aeschna*). Vergr. (Nach Lucas.) *Md* Mandibel, *Mx*₁ 1. Maxille, *t* Taster, *le*, *li* Kauladen. *Mx*₂ 2. Maxillen (Unterlippe), *t* Taster, *ll* Kauladen.

Maxillen sind nur zwei dünne zarte Fäden oder Borsten, die von einem einheitlichen Grundgliede (? Mentum) ausgehen, erhalten. So ist Schritt

für Schritt aus typisch kauenden Mundteilen ein saugender Typus entstanden, ohne daß irgend etwas Neues dazugekommen wäre, bloß durch Reduktionen und Modifikationen der typischen Bestandteile orthopteroider Mundteile.

Ein anderer sehr eigentümlicher Umwandlungsprozeß der Mundorgane hat sich bei den Libellen oder Odonaten vollzogen. Hier sind die Mandibeln gut erhalten und bei der Imago ganz besonders kräftig entwickelte Beißorgane (Fig. 41). Die ersten Maxillen sind insofern stärker modifiziert, als jener Teil, den ich mit den meisten anderen Autoren als Taster betrachte, eingliedrig geworden ist und offenbar zangenartig wirkt. Börner glaubt durch Untersuchung der Muskeln nachweisen zu können, daß dieses Organ der Außenlade entspricht und daß der Taster fehlt. Die zweiten Maxillen lassen mehr oder minder große, fast bis zum Ende verwachsene Laden erkennen, seitlich davon große plattenartige bewegliche Gebilde mit einem Anhange. Ich möchte sie als zweigliedrige Taster ansprechen und nicht als Außenladen.

Am weitesten ist jedoch die Spezialisierung an dem dritten Kieferpaar, an der Unterlippe bei den Larven vorgeschritten, welche die bekannte „Maske“, eine vorschnellbare Greifzange, bildet (Fig. 42). Das erste große und bewegliche Glied dieses Organes entspricht den Subcoxen, das zweite den Coxen oder Stipites. Am Ende dieses Teiles sitzen lateral die modifizierten eingliedrigen, von mir in Übereinstimmung mit Tillyard u. a. als Taster betrachteten Organe, die zusammen als Greifzange dienen, während die eigentlichen Laden reduziert sind.

Da es sich in den Odonaten um heterometabole Tiere handelt, ist es kein Wunder, wenn auch noch im Imaginalstadium eine abnorm gestaltete Unterlippe vorhanden ist, die allerdings nicht mehr in der gleichen Weise funktioniert wie jene der Larve.

Viel umstritten ist die Deutung der Mundteile in der Ordnung der Thysanopteren oder Physopoden (Fig. 43). Hier hat sich eine Asymmetrie herausgebildet im Zusammenhange mit der Umwandlung der orthopteroiden Mundteile in saugende. Wir finden eine unpaare, von einer Seite in den sogenannten, aus Oberlippe, ersten und zweiten Maxillen gebildeten Mundkegel eindringende Stechborste, außerdem aber ein Paar symmetrischer Stechborsten, aus deren Vorhandensein wir schon schließen können, daß die Physopodenmundteile zum Erzeugen von Wunden im Pflanzengewebe dienen oder — und das vermutlich primär — zum Töten von kleinen Tieren. Die Schwierigkeit der Deutung liegt nur in den Stechborsten, denn die ersten und zweiten Maxillen sind ziemlich normal erhalten und sogar noch mit Tastern versehen. In bezug auf die Stechborsten bedarf es noch eingehender Untersuchungen, um klarzustellen, ob die von Hinds, Buffa, Garman, Handlirsch und Peterson mit der linken Mandibel homologisierte unpaare Stechborste richtig gedeutet ist oder ob Jordan, Uzel und Priesner im Rechte sind, wenn sie in diesem Organe einen Epipharynx vermuten, oder Börner, der es als unpaare innere Maxillarlade deutet. Auch in bezug auf die paarigen Stechborsten herrschen noch zwei Meinungen, denn jene Autoren, welche das unpaare Organ als Mandibel deuten, müssen das paarige den Maxillen zurechnen, während es die anderen Autoren natürlich für Mandibeln halten. Ist das unpaare Organ der Epipharynx, so bleibt die Asymmetrie des ganzen Mundkegels unverständlich, und die Angabe Petersons von der Existenz eines rudimentären Gegenstückes dieses unpaaren Stachels müßte auf einem kaum anzu-

nehmenden groben Irrtum beruhen, was ich nicht glaube. Zudem sind derart entwickelte epipharyngeale Bildungen in den orthopteroiden Reihen nicht zu erwarten, wo nur eine Tendenz zu Vergrößerung des Hypopharynx besteht, die ja auch bei Thysanopteren vorhanden ist.

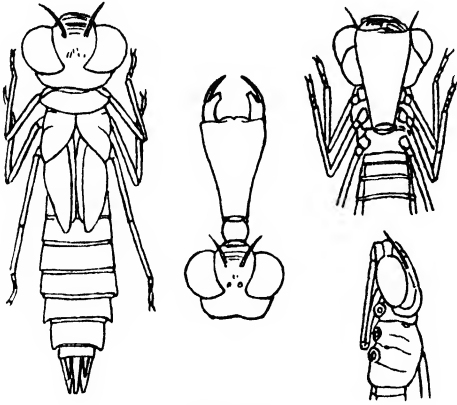


Fig. 42.

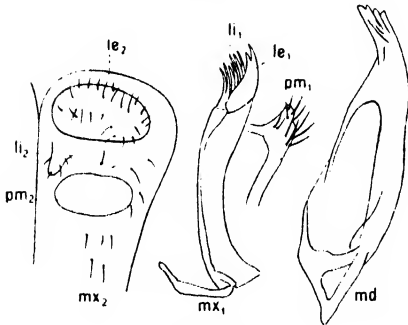


Fig. 44.

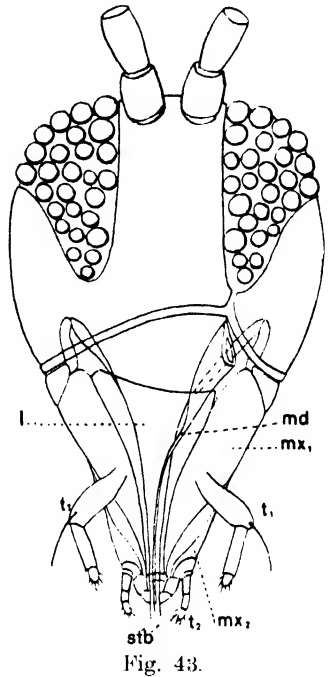


Fig. 43.

Fig. 42.

Larve von *Aeschna* (Odonata). Links: Dorsalseite, rechts: Ventralseite und Seitenansicht mit eingezogener Fangmaske, Mitte: die Fangmaske ausgestreckt mit den zangenartigen Tastern. (Nach Tillyard.)

Fig. 43.

Kopf von *Aeolothrips fasciata* L. (Thysanoptera). $\times 100$. (Aus Handlirsch.) *l* die asymmetrische Oberlippe, *md* der unpaare Mundstachel (? = linke Mandibel), *mx₁* die ersten Maxillen mit Taster *t* und Innenladen, die als paarige Stechborsten, *stb*, ausgebildet sind. Den Abschluß des Mundkegels nach unten bilden die 2. Maxillen, *mx₂*, deren Taster *t₂* gut erhalten sind. Der Kopf ist hypognath, so daß die hier dargestellte Fläche nach unten gekehrt ist.

Fig. 44.

Mundteile von *Campodea*. Stark vergr. (Nach Stummer.) *md* Mandibel, *mx₁* 1. Maxille, *le₁* Außenlade, *pm₁* Taster, *mx₂* 2. Maxille, *le₂* Außenlade, *li₂* Innenlade, *pm₂* Taster.

Die Deutung der paarigen Borsten wird dann nicht schwierig sein, wenn wir einmal über die Natur des unpaaren Stachels im Klaren sind. Ich bleibe also vorläufig bei meiner bisherigen Deutung.

Eigenartige und sehr tiefgreifende Umwandlungen aller drei Kieferpaare finden wir in der Reihe der Apterygoten, deren primitive

Formen, Machilidae und Lepismatidae, noch recht normale, jenen der Orthopteren im ganzen ähnliche, freie und ansehnliche Kieferpaare besitzen. Bei allen höheren Apterygoten, bei den Campodeiden (Fig. 44) und Japygiden, die ich als Entotrophi zusammenfaßte, bei allen Collembolen und bei den Proturen (Fig. 45) sind dagegen die Mundorgane stark verkleinert und in den Kopf zurückgezogen, wie man sagt, entotroph oder entognath. Wir können zwar die einzelnen Teile noch erkennen und selbst rudimentäre Taster auffinden, uns aber kaum vorstellen, daß mit solchen Organen irgend eine rechte Kautätigkeit gut

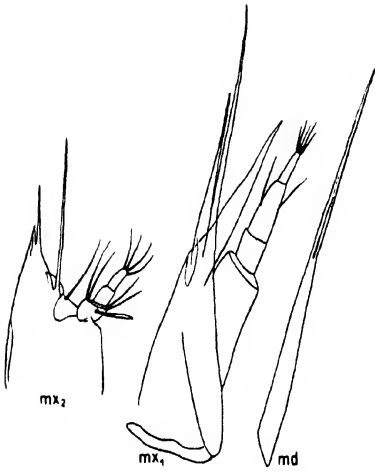


Fig. 45.

Mundteile von *Acerentomon Doderi* Silv. (Protura), $\times 400$. (Nach Berlese.)
md Mandibel, mx_1 1. Maxille, mx_2 2. Maxille.

Fig. 45.

Fig. 46.

Schema der Hemipterenmundteile (Nach Berlese). An die Stirn (st) schließt sich der Clipeus (c), an diesen die unpaare Oberlippe (l), welche die rinnenförmige, aus den Tastern der 2. Maxille (mx_2) bestehende Rüsselscheide (Schnabel) zum Teil verschließt. In dieser Rinne liegen vier Stechborsten, die Mandibeln md und ersten Maxillen mx_1 , deren Basalteile in das Innere der Kopfkapsel eingezogen sind.

Fig. 46.

ausgeübt werden könnte. Es scheint auch, daß die Nahrung meist aus weichen Stoffen, Detritus oder Säften besteht, also wenigstens bei den Proturen und vielleicht auch bei Collembolen saugend genossen wird. Die Proturen sind offenbar Räuber, die ihre Opfer mit Hilfe der stilettartigen Mandibeln und Laden der ersten Maxillen anstechen. Bei *Campodea* sind die Mandibeln und ersten Maxillen Kauwerkzeuge, letztere mit deutlichen Laden, aber sehr reduziertem Taster. Die zweiten Maxillen zeigen stark reduzierte Laden und Taster. Bei Collembolen sind meist auch noch alle drei Kieferpaare zu erkennen, die Taster jedoch dürften bereits ganz fehlen. Die Funktion dieser sehr reduzierten Gebilde soll teils kauend, teils stechend oder saugend sein.

Alle bisher besprochenen Formengruppen sind heterometabole Tiere, bei denen die Larven ebenso vollkommene oder (siehe Perlarien oder Ephemeriden) sogar vollkommenere Mundteile besitzen, wie die Imagines. Gleiches gilt für die große Gruppe der Rhynchoten oder Hemipteren, also der Schnabelkerfe, so benannt nach den zu einem Saugschnabel vereinigten Mundorganen, mit deren Hilfe tierische oder pflanzliche Säfte genossen, aber nie Honig aus den Nektarien der Blüten aufgenommen werden kann. Dieser Schnabel ist verschieden gelagert, bei Räubern am

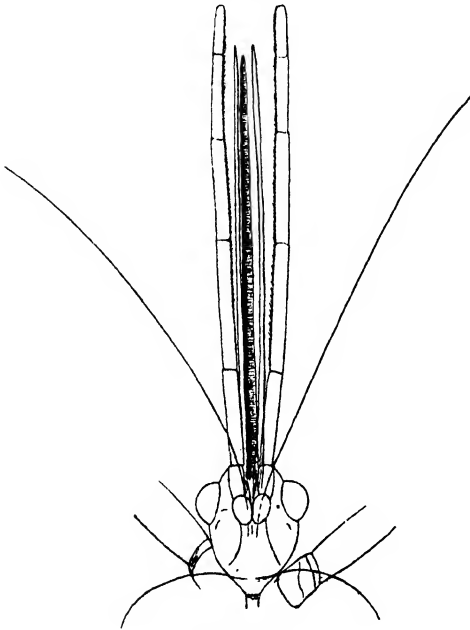


Fig. 47.

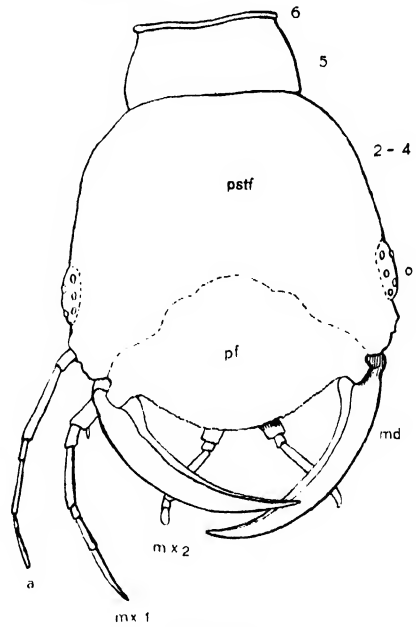


Fig. 48.

Fig. 47.

Eugereon Boeckingi Dohrn (Protohemiptera). Kopf mit den Mundteilen. Vergr. (Nach Handlirsch.) Man sieht einen unpaaren langen Anhang, der vermutlich der Oberlippe entspricht, an dessen Seiten ein Paar ungegliederter Stilette und distal davon ein Paar mehrgliedriger Anhänge, die proximal bewimpert sind. Außerhalb dieses Komplexes liegt noch ein Paar dünner borstenartiger Anhänge. Es ist kaum zweifelhaft, daß die gegliederten Anhänge den 2. Maxillen und deren Tastern entsprechen, die beiden ungegliederten den Mandibeln und Maxillen.

Fig. 48.

Kopf einer *Dytiscus*-Larve. Vergr. (Nach Berlese.) Ob die Ziffern die Segmente richtig bezeichnen, ist fraglich. *pf* „Praefrons“, *pstf* „Postfrons“, *o* Ocellen an Stelle der Facettaugen. Die Mandibeln als Saugzangen ausgebildet, mit Längsrinne. *a* Antenne, *mx*₁ erste, *mx*₂ zweite Maxille. Prognather Typus.

Vorderende des Kopfes, bei Pflanzenfressern mehr oder weniger geneigt oder sogar weit nach unten an die Brust gerückt, in seinem Baue aber immer sehr ähnlich (Fig. 46). Er besteht aus einem gegliederten, oben, infolge der nach unten eingeschlagenen Haltung aber scheinbar unten, der Länge nach geschlitzten Rohre, wie wir sehen werden, dem dritten Kieferpaare entsprechend. Der Schlitz ist, wenigstens in seinem breiteren basalen Teile fast immer von einem unpaaren Organ, der Oberlippe, bedeckt. In dem gegliederten Rohre finden wir zwei Paare von beweg-

lichen, oft enorm verlängerten Stechborsten, die mit ihren basalen Teilen in das Innere des Kopfes eingezogen sind und zusammen ein feines Saugrohr bilden. Es ist wohl nicht daran zu zweifeln, daß diese Stechborstenpaare den Mandibeln und ersten Maxillen entsprechen. Welchem Teile der Maxille sie angehören, ob der äußeren oder inneren Lade, ist mir unbekannt, ebenso vermag ich nicht sicher zu sagen, ob die Deutung der an den Seiten des Kopfes gefundenen Leisten oder Lappchen als Maxillartasterreste eine richtige ist. Über die Natur der gegliederten Schnabelscheide, welche sicher dem dritten Kieferpaare angehört, gibt uns der

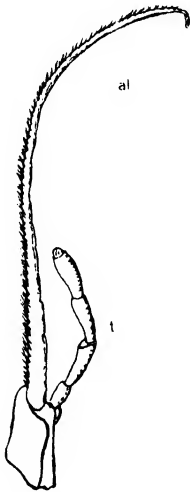


Fig. 49.

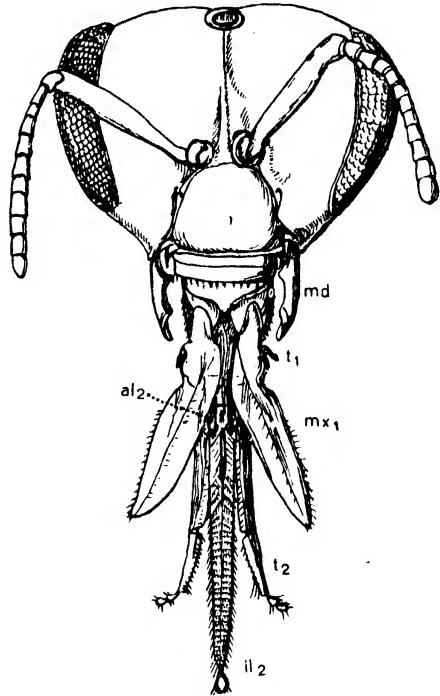


Fig. 50.

Fig. 49.

1. Maxille von *Nemognatha lutea* Lec. (Coleoptera, Meloïdae). Vergr. (Aus Berlese.) Der Taster *t* ist normal ausgebildet, die Außenladi sind stark verlängert und bilden wie bei den Lepidopteren einen Saugrüssel.

Fig. 50.

Kopf einer Honigbiene. Von vorne. Schematisch. Vergr. Man sieht die Augen, Ocellen und Fühler, darunter den Clipeus, dann die Oberlippe, an deren Seiten die Mandibeln *md* stehen. Dann folgt der Rüssel, an dem die ersten verlängerten Maxillen (*mx*₁), deren Taster sehr kurz ist (*t*), und die 2. Maxillen beteiligt sind. Diese zeigen verlängerte Taster (*t*₂) und die zum Saugrohr vereinigten beiden Innenladi (*il*₂), an deren Basis noch die reduzierten Außenladi als „Paraglossen“ erhalten sind (*al*₂).

famose palaeozoische *Eugereon* einigen Aufschluß, denn bei diesem Fossil finden wir an Stelle der unten geschlossenen gegliederten Röhre zwei getrennte, lange, gegliederte Gebilde, die ich nur als die Taster der Unterlippe deuten kann (Fig. 47). Durch den Schwund der Ladi können die Taster leicht in der Mittellinie aneinander geraten und verwachsen. Leon hat zwar versucht, an den Seiten dieser Schnabelscheide liegende Unebenheiten als Lippentaster zu deuten; ich bin aber überzeugt, daß er unrecht hat. Die Zahl der Glieder des Rüssels ist

wohl etwas verschieden, doch bleibt der Typus im allgemeinen bei allen Hemipteren gleich. Stärkere Verkürzung des ganzen Komplexes finden wir bei den Wasserwanzen der Gattung *Corixa*, vollkommene Atrophie bei den Männchen der Cocciden und einzelnen Stufen anderer Pflanzenläuse.

Bei den verschiedenen Holometabolen finden wir meistens einen viel bedeutenderen Unterschied zwischen den Mundteilen der Larven und Imagines. Er wird naturgemäß um so größer, je weiter die Holometabolie vorgeschritten ist, und beruht einerseits auf der stärkeren Reduktion bzw. Modifikation der larvalen, anderseits auf besonderen Spezialisierungen der imaginalen Mundorgane. In der Mehrzahl der Fälle sind bei den Jugendstadien sogenannter „saugender“ Insekten die Mundteile noch typisch „kauend“, wenn auch oft mehr oder minder unvollkommen ausgebildet. Es herrscht eine gewisse Korrelation zwischen den larvalen Mundteilen, den Fühlern und den Gliedmaßen des Thorax.

So finden wir bei den Coleopteren, bei deren Larven vorwiegend noch Beine und Fühler vorhanden sind, auch noch meistens gut kenntlich alle charakteristischen Teile der drei Kieferpaare, oft sogar sehr mächtige Mandibeln. Bei den Dytisciden (Fig. 48) ist eine sehr merkwürdige Ausbildung der Mandibeln zustande gekommen, die sogenannten Saugzangen, denn jede Mandibel enthält einen Kanal, der nahe der Spitze sich öffnet und die aus den Beutetieren gesogenen Säfte bis zum Munde führt. Die Imagines der Käfer sind fast alle, wie erwähnt, im Besitze typischer „orthopteroider“ Mundteile, die nur in den Details modifiziert sind. Es ist mir ein einziger Fall bekannt, wo es zu einer weitergehenden Umwandlung in der Richtung zu einem saugenden Typus gekommen ist: Die Meloidengattung *Nemognatha* hat die Außenlader der ersten Maxillen in ähnlicher Weise verlängert wie bei einem Lepidopterenrüssel (Fig. 49).

Vollkommen reduziert (bis auf einige unscheinbare Rudimente der Mandibeln der ♂) sind die Mundorgane bei den Strepsipteren und deren Larven.

Bei den Hymenopteren finden wir in der tiefststehenden Gruppe, bei den Symphyten, noch recht ähnliche Verhältnisse wie bei den Coleopteren: Die meist beintragenden Larven haben teilweise wohl verkleinerte, aber immer mit sehr kräftigen Mandibeln versehene Mundteile und können daher feste Pflanzenstoffe zerkauen; die Imagines haben vollkommen normal ausgebildete orthopteroiden Mundorgane mit Tastern und Kauladen.

Bei den Apocriten haben die Terebrantien, also die Vertreter der großen Gruppe der Ichneumonoiden, als Larven meist sehr reduzierte Mundorgane und keine Beine, was ihrer parasitischen Lebensweise adäquat erscheint. Die Imagines unterscheiden sich meist noch nicht wesentlich von den Symphyten. Ähnlich sind auch noch alle Larven der Aculeaten, die daher vorwiegend mit flüssigen oder breiartigen Stoffen gefüttert werden müssen. Bei den Imagines dieser Gruppe finden wir nun in mehreren Reihen eine eigenartige Modifikation der Mundteile in der Richtung zum saugenden Typus. Am deutlichsten ist diese Stufenreihe in der Familie der Apiden oder Bienen ausgebildet, deren Larven ja durchweg mit Honig und Pollen gefüttert werden. Wenn wir die Mundteile tiefstehender Bienen betrachten, so sehen wir kaum einen wesentlichen Unterschied von jenen der Terebrantien und Sym-

phyten, bzw. der Käfer. Es ist höchstens jener Teil, den wir als Zunge bezeichnen und der den beiden gegenüberliegenden Innenladen der zweiten Maxillen entspricht, etwas vergrößert und von dem Kinn abgerückt, so daß, von der Seite gesehen, ein mehr oder weniger deutliches Knie erscheint. Dieser Prozeß schreitet immer weiter fort und führt zu dem hochspezialisierten Typus, den

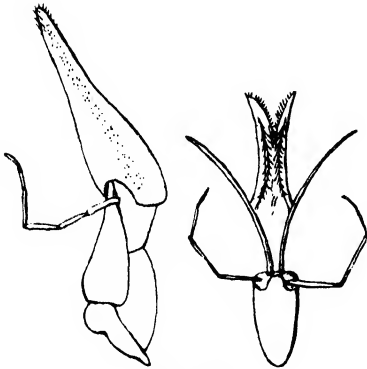


Fig. 51.

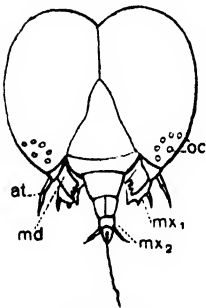


Fig. 53.

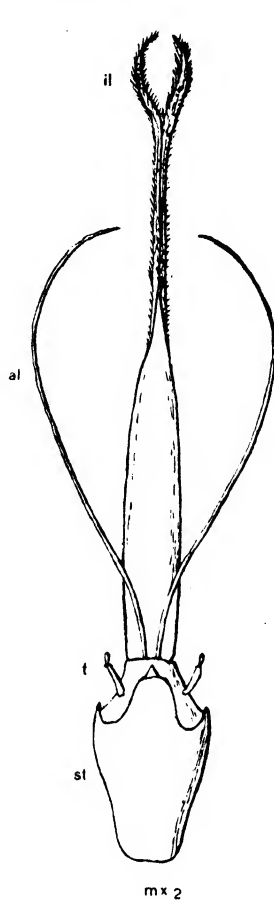


Fig. 51.

Mundteile von *Bembidula discisa* Burm. (Hymenoptera). mx_1 1., mx_2 2. Maxillen. Vergr. (Nach Handlirsch.)

Fig. 52.

Mundteile von *Bembex tarsata* Latr. (Hymenoptera). Vergr. (Nach Handlirsch.) mx_1 , Erste Maxille, c Cardo, st Stipes, t Taster, il die stark verlängerten Laden, mx_2 2. Maxillen oder Unterlippe, st Stipites = Mentum, t Taster, il Innenladen, al Außenladen.

Fig. 53.

Kopf einer Lepidopterenraupe. Vergr. (Aus Rebel.) oc Ocellen an Stelle der Facett-
augen, md Mandibel, mx_1 erste Maxillen, mx_2 zweite Maxillen mit kurzem Taster,
zum Ausführungsgange der Spinndrüsen umgewandelt.

wir bei „höheren“ Bienen, z. B. bei der Honigbiene (Fig. 50), als vollendetes Beispiel eines Honigsammelapparates bewundern. Hier sind die inneren Kauladen des dritten Kieferpaares zu einem langen biegsamen

und mit allerlei Tastorganen versehenen schlauchartigen Schöpfkrüssel verwachsen, an dessen Seiten die Außenladen als „Paraglossen“ oder „Nebenzungen“ erhalten und gleichfalls in die Länge gewachsen sind. Auch die ersten Maxillen haben den Streckungsprozeß mitgemacht.

Bei all diesen Modifikationen sind aber die Mandibeln verschont geblieben, und die Bienen können sie daher bei ihrer Bautätigkeit gut benutzen, so wie die Ameisen und Wespen, die ja auch vielfach Honig oder andere süße Flüssigkeiten sammeln. Eine dem Bienenrüssel schon recht ähnliche Ausbildung der Mundteile finden wir unter den Grabwespen bei den Bembecinen, die aber keinen Honig sammeln, sondern ihre Brut mit Insekten füttern (Fig. 51, 52). Man kann also die Honigfütterung nicht ohne weiteres als Ursache der Umänderung kauender Mundteile in saugende betrachten.

Ganz andere Modifikationen der Mundorgane finden wir in jenem großen Verwandtschaftskreise, der von panorpatenähnlichen, ursprünglich kauenden Typen ausgeht, die jedenfalls schon holometabol waren und raupenähnliche polypode Larven mit ziemlich vollkommenen Kiefern und Tastern besaßen. Schon bei den heute noch lebenden Panorpaten sind die Mundorgane meist etwas modifiziert, da die ziemlich kleinen Mandibeln an das Ende einer rüsselartigen Verlängerung des Kopfes verlegt sind. Doch gibt es noch primitive Formen mit kurzem Kopfe. Von solchen sind jedenfalls die Trichopteren abzuleiten, bei welchen die Mandibeln höchstens bis in das Puppenstadium funktionsfähig sind, nach der letzten Häutung aber nur mehr als stumpfe Wärzchen ganz rudimentär erhalten bleiben. Man nennt diese Mundteile, bei denen die Zunge relativ gut ausgebildet ist, „leckende“, denn sie dienen anscheinend nur zur Aufnahme von offen liegenden Flüssigkeiten. Die Taster sind bei den Imagines sehr gut entwickelt und zeigen oft sogar eine vermehrte Gliederzahl.

In einer gänzlich verschiedenen Richtung bewegte sich die Umwandlung in der Reihe der Schmetterlinge oder Lepidopteren, welche als Larven noch typische kauende Mundteile besitzen (Fig. 53). Von den Urformen sind hier nur mehr ganz vereinzelt erhalten, und wir finden bei ihnen (Micropterygiden) noch im Imaginalstadium Mandibeln, die eine gewisse Funktionsfähigkeit besitzen (Pollenfresser!). Bei solchen Formen sind auch noch beide Maxillenpaare mit typischen, meist kurzen Kauladen und normalen Tastern versehen. Es finden sich aber auch Formen, wie *Micropteryx* (Fig. 54), bei denen beide Kauladen der ersten Maxillen eigenartig verändert sind, anscheinend ihrer ursprünglichen Funktion nicht mehr fähig. Bei den gleichfalls noch tiefstehenden Yucca-Motten (*Pronuba*) (Fig. 55) ist die Entwicklung dieser zwei Maxillarfortsätze so weit gediehen, daß man bereits den Anfang des charakteristischen Rollrüssels der höheren Lepidopteren zu sehen vermeint. Er funktioniert aber noch nicht als solcher, denn erst wenn die beiden Innenladen atrophieren, können sich die Außenladen der gegenüberliegenden ersten Maxillen aneinanderlegen, und der so ausgezeichnet funktionierende Honigsaugapparat kann zustande kommen, der oft eine ganz erstaunliche Länge erreicht und dann selbst aus den langröhrigsten Blüten den Honig auszuschöpfen vermag (Fig. 56). Bei tiefstehenden Formen, wie Hepialiden, ist der Rüssel noch sehr kurz und zwar, wie wir aus seiner gestreckten, kurzen Trachee schließen können, ursprünglich kurz im Gegensatze zu den vielen Formen, bei welchen der Rüssel sekundär verkürzt oder fast verschwun-

den ist und bei denen wir eine lange, mehr oder minder zusammengeschobene Trachee finden. Die Taster der ersten Maxillen sind ursprünglich sehr gut entwickelt, atrophieren aber in mehreren Reihen mehr oder minder stark. Wo sich ein Rüssel ausgebildet, werden die zweiten Maxillen funktionslos und beginnen zu verkümmern, aber ihre Taster bleiben fast immer gut erhalten.

Wieder ganz andere Verhältnisse finden wir in der formenreichen Ordnung der Dipteren oder Zweiflügler, deren Larven es im Vergleiche

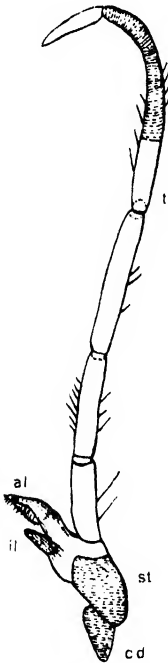


Fig. 54.



Fig. 55.

1. Maxille von *Micropteryx aruncella* Scop. (Lepidoptera, Micropterygidae). Vergr. (Nach Tillyard.) *t* Taster mit 5 Gliedern, *al* Außenlade, *il* Innenlade. *cd* Cardo und *st* Stipes sind quer schraffiert.

Fig. 55.

Maxille von *Tegeticula (Pronuba) yuccasella* Ril. (Yuccamotte). Links ♂ mit Taster und einer langen Lade, rechts ♀ mit Taster (*t*), einer langen Innenlade (*il*) und einer ähnlich einer Rollrüsselhälfte gekrümmten, beborsteten Außenlade (*al*). Vergr. (Aus Berlese.)

zu jenen der Panorpaten, Trichopteren und Lepidopteren in bezug auf Reduktion viel weiter gebracht haben. Tieferstehende Typen besitzen zwar noch die charakteristischen Teile beißender Mundteile, aber bei den höher entwickelten Maden, namentlich der Musciden (Fig. 57), sind an Stelle der opponierten, zangenartigen Kiefer ein Paar von sogenannten Mundhaken getreten, die sich parallel vertikal bewegen und an einem eigenartigen chitinösen Schlundgerüste hängen. Sie wurden von vielen Autoren als Mandibeln gedeutet, werden aber jetzt nach Meijeres Arbeit auf eine Maxillarlade bezogen, allerdings mit Fragezeichen. Andere meinen, es seien Neubildungen.

Bei den Imagines der Zweiflügler finden wir nie mehr opponierte zangenartig wirkende Mandibeln, sondern an ihrer Stelle mehr oder minder lange und dünne Stilette oder Stechborsten (Fig. 58). Auch je eine Lade der ersten Maxillen ist sehr oft zu einer Stechborste umgewandelt, so daß wir zwei Paare von Stechorganen unterscheiden können, zu denen sich dann noch ein oder zwei unpaare Stechwerkzeuge gesellen können, von denen das vor bzw. über der Mundöffnung gelegene als Oberlippe oder auch als Epipharynx angesprochen wird, während das unter bzw. hinter der Mundöffnung liegende dem Hypopharynx entspricht, der sich oben an die verschmolzenen zweiten Maxillen anlegt, deren Taster meist stark modifiziert sind und die sogenannten „Labellen“

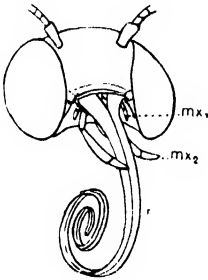


Fig. 56.

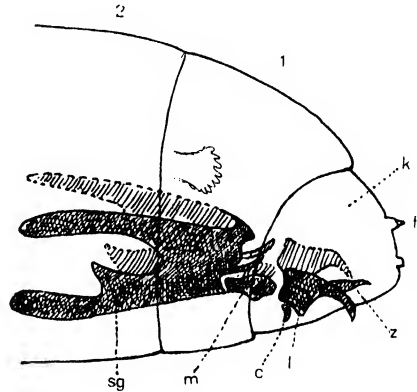


Fig. 57.

Fig. 56.

Rüssel eines Schnetterlings. Vergr. (Aus Handlirsch.) Der Rüssel (*r*) besteht aus den aneinander gelegten Außenladien der ersten Maxillen. Die Innenladien sind als Rudimente zwischen den Außenladien noch sichtbar. Die Mandibeln sind zu unscheinbaren Würzchen reduziert, die Taster (*mx*₁) sehr klein. Von den zweiten Maxillen sind meist nur die Taster (*mx*₂) gut ausgebildet.

Fig. 57.

Vorderende einer Larve von *Calliphora* (Diptera). Vergr. (Schematisch nach Meijere.) *K* Kopf, *f* Fühler, *t* Taster, *I. 2.* Erstes und zweites Thoraxsegment, *sg* Schlundgerüst, *m* ? Mentum, *c* ? Cardo, *l* Lade der Maxillen, *z* unpaarer Mundstachel.

Bilden, welche bei den höheren Zweiflüglern, die einen sogenannten „Schöpfkrüssel“ besitzen, eine große Rolle spielt (Fig. 59). Es ist jenes Gebilde, mit dessen Hilfe z. B. die Stubenfliege alles für sie Genießbare betupft. Im Gegensatz zu diesen metamorphosierten Tastern der zweiten Maxillen sind jene der ersten bei ursprünglicheren Typen noch als echte Taster erhalten. Im einzelnen herrscht bei den Dipteren recht große Mannigfaltigkeit, aber man kann noch unter den Pilzmücken, Bibioniden, Tipuliden u. dgl. recht ursprüngliche Bildungen antreffen, aus denen sich dann auch ohne wesentliche Schwierigkeit jener etwas aberrante Typus saugender Mundorgane ableiten läßt, der sich bei den Flöhen oder Suctorien (Siphonapteren) findet (Fig. 60).

Der Stechapparat dieser Tierchen besteht nur aus einem unpaaren Stilet, das von den einen Forschern als Oberlippe, von den anderen als Epipharynx angesprochen wird, wohl irrtümlich manchmal auch als Hypopharynx, und aus einem Paare von Stechborsten, in welchen wir wohl eher die Mandibeln als die Innenladien der ersten Maxillen suchen

dürfen, denn diese Maxillen sind sonst ziemlich normal ausgebildet, tragen einen Taster und liegen mehr seitlich. Nach unten ist der Flohrüssel durch die Unterlippe (= zweiten Maxillen) abgeschlossen, deren Taster wohl durch sekundäre Ringelung vielgliedrig erscheinen und parallel zu einander liegen.

Die Flohlarven haben ähnliche Mundteile wie ursprüngliche Dipterenlarven.

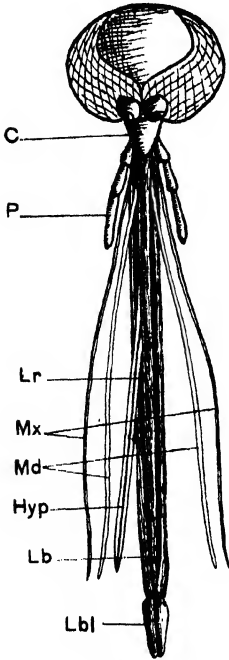


Fig. 58.

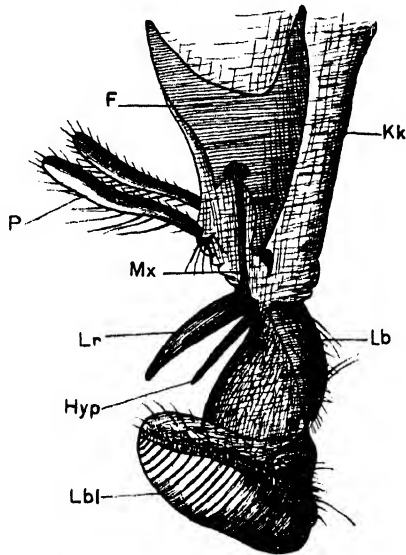


Fig. 59.

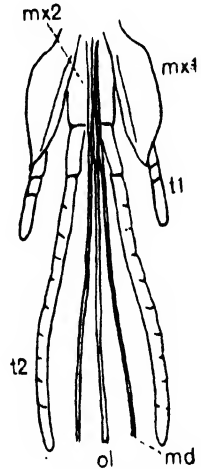


Fig. 60.

Mundteile der Stechmücke *Culex*. Vergr. (Nach Grünberg.) *C* Clypeus, *Lr* Oberlippe, *Hyp* Hypopharynx, *Md* Mandibeln, *Mx* erste Maxille, *P* deren Taster, *Lb* Unterlippe = zweite Maxillen mit den sogenannten Labellen (*Lbl*) = Tastern.

Fig. 59.

Rüssel der Stubenfliege. Vergr. (Nach Grünberg.) *Kk* Kopfkegel, *F* „Fulcrum“, *P* Taster der ersten Maxille, *Mx* erste Maxille, *Lr* Oberlippe, *Hyp* Hypopharynx, *Lb* Unterlippe = zweite Maxille, *Lbl* Labellen = Taster.

Fig. 60.

Mundteile von *Vermipsylla* (Suctoria, Flöhe). Vergr. (Nach Wagner.) *Ol* Oberlippe, *mx*₁ erste Maxille mit Taster *t*₁, Mandibeln *md*, als Stechborsten ausgebildet, *mx*₂ Unterlippe mit Taster *t*₂.

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die oben geschilderte Mannigfaltigkeit der Mundorgane auch einen Einfluß auf die Gesamtform und Lage des Kopfes ausübt. Nach meiner Ansicht waren bei den Urformen die Mundgliedmaßen noch ebenso ventral gelegen und abwärts gerichtet, wie die Gliedmaßen des Rumpfes. Dieser Zustand ist, wenigstens zum Teile, noch heute bei vielen Formen erhalten, deren Köpfe wir als orthognath bezeichnen. Als Beispiel mag der abgebildete Kopf der Grille dienen (Fig. 9), an dem wir auch die mächtige Wölbung des oberen Kopftheiles sehen, die sich bei vielen

Insekten findet, welche sehr kräftige Kauwerkzeuge und entsprechend reiche Muskulatur besitzen. Ähnlich wie die Grillen verhalten sich sehr viele Orthopteren, namentlich die Laub- und Feldheuschrecken, viele Käfer, Hautflügler, Panorpaten (Fig. 61), Netzflügler usw. Einen anderen, sehr häufigen Kopftypus, der allerdings durch zahllose Übergangsformen mit dem orthognathen verbunden ist, bildet der prognathe. Wir finden ihn einzeln in Gruppen mit sonst orthognathen Köpfen und vorherrschend oder ausschließlich in manchen größeren Verwandtschaftsreihen. Unter den Orthopteren gibt es z. B. in der Locustidenreihe manche prognathe Form, wie *Zaprochilus*, *Phasmodes* u. a., ebenso unter den Grillen (*Oecanthus*). Phasmodeen und Dermapteren sowie Perlarien, Raphidien und viele Käfer sind ausgesprochen

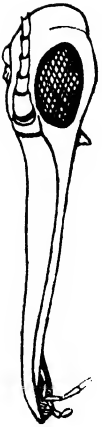


Fig. 61.

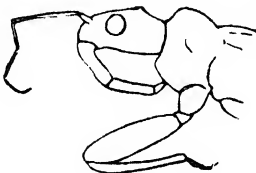


Fig. 62.

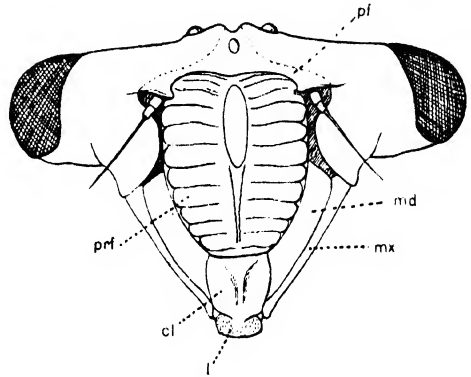


Fig. 63.

Fig. 61.

Panorpa sp.. Der orthognathe Kopf ist schnabelartig verlängert und trägt am Ende die kleinen Mandibeln. Schematisch. Vergr. (Nach Berlese.)

Fig. 62.

Cicada (Reduviidae). Der prognathe Kopf trägt am Ende den nach hinten und unten gebogenen Saugschnabel. Vergr. (Aus Handlirsch.)

Fig. 63.

Cicada plebeja Scop. Der hypognathe Kopf von vorn gesehen. Vergr. (Nach Berlese.) *prf* Praefrons, *pf* Postfrons, *cl* Clipeus, *l* Oberlippe, *md* das Basalstück der Mandibeln, dem vierten Segmente zugehörig, *mx* das Basalstück der ersten Maxillen (5. Segment).

prognath. Bei den Hemipteren (Fig. 62) dürfte geradezu der am Vorderende des Kopfes befestigte Saugrüssel ein ursprünglicher Zustand sein, bei Dipteren dagegen sind die ausgesprochen prognathen Formen sicher abgeleitete (z. B. Hippobosciden usw.). Hypognathe Köpfe finden wir gleichfalls in manchen Gruppen, und oft sind die Mundorgane ganz nach hinten orientiert, ja sogar bis an die Grenze des Thorax, in die Nähe der Vorderbeine herabgerückt. Wir finden das z. B. bei den Physopoden (Thysanopteren) (Fig. 43), aber besonders bei den Homopteren, die man deshalb als „Sternorhyncha“ oder „Gulaerostria“ bezeichnet hat (Fig. 63). Der prognathe Habitus wird übrigens so wie der hypognathe oft nur vorgetäuscht, wenn die Tiere ihren an sich ganz orthognathen Kopf stark emporzuheben oder zu senken

trachten, denn der Kopf hat ja meistens infolge der ausgedehnten weichen Bindehaut, die ihn vom Rumpfe trennt, eine sehr große Beweglichkeit. So wird z. B. der an sich orthognath gebaute Kopf der Blattarien so stark nach unten geneigt, daß er den Eindruck der Hypognathie macht.

Die Verbindung des Kopfes mit dem Thorax ist überhaupt recht mannigfaltig, und wir finden alle Übergänge zwischen dem ursprünglichen mit mehr oder minder breiter Basis ansitzenden, relativ wenig beweglichen Kopf, der hauptsächlich in dorsoventraler Richtung beweglich war, und dem an einem dünnen Halse hängenden, allseits beweglichen und sogar stark drehbaren. Der erstere Typus findet sich deutlich erhalten bei Ephemeriden, Perlarien, Orthopteren, Megalopteren, Homopteren und anderen, der letztere besonders bei den höheren Dipteren (z. B. Bombyliiden, Syrphiden, Musciden), aber auch bei Hymenopteren und selbst bei Odonaten und Mantodeen.

Es ist mir nicht gelungen, irgendwelche halbwegs konstante Beziehungen zwischen Orthognathie, Pro- oder Hypognathie oder zwischen geringer oder großer Beweglichkeit und der Ernährungsweise festzustellen, denn es gibt sowohl unter den Räubern als unter den Phytophagen alle diese Typen und deren Zwischenformen.

Es ist bisher noch nicht gelungen, eine vollkommen rationelle Terminologie der einzelnen Teile der Kopfkapsel zu ermitteln, da ja die ursprünglichen Segmente nur in Ausnahmefällen und nur teilweise zu erkennen sind (siehe Fig. 9). Darum müssen wir uns vorläufig mit einer nur topographischen Ausdrucksweise begnügen. So bezeichnen wir die bei einem orthognathen mit Facettaugen und Fühlern versehenen Kopfe nach vorne gerichtete Seite als Stirn, obwohl wir wissen, daß diese Stirn zum Teile dem ersten, zum Teile dem zweiten Metamer angehört, welches unter den Augen nach vorne umbiegt und beiderseits lappenartig in das erste eingreift. Unterhalb dieses die Fühler tragenden Lappens findet sich ein fast immer deutlich abgegrenzter und oft sogar etwas beweglicher Teil der Stirn, den wir als Clipeus oder Kopfschild ansprechen. An ihm schließt sich die schon erwähnte unpaare Oberlippe, die, so wie der Clipeus, manchmal durch Einschnürung eine Gliederung in Anteclipeus und Postclipeus, bzw. Antelabrum und Postlabrum vortäuscht. Der sich oben an die Stirn schließende Kopfteil wird Scheitel oder Vertex genannt. Von ihm ziehen hinter den Augen die Schläfen oder Tempora nach unten und gehen ohne Grenze in die sog. Wangen über, in die Genae, die in der Regel zwischen den Augen und Oberkiefern ausgebildet sind. Der nach hinten gekehrte Teil eines solchen Kopfes, das Hinterhaupt oder Occiput, läßt noch manchmal die Grenze des sechsten Kopfmetameres erkennen, welches durch einen mehr oder minder weiten Bindehautschlauch, in dem sich oft kleine Sklerite ausbilden, durch den sogenannten Hals mit dem Thorax in Verbindung steht. Nach unten schließt sich an dieses meist sehr kurze letzte Segment des Kopfes, welches, wie die anderen oben erwähnten Teile, offenbar nur dem dorsalen Teile oder Tergiten der betreffenden Ringe entspricht, eine verschieden große Platte, die Kehle oder Gula, an die sich unmittelbar die Unterlippe mit ihrem Cardoteil oder Submentum anheftet. Vermutlich bildet diese Kehlplatte den chitinisierten Sternalteil des sechsten Kopfsegmentes. Sollten den vorhergehenden Segmenten auch Sternalteile zukommen, so müßten wir sie unterhalb bzw. zwischen

den Insertionsstellen der Mundgliedmaßen, also in der weichen Haut suchen, welche die Mundhöhle oben auskleidet. Bei sehr vielen Insekten finden wir im Dache dieser Mundhöhle ein eigentümliches chitinisirtes Spangensystem, welches mit dem Namen Tentorium belegt wurde (Fig. 9, 4). Vielleicht steht dieses Gebilde oder ein Teil desselben in irgend einer Beziehung zu den Sterniten, vielleicht ist es rein endoskelettaler Natur. Jedenfalls bedarf es noch eingehender Untersuchungen an primitiven tiefstehenden Typen und Larven, um die Kopfmorphologie zu einem befriedigenden Abschlusse zu bringen, denn die in Berleses Handbuch enthaltenen Deutungen erscheinen mir noch vielfach unbefriedigend. Wie man aus der beigegebenen Abbildung des *Machilis*-Kopfes (Fig. 26) sieht, scheinen bei dieser Form hinter dem Auge noch drei Segmente angedeutet zu sein, von denen das letzte offenbar dem Unterlippensegmente, also dem sechsten Metamer entspricht, das vorhergehende jedenfalls den ersten Maxillen, möglicherweise aber zugleich den Mandibeln. Eventuell kann auch der unmittelbar an die Augen herangerückte schmale Ring den Mandibeln entsprechen, eventuell den Antennen oder beiden Gliedmaßen. Zur Entscheidung solcher Fragen ist, wie erwähnt, die Untersuchung größerer Serien notwendig.

Je höher spezialisiert oder reduziert die Köpfe sind, desto schwieriger wird ihre Analyse. Und vor Gebilden wie etwa dem Kopfe einer Fliegenmade (Fig. 10) u. dgl. stehen wir völlig ratlos da.

Wenn wir die verschiedenen Bezeichnungen und Begrenzungen der Kopftheile etwa in Berleses Handbuch betrachten, müssen wir den Eindruck gewinnen, als ob es sich hier um durchweg klare Verhältnisse handeln würde. Dem ist aber nicht so, sondern bei näherer Betrachtung ergeben sich zahllose Widersprüche und Unstimmigkeiten, denn es wird so manche Leiste oder Kante oder Furche als Grenze bezeichnet, obwohl sie nur der Skulptur angehört. Man findet auch in der Literatur noch allerlei Termini, die hier noch nicht erwähnt wurden, weil ihr morphologischer Wert noch nicht erwiesen ist, z. B. eine Präfrons zwischen Stirn und Clipeus, oder ein Stirnschildchen an ähnlicher Stelle, u. dgl. m.

Der Rumpf und seine Organe.

Die Sonderung des Rumpfes in Thorax und Abdomen ist stammesgeschichtlich jünger als die Verschmelzung der sechs Metameren zum Kopfkomplexe. Sie ist daher bei älteren primitiveren Formen und bei vielen Larven noch keine so vollkommene, und die einzelnen Segmente, welche die beiden Rumpfabschnitte aufbauen, sind normalerweise noch deutlich geschieden (Fig. 64). Nur selten, und dann bei hochspezialisierten Typen, sind die Grenzen der einzelnen Metamere ganz verwischt. Daß eine weitgehende Verschiedenheit zwischen den Segmenten des Thorax und des Abdomen zuwege kam, hängt wohl sicher mit dem Umstande zusammen, daß die Thorakalregion normalerweise die Fortbewegungsorgane, also die drei Beinpaare und die Flügel trägt, deren Bewegung durch reich entwickelte Muskulatur bewirkt wird. Wenn die Flügel rückgebildet werden, und in noch höherem Grade, wenn auch die Beine schwinden, dann erfolgt meistens wieder eine Rückkehr zu einem Zustande, in dem Thorax und Abdomen sich nicht durch die Verschiedenheit ihrer Segmente unterscheiden. Ich erinnere an die vielen Larven holometaboler Insekten, insbesondere an die sogenannten Maden. Ich verweise auch auf Formen, bei denen im Imagostadium alle Grenzen

verwischt sind, wie z. B. das parasitische Dipterenweibchen *Ascodipteron* (Fig. 65), Coccidenweibchen wie *Lecanium* (Fig. 66) und dergleichen mehr. Wir müssen also bei der Beurteilung der Segmentierungsverhältnisse immer sorgsam unterscheiden zwischen ursprünglich einfach und vereinfacht.

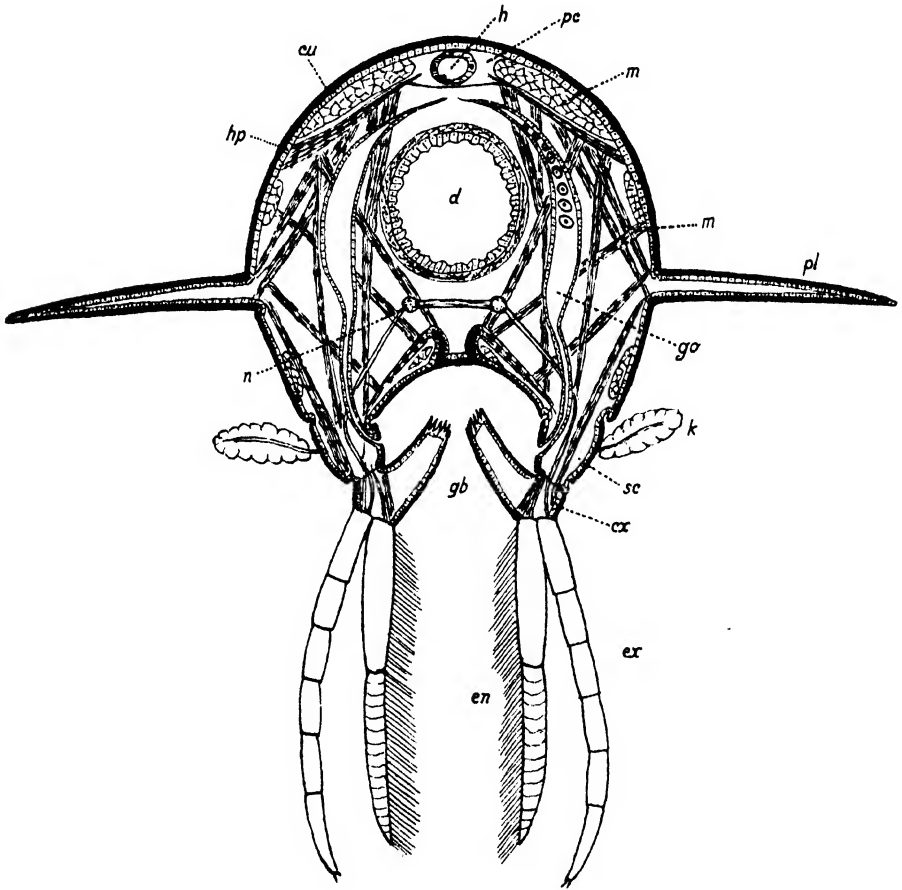


Fig. 64.

Schema eines Querschnitts durch das beintragende Rumpsegment eines ursprünglichen Arthropoden (Trilobiten). Nach Handlirsch. *cu* Chitincuticula, *hp* Hypodermis, *pl* „Pleuren“ = Flügel, *m* Muskeln (teils im Längs-, teils im Querschnitte), *n* Längsstämme des Nervensystems, durch eine Querkommissur verbunden und Nerven in die Gliedmaßen entsendend, *h* Herz oder Rückengefäß, im *pc* Pericardialraum; *d* Darm, *go* Gonade. An den zweiästigen Gliedmaßen: *sc* Subcoxa, *cx* Coxa, *gb* Gnathopodbase, *ex* Exopodit, *en* Endopodit, *K* Kieme.

Bei den Ur-Insekten bestand der Thoraxkomplex aus drei noch nicht ganz fest zusammengewachsenen, annähernd gleich großen und ähnlich gebauten Segmenten, von denen jedes ein Beinpaar trug. Nur das erste Segment war etwas kleiner, denn es besaß ziemlich kleine flügelartige Seitenlappen, während das zweite und dritte Segment mit größeren gleichartigen und gleich großen Flügelpaaren versehen waren. Einen solchen ursprünglichen Zustand finden wir heute bei keinen Insekten mehr. Am nächsten kommen ihm unter den

Pterygoten vielleicht noch die Perlarien (Fig. 5, 6) und Embiden, bei welchen wenigstens das zweite und dritte Thorakalsegment, also der sog. Meso- und Metathorax, einander noch sehr ähnlich sind, während das erste Segment, der Prothorax, der keine Flügel mehr trägt, bereits stärker verschieden erscheint. Bei diesen Formen sind auch noch alle drei Segmente durch weiche Haut von einander geschieden und einigermaßen gegeneinander beweglich. Das finden wir nur bei wenigen anderen geflügelten Typen, denn es verkitten sich zunächst Meso- und Meta-

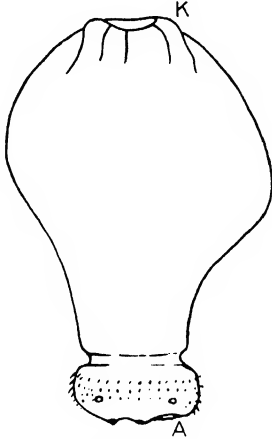


Fig. 65.



Fig. 66.

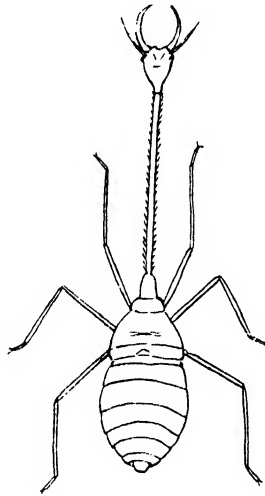


Fig. 67.

Fig. 65.

Ascodipteron phyllorhinae Adens. (Streblidae) ♀. (Nach Adensamer.) A Analgegend, K Kopfgegend. Eine äußerst reduzierte Form, bei der die Segmentierung und die Komplexe nicht mehr zu unterscheiden sind.

Fig. 66.

Lecanium nigrum Green (Coccidae), $\times 8$. Schematisch. (Nach Green). Ein erwachsenes ♀, bei dem bereits jede Spur einer Segmentierung und die Gliedmaßen verschwunden sind.

Fig. 67.

Larve einer Nemopteride (Neuroptera) mit auffallend verlängertem Prothorax. Vergr. (Nach Handlirsch.)

thorax (z. B. Coleoptera, Blattarien, Orthopteren u. a.); weiterhin kommt es dann auch oft zu einer Anwachsung des Prothorax (Diptera, zum Teil Hymenoptera und meist auch Lepidoptera). Endlich wächst auch noch ein Segment des Abdomens als sogenanntes Mittelsegment an den Thoraxkomplex an (siehe Hymenoptera), so daß ein immer starrer System an die Stelle des beweglichen tritt. Unter den heute lebenden Insekten gibt es ziemlich viele, bei denen der Prothorax vergrößert ist, sei er nun stark verlängert oder scheibenartig bzw. schild- oder sattelförmig ausgebildet. Wenn eine solche Veränderung mit einer Vergrößerung des ersten Beinpaars oder einer besonderen Ausbildung des Kopfes zusammenfällt, so pflegt man gleich an eine kausale Beziehung

dieser Erscheinungen zu denken, wie z. B. bei den räuberischen Mantiden, welche oft einen recht mächtigen Prothorax besitzen. Es haben aber auch die verwandten Blattarien, die nicht räuberisch sind und keine vergrößerten Vorderbeine besitzen, ein oft sogar sehr stark vergrößertes erstes Thorakalsegment. Siehe auch viele carbonische Protorthopteren wie *Spaniodera* u. a., oder die rezenten Raphidien. Auch auf die merkwürdigen Larven des Neuropterons *Nemoptera* möchte ich aufmerksam machen (Fig. 67). Anderseits finden sich auch viele Tiere mit sehr stark ausgebildeten Vorderextremitäten und trotzdem recht bescheidenem Prothorax. Man vergleiche die carbonischen *Cnemidolestes*-Arten und manche Phasmiden. Bei den Coleopteren ist ein großer verbreiteter und mit Seitenkanten versehener Prothorax offenbar ein ursprünglicher Charakter und von blattidenähnlichen Vorfahren

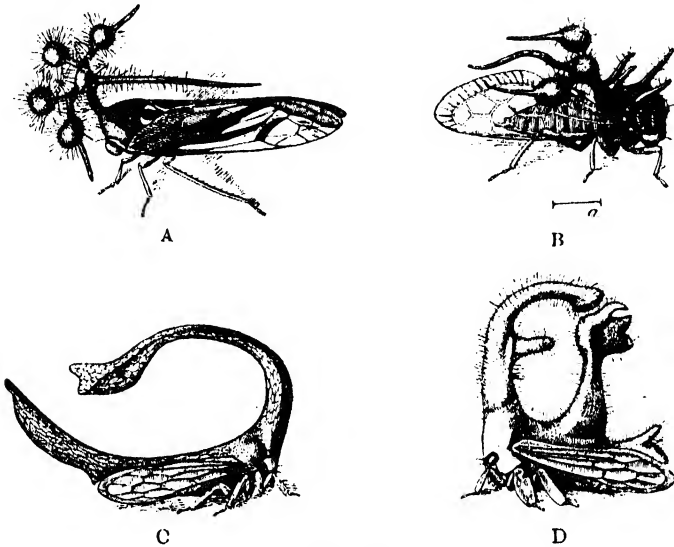


Fig. 68.

Verschiedene Membraciden (Homoptera) mit abenteuerlich gestaltetem Prothorax. Vergr. (Nach Millot). A *Bocydium*, B *Cyphonia*, C D *Sphongophorus* 2 spec.

übernommen, während in vielen Reihen selbständig eine Verkleinerung oder Abrundung eintritt. Bei den Hemipteren dagegen ist eine sehr starke Vergrößerung des Prothorax ein Zeichen höherer Spezialisierung, und bei einer Gruppe der Homopteren, bei den Membraciden (Fig. 68), finden wir geradezu hypertelische oder phantastische Wucherungen dieses Körperteiles, die oft das ganze Tier verhüllen.

Im Gegensatz zu diesen Vergrößerungen stehen allerlei Fälle von weitgehender Reduktion, von denen ich beispielsweise nur die Männchen der Strepsipteren und die Collembolen anführen will.

Viel deutlicher treten gewisse Korrelationen zwischen den beiden anderen Thoraxsegmenten und den Flügeln hervor, denn der Zug zur Heteronomie läuft in beiden Organen ziemlich parallel weiter. Wo die beiden Flügelpaare einander noch sehr ähnlich sind und sich selbständig bewegen, finden wir gleichartige und mehr oder minder lose verbundene Thoraxsegmente. Man vergleiche die Perlarien, Embien, viele Neuropteren, Panorpaten und Megalopteren.

Übernimmt das erste Flügelpaar den Hauptanteil am Fluge und nimmt etwa noch die Hinterflügel ins Schlepptau, sofern sie nicht verkümmern, so finden wir regelmäßig eine stärkere Verkümmung der Segmente und eine oft sehr auffallende Vergrößerung des Mesothorax. Die bekanntesten Beispiele für diesen Fall sind die Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren, Homopteren (Cicadiden, Fulgoriden usw.). Bei Pentatoniden, besonders bei Scutellerinen und Plataspinen, bedeckt das stark vergrößerte zweite Thoraxsegment den ganzen Körper. Verlieren oder ändern im Gegensatze dazu die Vorderflügel ihre Funktion und übernehmen dieselbe ganz oder vorwiegend die Hinterflügel, so sehen wir fast immer eine Größenzunahme des dritten Thorakalsegmentes, also des Metathorax. Wohl am auffallendsten ist dieser Fall bei den männlichen Strepsipteren zu sehen, aber auch bei den meisten Coleopteren, namentlich bei solchen, welche verkleinerte Vorderflügel und gut funktionierende Hinterflügel besitzen, dann bei den Dermapteren u. a.

Daß bei flügellos gewordenen Formen in der Regel wieder eine größere Gleichartigkeit der Segmente Platz greift, ist durch zahlreiche Beispiele zu belegen, die sich in fast allen Ordnungen finden. Manchmal erscheinen bei diesen sekundär vereinfachten Thoraxen auch wieder Grenzen zwischen Segmenten, die früher ganz verwischt und verwachsen waren, wie z. B. bei den Flöhen und bei einigen flügellosen Dipteren (*Puliciphora* usw.). Manchmal allerdings tritt der entgegengesetzte Fall ein, und es verschwinden bei flügellos gewordenen Formen Grenzen, welche bei den geflügelten noch deutlich waren, wie z. B. bei den Arbeitern vieler Ameisen. Am weitesten verbreitet ist aber die sekundäre Homonomie bei den Larven der holometabolen Insekten. Unter den Apterygoten finden wir bei den Entotrophen und zum Teile auch bei Thysanuren noch Verhältnisse, die etwa graduell jenen der Perlarien entsprechen mögen.

Wir haben oben gezeigt, daß manche Autoren bestrebt waren, an dem Insektenkopfe außer den embryologisch nachweisbaren sechs Metameren noch ein siebentes zu finden, wodurch eine Übereinstimmung mit höheren Crustaceen konstruiert wurde, wodurch ein direktes phylogenetisches Verhältnis zwischen diesen und Insekten bewiesen werden sollte. Andere Autoren waren dagegen bestrebt, die früher sehr verbreitete Ansicht zu stützen, wonach die Insekten von Myriopoden abzuleiten seien, und zwar besonders von Chilopoden, unter denen die Lithobiiden mit ihren 18 postcephalen Metameren zunächst in Betracht kämen, dann aber auch von Diplopoden. Da mußte denn eine Übereinstimmung in der Zahl der Rumpfssegmente gefunden werden. So war Verhoeff (1902) bestrebt, zwischen Kopf und Thorax ein überzähliges Segment, den „Microthorax“ zu finden.

Dieses Segment existiert, wie schon längst von Silvestri (1902) u. a. nachgewiesen wurde, und wie wir später sehen werden, als solches nicht, die Partie gehört teils dem Kopfe, teils dem Prothorax an. Die in der Bindehaut oft auftretenden sekundären Sklerite sind keine Segmentrudimente. Auch die kühnen Spekulationen aus der Kolbe-Zeit, welche teils mit ausgefallenen, teils mit verschmolzenen Segmenten arbeiten, können heute als überwunden betrachtet werden. Gleiches dürfte bald mit dem Hypothesengebäude der Fall sein, welches neuester Zeit von Feuerborn errichtet wurde und, von Unstimmigkeiten zwischen der Zahl der Tergite und Sternite bei hochspezialisierten Dipterenlarven

(*Psychoda*) ausgehend, zu einer Spekulationskette führt, die letzten Endes darin gipfelt, die Diplopoden, diese hochspezialisierten Endglieder einer tief ins Paläozoikum reichenden Entwicklungsreihe seien die Ahnen der Insekten und der Chilopoden! In kurzen Worten ausgedrückt, scheint mir Feuerborns Ansicht auf der Annahme eines eigenen, zwischen Pro- und Mesothorax gelegenen Segmentes zu beruhen, das er „Sphenothorax“ nennt, im Gegensatz zu einem von ihm früher hinter dem Metathorax angenommenen, als „Postthorax“ bezeichneten Segmente, welches gleich dem Sphenothorax kein Sternum besitze. Tritt der Sphenothorax mit dem Prothorax zusammen, so ergibt das die „Proterozygie“, tritt er mit dem Mesothorax zusammen, so ergibt es „Deuterozygie“, was begreiflicherweise den Anlaß für eine neue phylogenetische Einteilung der Insekten bildet, auf die wir jedoch hier nicht eingehen können, solange die Basis der ganzen Spekulation auf so schwanken Füßen steht. Die holometabolen Larven und speziell jene der Dipteren sind sekundär vereinfachte Formen und zeigen so gut als gar keine ursprünglichen Züge mehr. Sie dürfen also für morphologisch-phylogenetische Spekulationen nur mit großer Vorsicht gebraucht werden, nicht aber zum Nachweise von Segmentverhältnissen, von denen bei den tiefstehenden wirklich primitiven Insektenformen und deren Embryonen und Larven nichts zu finden ist.

Über den ursprünglichen Bau eines Segmentes läßt sich trotz der interessanten Arbeiten von Snodgrass, Crampton, Berlese, Weber u. a. noch nichts Endgültiges aussagen, denn die karbonischen Ur-Insekten sind nicht vollkommen genug erhalten und versagen besonders in Hinsicht auf die Seitenteile, da sie flachgedrückt sind und meist nur die Rückenseite zeigen. Wenn wir aber versuchen, an der Hand rezenten Materiales eine Urform zu konstruieren, so stehen uns relativ wenige geeignete Objekte zur Verfügung, denn, was heute lebt, ist alles mehr oder minder hoch spezialisiert, und nach den nicht flugfähigen Larven kann man kaum ein Segment rekonstruieren, welches funktionsfähige Flügel trägt. Ich glaube auch, daß die Gliederung eines Segmentes in eine Reihe von mehr oder minder voneinander geschiedenen Skleriten nicht so konstant ist, um eine Homologisierung aller einzelnen Teile zwischen allen Gruppen zu gestatten. In der ontogenetischen Entwicklung sehen wir bei Junglarven stets höchst einfache Verhältnisse und fast keinen Unterschied zwischen Thorax- und Abdominalsegment, so daß wir an die Trilobiten denken müssen, bei denen ja auch die ersten drei Rumpfsegmente in der Regel noch nicht von den folgenden verschieden waren¹⁾. Dort trugen noch alle Segmente laterale, mäßig große Hautduplikaturen, die als „Pleuren“ bezeichnet werden und zwischen denen ein relativ wenig gegliedertes, starres, gewölbtes Tergit („Rachis“) den oberen Verschuß des Körpers bildete (siehe Fig. 64). Was unterhalb der „Pleuren“ war, ist nicht leicht festzustellen, da die Reste der ventralen Gliedmaßen so ziemlich alles verdecken, bis auf eine Reihe hintereinander liegender ziemlich kleiner Sternite oder Bauchplatten, an deren Seiten eben die Gliedmaßen angebracht sind. Die zwischen Bein-

¹⁾ Während der Korrektur dieses Abschnittes erhielt ich eine sehr bemerkenswerte Arbeit von Herrn F. Raw über die Ontogenie der Trilobiten, in welcher auch Formen abgebildet werden, bei denen sich die Pleuren der drei dem Insekten-thorax entsprechenden Segmente durch ihre Größe von den folgenden unterscheiden. Es handelt sich natürlich nicht um direkte Vorfahren der Insekten, aber wir sehen doch, daß eine solche Differenzierung eintreten kann.

insertion und Flügelbasis liegende, bei den Insekten als Pleuren bezeichnete Region, ist bei Trilobiten noch nicht erschlossen und war vielleicht nur mit geringen Skleriten ausgestattet. Der Körper der Trilobiten scheint im ganzen viel starrer gewesen zu sein, als jener primitiver Insekten, denn die Beweglichkeit der Segmente und „Pleurite“ war jedenfalls eine sehr beschränkte, die Muskulatur eine viel einfachere und gleichartigere. Erst im Zusammenhange mit der Vergrößerung der „Pleurite“ dieser Trilobiten zu Flügeln und mit der Erlangung einer erhöhten Beweglichkeit derselben scheint auch eine weitere Beweglichkeit der Segmente gegeneinander zustande gekommen zu sein, indem die Bindehaut zwischen den ursprünglichen Skleriten der Rücken- und Bauchseite an Ausdehnung gewann und Raum für die Entwicklung neuer sekundärer Sklerite lieferte. Daß weiterhin bei höherer Spezialisierung wieder oft eine neuerliche Erstarrung des Thoraxsystemes eintrat, bei welcher solche sekundäre Sklerite sich

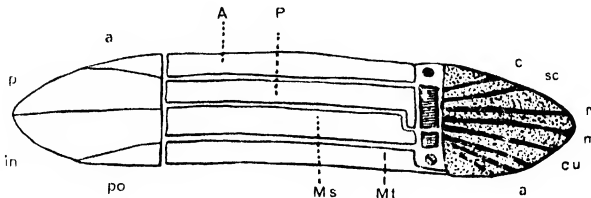


Fig. 69.

Schema des Thoraxsegmentes und Flügels. (Nach Berlese.) In der Mitte die vier Teile des Tergiten: *A* Akro-, *P* Pro-, *Ms* Meso-, *Mt* Metatergit; links die entsprechenden vier Teile des Flügels: *a* Ante-, *p* Prae-, *in* Inter-, *po* Postala. Rechts sehen wir zunächst die Beziehung zwischen den Flügel-Gelenkskörpern und den Thoraxteilen einerseits, den Flügelrippen andererseits. Danach würden Costa *c*, Subcosta *sc*, Radius *r*, Medialis *m* und Cubitus *cu* dem Protergite, die Analadern *a* dem Mesotergite angehören.

wieder untereinander oder mit den Hauptskleriten vereinigten oder auch ganz verschwanden, daß endlich in den ursprünglichen Hauptskleriten eine weitere Ausgestaltung durch Einstülpung oder Vorwölbung an den Ansatzstellen der Muskeln eintrat, ist unschwer zu verstehen. Es wird aber nicht leicht zu entscheiden sein, ob solche sekundäre Bildungen nur einmal oder mehrmals entstanden sind und ob sie stets nach einem einheitlichen Typus sich entwickeln. Ich möchte daher auf keinen Fall so weit gehen, wie es Berlese durch Aufstellung eines Schemas tut, in dem er jedes Segment aus vier Teilen aufbaut: dem Akro-, Pro-, Meso- und Metatergiten (Fig. 69, 70). Von diesen entspricht vielleicht der erste meinem Prätergiten, der letzte meinem Metatergiten (siehe unten) während ich die beiden mittleren Stücke einfach als Tergit zusammenfasse. Andere unterscheiden sie als Präscutum und Scutum, was wohl für manche Gruppen gelten mag (Fig. 71, 72).

Im allgemeinen dürfte das beigegebene Bild der *Perla* (Fig. 5, 6) wohl geeignet sein, die Bildung relativ ursprünglicher Insektenthorax-Segmente darzustellen. Wir finden hier die durch ihre Größe schon kenntlichen Tergite und Sterrite und die sekundären Sklerite, welche ich, je nachdem ob sie vor oder hinter dem betreffenden Tergite liegen, als Prätergite und Metatergite bezeichnen möchte. An den Seiten liegen die so-

nannten Pleuren zwischen Flügel und Bein; sie zerfallen in typischer Weise in einen hinteren, über den Hüften liegenden Teil, das „Epimeron“, und in einen weiter nach vorn gelagerten, der sich in der Regel an das eigentliche Sternum anschließt und als „Episternum“ bezeichnet zu werden pflegt. Diese beiden Platten sind meist fest miteinander verwachsen, die vordere auch noch mit dem Sternum, und oft werden alle ihre Grenzen stark verwischt. Das große Tergit zeigt eine nicht bei allen Insekten gleiche Gliederung in mehrere Felder, denen die Namen Präscutum, Scutum, Scutellum beigelegt wurden (Fig. 73). Gleichermassen wird auch das Sternum oft durch Furchen in Felder geteilt. Eingestülpte Falten der Tergite werden zu endoskelettalen „Phragmen“, die

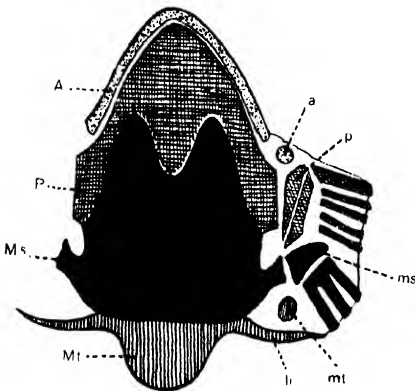


Fig. 70.

Fig. 70.

Schema des Tergiten und der Flügelbasis. (Nach Berlese.) A Akro-, P Pro-, Ms Meso-, Mt Metatergit, a Akropter, p Propter, ms Mesopter, Mt Metapteron, die Gelenkskörper. Durch gleiche Schraffierung ist die Zusammengehörigkeit ausgedrückt.

Fig. 71.

Thorax der Schmeißfliege (*Calliphora*). Seitenansicht. Vergr. (Nach Berlese.) pr Prothorax, ms Mesothorax, ps Praescutum, sc Scutum, mt Metathorax, es Episternum, em Epimerum, s Sternum. C₁, 2, 3 die drei Hüften.

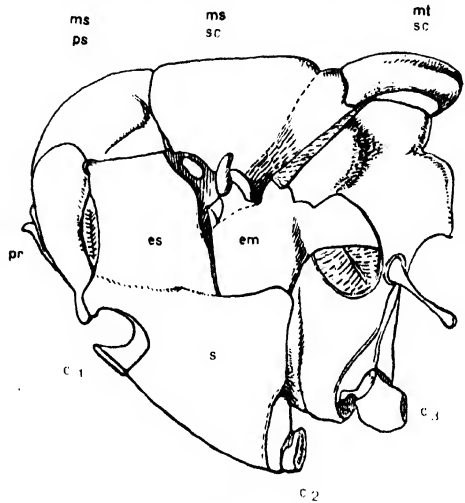


Fig. 71.

zwischen den Segmenten liegen, im Inneren oft fast bis an das Sternum reichen und als Muskelansatzstellen dienen.

Manche Autoren gehen mit der Benennung und Unterscheidung der thorakalen Sklerite entschieden zu weit. Ich kann ihnen hier nicht folgen und muß mich darauf beschränken, das Allerwichtigste zu bringen. So unterscheidet z. B. Crampton (Fig. 73) in dem von mir als Prätergit betrachteten Teile ein medianes Präscutum und an dessen Seiten je ein Präalare. Das von mir als Tergit bezeichnete große Feld gliedert er in Scutum, Scutellum und findet dahinter noch eine Postplica. Was ich Metatergit nenne, ist wohl gleich seinem Postscutellum und dem Postnotum nach Weber.

Von den drei in meinem Bilde als Prästernit, Sternit und Metasternit bezeichneten Teilen der Sternalregion nennt Weber den dritten

Spinasternit, den ersten, so wie ich, Prästernit, aber der mittlere Teil wird in Übereinstimmung mit amerikanischen Autoren in einen Basterniten, Furcasterniten und Postfurcasterniten geteilt, von denen ersterer seitliche Teile besitzt, die sog. Laterosternite.

Im großen und ganzen stimme ich den Ausführungen Webers bei (Fig. 74), der ja die Unterabteilungen des Sterniten (in meinem Sinne) auch für sekundäre Gebilde hält. Vermutlich sind auch Prästernit und Metasternit nicht von hohem Werte, denn der Thorax der Ur-Insekten war jedenfalls noch nicht so reich gegliedert wie bei den heute lebenden Formen mit sehr beweglichem Thorax, z. B. den Perlarien.

Die Spezialisierungen, welche diese oben angedeuteten ursprünglichen Teile der drei Thoraxsegmente in den verschiedenen Stämmen

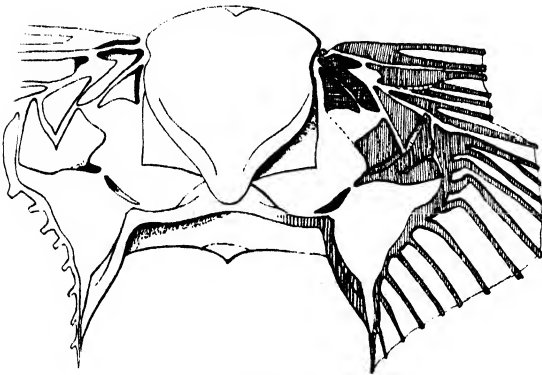


Fig. 72.

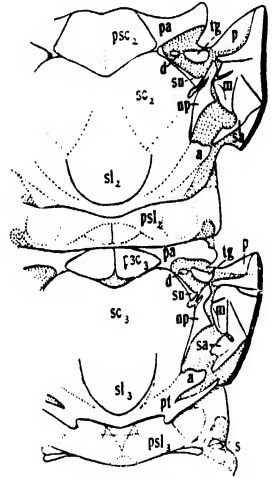


Fig. 73.

Fig. 72.

3. Thorakalsegment der Heuschrecke *Acrydium lineola* Fab. Vergr. (Nach Berlese.) Die Gelenkteile, welche den einzelnen Thorax- bzw. Flügelteilen angehören, sind verschieden schraffiert.

Fig. 73.

Thorax einer Perlide. Vergr. (Nach Crampton.) 2. und 3. Segment von der Dorsal-seite. psc Praescutum, sc Scutum, sl Scutellum, pa Praealare, psl Postscutellum, pt Postplica, tg Tegula, p ? Parategula, d Myodiscus, su Suralare, np Notopterale, m Medipterale, a Adanale, s Stigma.

der Insekten erfahren, sind sehr mannigfach und lassen sich nur schwer in ein Schema fügen. Sie bewegen sich einerseits, wie erwähnt, in der Richtung zu immer höherer Konzentration und Starrheit des Komplexes, Hand in Hand mit der Verfeinerung des Flugvermögens. Andererseits sehen wir aber, namentlich bei den Larven der Holometabolen, eine Rückkehr zu Verhältnissen, die fast an jene erinnern, welche für die Gliederwürmer charakteristisch sind: Die Skleritbildung tritt mehr und mehr zurück, die Cuticula bleibt dünn und biegsam, und es treten oft Gliederungen der einzelnen Segmente in mehrere weiche Wülste ein, in denen man dieselben Teile zu finden strebte, welche bei reifen Tieren als Hartgebilde auftreten. Ich halte jedoch derartige Homologisierungen für gewagt, denn die Muskulatur, von welcher die Wulstbildung in erster Linie abhängt, wird ja bei der

Histolyse fast vollkommen zerstört und fast der ganze Körper in der Puppe neu angelegt.

In der Regel übertrifft der Rückenteil oder das Tergit an Größe den Sternalteil, oder es sind beide annähernd gleich mächtig ausgebildet. Es gibt aber Ausnahmen von dieser Regel, denn wir finden z. B. bei den Odonaten oder Libellen ganz außerordentlich eingeeengte Tergite der flügeltragenden Segmente, so daß der größte Teil der Thoraxoberfläche den Sterniten und Pleuren zufällt und die Flügel mit ihren Wurzeln viel näher aneinandergerückt sind, als bei allen anderen gleich großen Insekten. Der Prothorax ist von diesem Prozesse verschont, der die Mittel- und Hinterbeine nach vorne und die Flügel nach hinten schiebt.

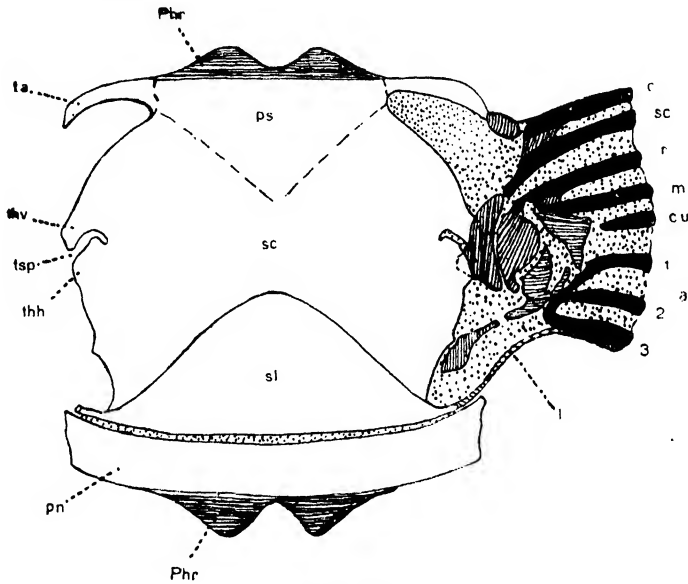


Fig. 74.

Schema eines geflügelten Segmentes. (Nach Weber.) *Phr* Phragmen, *ps* Praescutum, *sc* Scutum, *sl* Scutellum, *pn* Postnotum, *ta* Tergalarm, *th v* Vorderer Tergalhebel, *th h* Hinterer Tergalhebel, *tsp* Tergalspalt, *c* Costa, *sc* Subcosta, *r* Radius, *m* Medialis, *cu* Cubitus, 1, 2, 3 Analis, *l* Ligament. Punktiert: Membranen, schraffiert Flügelgelenkstücke.

Gleich dem Kopfe ist auch bei vielen Insekten der Thorax das Feld für eine reiche Entfaltung sog. „atelischer“ Gebilde von oft recht phantastischer Form und erstaunlicher Mächtigkeit. Ich erinnere nur an die Membraciden (Fig. 68), an die Käfer der Lamellicornierreihe, an viele Hemipteren (Coreiden, Reduviiden, Tingitiden u. a.), an manche Locustoiden, Phasmiden usw.

Die drei Gliedmaßenpaare der Thoraxsegmente sind schon bei den Ur-Insekten ausgesprochene Schreitorgane gewesen und haben diese Funktion bei der überwiegenden Mehrzahl der heute lebenden Formen beibehalten. Allerdings ist die Homonomie gleich jener der drei Thoraxsegmente vielfach aufgegeben worden; ein Prozeß, welcher schon im Palaeozoikum begann. Da die Thorakalbeine der Insekten ähnlich funktionieren wie die Schreitbeine der höheren Crustaceen (Decapoden) oder der Spinnen und Chilopoden, so lag es nahe, an eine

Homologisierung ihrer einzelnen Glieder zu denken. Nach meiner Ansicht sind jedoch die Beine aller dieser Gruppen selbständig aus ursprünglichen zweiästigen Gliedmaßen tiefstehender trilobitenähnlicher Wasserbewohner abzuleiten, so daß ihre äußere, oft recht auffallende Ähnlichkeit doch nur als eine Konvergenzerscheinung zu betrachten sein dürfte (Fig. 75, 76). Nur die beiden Grundglieder, der sogenannte Basipodit, dürften bei allen Arthropoden homolog sein, aber die einzelnen aus einem ursprünglich noch schwach chitinierten, wahrscheinlich noch nicht mit einer fixierten Gliederzahl versehenen Aste des Spaltfußes hervorge-

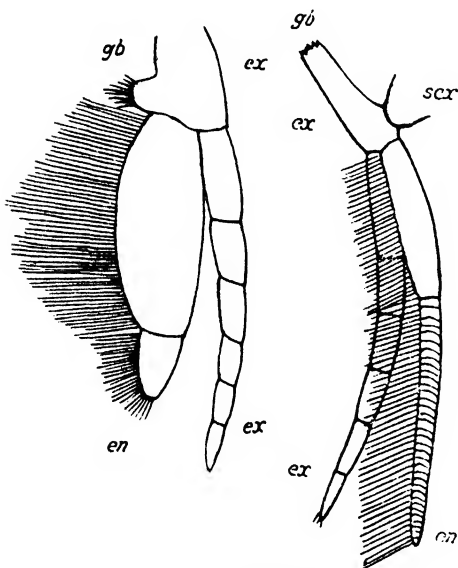


Fig. 75.

Fig. 75.

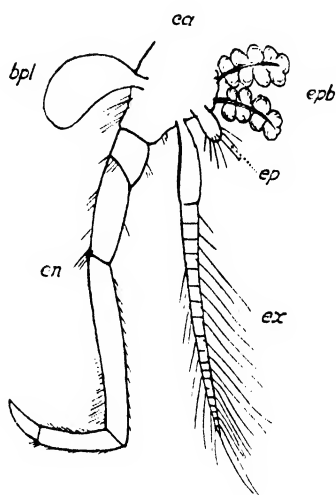


Fig. 76.

Rekonstruktion zweiästiger Trilobitengliedmaßen. (Aus Handlirsch.) Links: *Neolenus serratus* Rom. Das Coxalglied *CX* trägt eine Gnathobase *gb*. Der distale Ast oder Exopodit läßt sechs Glieder erkennen, der proximale verbreiterte und lang bewimperte zeigt nur eine undeutliche Gliederung (nach Storch gar keine). Rechts: *Triarthrus Becki* Green. An die Subcoxa *scr* schließt sich die mit der Gnatholase *gb* versehene Coxa *cx*. Von den Ästen zeigt der Exopodit wieder sechs Glieder, während der Endopodit anscheinend vielgliedrig ist und Wimpern trägt. Ob die Deutung der Beinäste richtig ist, wird erst die Zukunft lehren.

Fig. 76.

Thorakalbein eines Krebses (Lophogastriden). Vergr. (Aus Handlirsch.) *ca* Coxe, *ex* Exopodit, *en* Endopodit, *ep* Epipodit, *epb* Epibranchien, *bpl* Brutplatte.

gungen Glieder des Telopoditen lassen sich wohl nur bei näher verwandten Formen, also etwa höchstens innerhalb einer Klasse identifizieren. Man darf auch nicht vergessen, daß die Beine bei den Embryonen als ektodermale Ausstülpungen an der Bauchseite am Keimstreif frühzeitig erscheinen und daß in diese Höcker oder Zapfen, die zunächst noch keine bestimmte Segmentierung erkennen lassen, später die mesodermalen Säcke hineinwachsen, aus denen die Muskeln gebildet werden. Ein Zusammenhang zwischen der Muskulatur und der Gliederung besteht zweifellos, aber ich halte es doch für gewagt, zu weitgehende Schlüsse daraus zu ziehen. Nach meiner Meinung ist es auch

nicht statthaft, die ursprünglich für das Insektenbein und seine Teile gebrauchten Termini willkürlich auf jene der Myriopoden zu übertragen und dann etwa zu erklären, Schenkel, Schiene oder Trochanter eines Insektes seien nicht identisch mit den bei Myriopoden so genannten Teilen und müssen daher neue Namen bekommen, wie das Verhoeff versuchte.

Bevor wir auf die Besprechung des feineren Baues und der Mannigfaltigkeiten der Insektenbeine näher eingehen, wollen wir noch versuchen darzulegen, welche Anhaltspunkte für die oben ange-

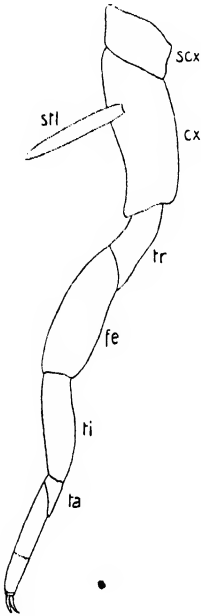


Fig. 77.

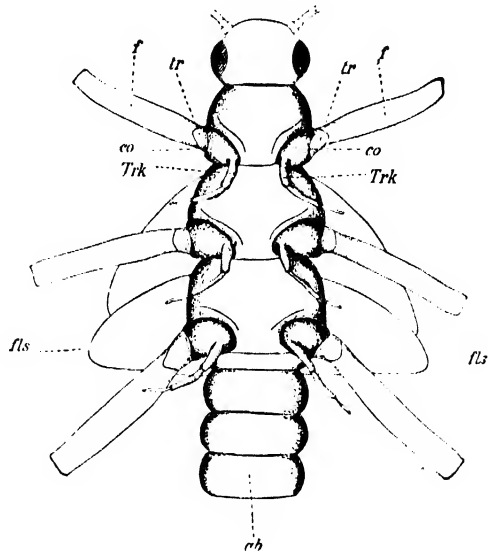


Fig. 78.

Fig. 77.

Linkes mittleres Thorakalbein von *Machilis* (Thysanura). Vergr. (Nach Handlirsch.) *scx* Subcoxa, *cx* Coxa, *stl* Stylus = Exopoditrest, *tr* Trochanter, *fe* Femur, *ti* Tibie, *ta* Tarsus.

Fig. 78.

Larve von *Nephelopteryx nebulosa* L. (Perlariae). Vergr. (Nach Lauterborn.) *f* Schenkel, *tr* Trochanter, *co* Coxen mit gegliederten Kiemenanhängen *trk*, *ab* Hinterleib, *fls* Flügelscheiden.

deutete Ableitung der thorakalen Insektenbeine von zweiästigen Gliedmaßen vorhanden sind. Da wäre denn zunächst darauf hinzuweisen, daß noch heute bei Thysanuren (Fig. 77) an den Hüftgliedern der Thoraxbeine oft distal vom Beinast ein griffelartiger Anhang erhalten ist, der sich zweifellos als gleichwertig mit den als Styli bezeichneten Coxalorganen der später zu beschreibenden Abdominalgliedmaßen erweist und, wie diese, als Rest eines Exopoditen oder äußeren Beinastes gelten kann, so daß eben der typisch gegliederte, mit den später zu beschreibenden Endorganen versehene, jetzt fast ausschließlich vorhandene Ast dem Innenaste oder Endopoditen entsprechen würde. Der Hüftgriffel wäre also, mit den Mundteilen verglichen, dem Taster äquivalent, der Beinast mit der noch bei tiefstehen-

den Insekten gegliederten Außenlade der Maxillen. Gegliederte Hüftanhänge der drei Thorakalbeine kommen übrigens auch bei einer Pterygotenlarve vor, und zwar bei der Perlide *Nephelopteryx nebulosa* L. (Fig. 78). Ein Vergleich der homologen Gliedmaßen des siebenten, achten und neunten auf das Akron folgenden Metameres (also der Metamere des Insektenthorax) mit anderen Arthropoden ergibt, daß den Vorderbeinen eines Insektes (also dem siebenten Metamer) das erste Kieferfußpaar höherer Crustaceen entspricht, welches dort noch dem Cephalothorax angehört und dem zweiästigen Typus entspricht; in ähnlicher Weise verhalten sich auch noch bei Dekapoden die Gliedmaßen des achten und neunten Metameres, also das zweite und dritte Maxillipedenpaar, so daß die Schreitbeine dieser Cruster, die eine gewisse äußere Ähnlichkeit mit jenen der Insekten besitzen, gar nicht homologisiert werden dürfen, da sie auf Segmenten sitzen, welche dem Abdomen der Insekten entsprechen. Bei sehr vielen niederen Crustaceen, z. B. Phyllopoden, finden wir an den in Betracht kommenden Metameren 7, 8 und 9 typische zweiästige Gliedmaßen, und immer ist es der Innenast oder Endopodit, welcher dem Insektenbeine entspricht. Bei den Chilopoden trägt das 7. Segment die Giftklauen, das 8. und 9. je ein Beinpaar, an dem ich keine Spur von Zweiästigkeit mehr wahrzunehmen vermag. Von den Beinen der Spinnentiere entsprechen jedenfalls nur die drei letzten den Beinen der Insekten, die anderen Gliedmaßen dagegen sind mit den Insektenmundteilen homolog, aber bei einem tiefstehenden Mitglie der Cheliceratenreihe, bei *Limulus*, finden wir noch zweiästige Gliedmaßen, allerdings an postthorakalen Segmenten. Eigenartige Verhältnisse zeigen uns die progoneaten Myriopoden: Die Diplopoden haben auf Metamer 7 keine, auf 8 einfache Gliedmaßen reduzierten Aussehens; die Symphylen (*Scolopendrella*) dagegen besitzen auf Metamer 7 ein Beinpaar, auf 8 keines, dafür aber auf 9, wo bei den Diplopoden keines vorhanden ist; aber hier finden wir merkwürdigerweise proximale griffelartige Organe neben dem Beinast, so daß ich bereits die Meinung auszusprechen wagte, die Beine der Progoneaten seien vielleicht im Gegensatz zu jenen der Chilopoden, Crustaceen, Arachnoiden und Insekten Exopodite. Diese Ansicht wurde schon von Wood-Mason ausgesprochen.

Man sieht wohl aus diesen kurzen Andeutungen, daß man mit der Homologisierung von Gliedmaßen und speziell deren einzelnen Teilen zwischen entfernt verwandten Typen sehr vorsichtig sein muß und daß eine Ableitung des Insektenbeines nur von sehr tiefstehenden Crustaceen möglich ist, welche noch homonome Segmente mit zweiästigen Beinen besaßen, so wie die Trilobiten.

An einem normal entwickelten Thorakalbein eines Insektes (Fig. 79) unterscheide ich die beiden Grundglieder oder den Basipodit: Subcoxa und Coxa, d. i. Hüfte. Erstere ist entschieden in Reduktion begriffen und nur mehr in wenigen Fällen als normales Glied erhalten, deutlich chitinisiert und von Thorax und Hüfte durch weiche Haut getrennt, sondern meist in die thorakalen Sklerite einbezogen — sie wird bei Coleopteren auch als Trochantinus bezeichnet —; letztere, die Coxe, ist dagegen in der Regel sehr gut ausgebildet und abgegrenzt, verliert aber doch auch in vielen Fällen durch Einlagerung in Gruben des Thorax ihre freie Beweglichkeit, was namentlich bei vielen Coleopteren auffällt. An dieses Coxalglied, welches dem Stipes der Maxillen entspricht, schließt sich distal manchmal noch der oben erwähnte Stylus oder Hüft-

griffel (Fig. 77) als Rest eines Exopoditen oder Außenastes und terminal oder proximal der eigentliche Telopodit oder lokomotorische Beinast, den wir oben als umgewandelten Endopoditen bezeichneten. Wir unterscheiden an ihm zunächst zwei sehr auffallende große Glieder, das Femur oder den Schenkel und die Schiene oder Tibie, an welche sich die später zu besprechenden Fuß- oder Tarsenglieder mit ihren Endorganen schließen. Zwischen Hüfte und Schenkel sehen wir aber noch ein oder auch zwei kleinere selbständige Glieder eingeschoben, die sogenannten Schenkelringe oder Trochanteren, von denen wahrscheinlich nur das erste, proximale, eine ursprüngliche Bildung ist,

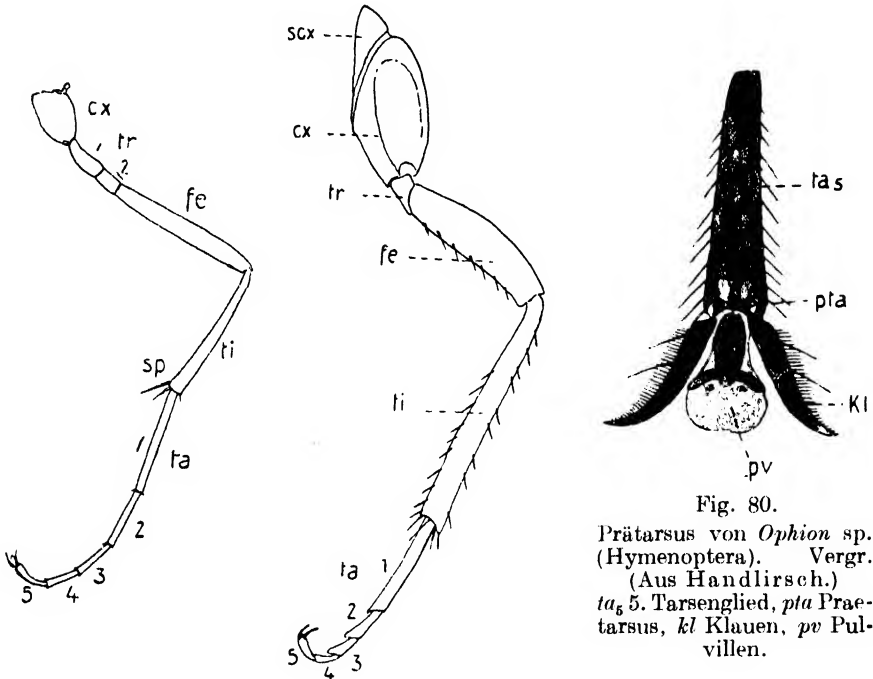


Fig. 79.

Typische Schreitbeine. Vergr. (Aus Handlirsch.) Links: *Periplaneta* sp. (Blattariae), rechtes Hinterbein; rechts: *Ophion* sp. (Hymenoptera), rechtes Mittelbein. scx Subcoxa, cx Coxa, tr Trochanter, fe Femur, ti Tibia, ta 1—5 Tarsen, sp Sporn. Bei *Ophion* sind 2 Trochanterglieder ausgebildet.

während das zweite nach einer Version aus einer Teilung des ersten, nach anderer Ansicht aus einer Abschnürung der Schenkelbasis besteht und als „Prä Femur“ angesprochen wird. Ob die Zahl der Tarsen- oder Fußglieder ursprünglich 2 oder 3 betrug, ist noch nicht festgestellt. Heute herrscht allerdings die Fünzfzahl vor, die meiner Meinung nach dadurch entstand, daß sich zwischen die ursprünglichen Glieder noch sekundäre Bildungen einschoben, aber nicht etwa durch weitere Gliederbildung am Ende, denn das Endorgan, der sog. Prätarsus (Fig. 80, 81), der jetzt allgemein als selbständiges Gebilde gedeutet wird, ist überall homolog. Früher zählte man den Prätarsus nicht separat, sondern mit dem letzten Gliede des Fußes, an das er sich anheftet, zusammen als Endglied. Der Prätarsus trägt die in Ein- oder Zweizahl vorhandenen

Klauen oder Krallen nebst ihrem Basalapparate, ferner allerlei paarige oder unpaare Anhänge, die als Pulvillen, Empodium oder Haftlappen bezeichnet werden. Diese Organe hat de Meijere (1901) in einer sehr gründlichen Arbeit behandelt, auf die ich hier speziell verweise. Auf die verschiedenen, sich bei vielen Gruppen wiederholenden Nebenorgane der Beine kann hier nicht näher eingegangen werden; es gehören dazu die besonders am Ende der Schiene vorkommenden beweglichen Sporne, die manchmal auch als Putzapparate dienen, ferner die verschiedenen an der Unterseite der Fußglieder auftretenden sohlenartigen Bildungen, Schwielen, Polster u. a. m.

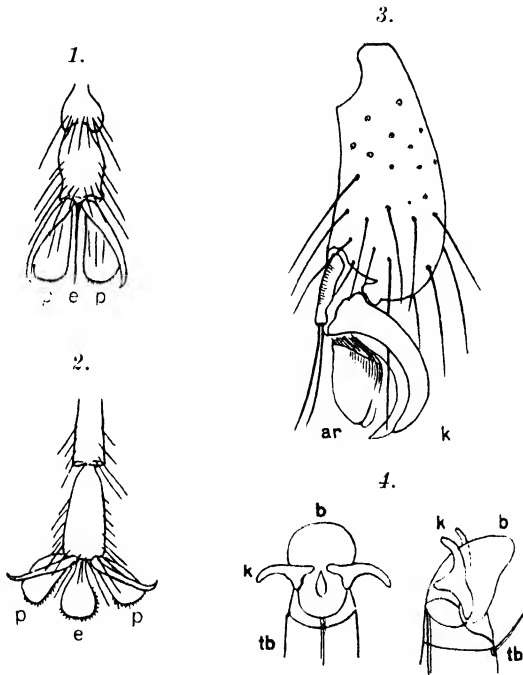


Fig. 81.

Endorgane „Prätarsus“ verschiedener Insektenbeine. Vergr. (Aus Handlirsch.)
e Empodium, *p* Pulvillen, *k* Klauen, *b* Blase, *tb* Ende der Tibia, *ar* Arolien. 1. *Leptis* sp. (Diptera). 2. *Asilus* sp. (Diptera). 3. *Stictopleurus* sp. (Hemiptera). 4. Larve von *Trichothrips* sp. (Thysanoptera) von unten und von der Seite (nach Uzel.)

Die Beweglichkeit der Beine ist eine recht verschiedene und beruht auf der Verschiedenartigkeit der Gelenke und der Muskeln sowie auf der mehr oder weniger energischen Wirkung des Nervensystems.

Im allgemeinen sind die Beingelenke bei den Insekten nach dem Charniertypus gebaut, gestatten daher fast immer die Bewegung in nur einer Richtung, die durch das Gelenk selbst bzw. durch verschiedene Nebenapparate wie Gleitflächen u. dgl. gegeben ist. Dies gilt in erster Linie für das sogenannte Kniegelenk zwischen Schenkel und Schiene und für die Tarsengelenke. In vielen Fällen sind auch die Hüftgelenke so gebaut, daß sie nur eine einseitige oder doch sehr beschränkte Bewegung gestatten, z. B. bei vielen Käfern, wo die Hüfte förmlich in die durch Teile des Thorax und Abdomens gebildete Hüftpfanne eingebettet ist. In anderen Fällen ist die Hüfte viel freier und fast

durch ein Kugelgelenk mit dem Thorax verbunden, so daß eine freie Beweglichkeit nach vielen Richtungen, ja fast ein Kreisen möglich wird: Die *Coxae rotatoriae* im Gegensatze zu den oben besprochenen *Coxae cardinatae*. Es gibt aber allerlei Zwischenformen, und wenn die Hüfte wenig beweglich ist, kann durch freiere Beweglichkeit des Trochanters ein Ersatz geboten werden.

Der Normaltypus des Insektenbeines ist jedenfalls das Schreitbein oder Laufbein, also jene Form, die wir bei den Thysanuren, Entotrophen, Perlarien, Blattarien, Trichopteren, Lepidopteren, bei den meisten Dipteren, Coleopteren, Heteropteren, Corrodentien, Isopteren, Zorapteren, bei den Megalopteren, Raphidien, Neuropteren an allen drei Thoraxsegmenten finden und die auch noch meistens an einem oder an zwei Segmenten erhalten ist, wenn ein oder das andere Segment

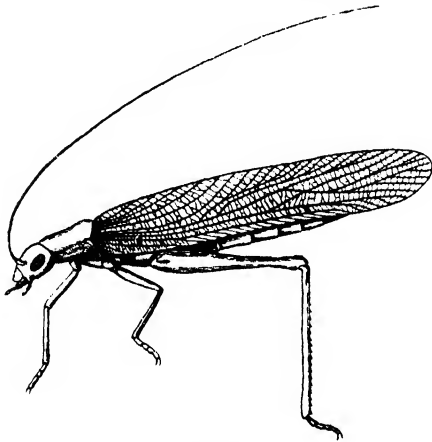


Fig. 82.

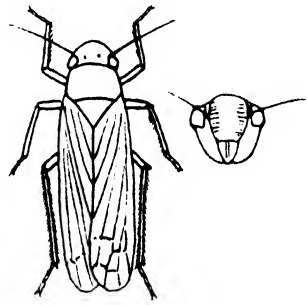


Fig. 83.

Fig. 82.

Sprungbeine bei einer carbonischen Protorthoptere: *Oedischia Williamsons* Brongn. Nat. Gr. (Aus Handlirsch.)

Fig. 83.

Sprungbeine einer Kleinzirpe *Tettigoniella* sp. Vergr. (Aus Handlirsch.)

bereits höher spezialisierte Gliedmaßen trägt. Von solchen kann man je nach ihrer Funktion eine Reihe auffallender Typen unterscheiden, von denen ich hier nur die bekanntesten anführen will:

1. Die Sprungbeine. Naturgemäß zunächst das dritte Paar; meistens leicht kenntlich an den verlängerten und verdickten Schenkeln (Fig. 82), in denen sich reichere Muskulatur befindet. Wir treffen sie sehr allgemein bei den Laub- und Feldheuschrecken, aber auch bei Coleopteren (Halticiden und gewisse Curculioniden), bei einigen Wanzen der Capsidenreihe (*Halticus*), bei den meisten Cicaden und anderen Homopteren (Fig. 83) (wie Psylliden) kommen sie vor, doch hängt das Sprungvermögen nicht nur von den verdickten Schenkeln ab, sondern von der Bildung der Gelenke, namentlich jener zwischen Schenkel und Schiene, und von der Fähigkeit gleichzeitigen Wirkens beider Beine (Auslösemechanismus). Es gibt daher auch viele mit vergrößerten Hinterschenkeln versehene Insekten, die trotzdem nicht springen können (z. B. Coreiden, Pentatomiden, Coleopteren u. a.). Andererseits finden

wir ein Sprungvermögen auch bei Insekten, deren Hinterschenkel nicht besonders verändert sind, und gewiß auch solche, bei welchen mehrere Beinpaare zusammenwirken; so können z. B. die Saldiden unter den Wanzen, manche Dipteren und auch Psociden, Physopoden, ja selbst Trichopteren und Lepidopteren allerdings meist unbedeutende Sprünge ausführen. Bei dem Meisterspringer unter den Insekten, bei dem Floh (Fig. 84), sind auch eher die Hüften als die Schenkel besonders vergrößert.

2. Die Ruder- oder Schwimmbeine. Meistens wie bei den Sprungbeinen das dritte Paar, aber manchmal auch das zweite. In der Regel werden die Ruder gleichzeitig bewegt, wie es dem pagiopoden Typus entspricht, manchmal erfolgt jedoch auch alternierende Bewegung. Ersteres ist der Fall bei den Dytisciden oder Schwimmkäfern, bei den

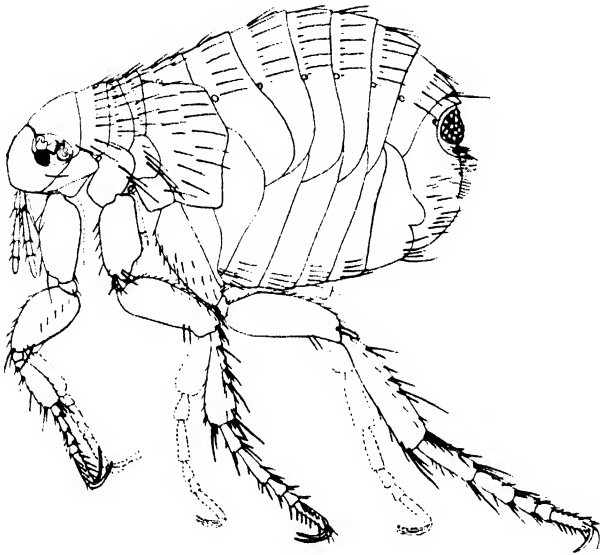


Fig. 84.

Sprungbeine eines Flohes (*Pulex irritans* L.). Vergr. (Aus Martini.)

Rückenschwimmern oder Notonectiden, bei den Corixiden u. a. (Fig. 85), letzteres bei Wasserkäfern oder Hydrophiliden und bei Wasserwanzen aus der Nepidenreihe, bei denen manchmal auch, so wie bei Dytiscidenlarven und Libellenlarven die Mittelbeine als Ruder verwendet werden, ohne jedoch die volle typische Ruderform zu erreichen, die in einer mehr oder minder weitgehenden Abflachung und Verbreiterung von Schiene und Fußgliedern besteht, welche in ihrer Wirkung oft noch durch auffallende Vermehrung und Versteifung der Beborstung verstärkt wird (Fig. 86). Meines Wissens sind solche echte vollendete Ruder nur bei den Taumelkäfern oder Gyriniden auch an den Mittelbeinen ausgebildet, doch wirken sie in entgegengesetzter Richtung wie die Hinterbeine und bewirken dadurch offenbar die merkwürdigen Kreisbewegungen, welche diese Tiere auf der Oberfläche des Wassers ausführen. In gewissem Sinne könnte man zu den Rudern auch noch die Mittel- und Hinterbeine der „Wasserläufer“ oder Gerriden (Hemipteren) rechnen, welche durch ihre Länge und Behaarung eine sehr rasch gleitende Be-

wegung auf der Oberfläche des Wassers gestatten — eine eigene Art des Ruderns. Gewisse Puppen von Trichopteren sollen mit Hilfe ihrer behaarten Mittellinie gut schwimmen können.

3. Die Kletterbeine unterscheiden sich meist nur wenig von den normalen Schreitbeinen. Sie sind in der Regel sehr lang und dünn, mit einrollbaren Füßen oder besonders großen Krallen ausgestattet und kommen z. B. bei den meisten Phasmodeen und unter den Panorpaten bei *Bittacus* vor. Da meist alle drei Beinpaare zu Kletterbeinen umgestaltet wurden, sind die betreffenden Tiere sehr ungeschickte Läufer und bewegen sich am geschicktesten auf verzweigten Pflanzen.

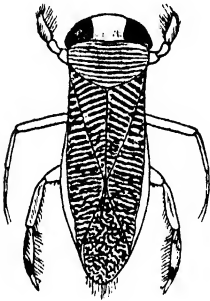


Fig. 85.



Fig. 86.

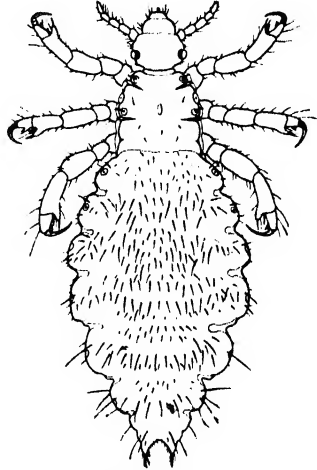


Fig. 87.

Fig. 85.

Sehr heteronome Beine bei einer Wasserwanze (*Corixa*) Vergr. (Nach Jensen-Haarup.) Vorderbeine: Stridulationsbeine. Mittelbeine: Haltbeine. Hinterbeine: Ruderbeine.

Fig. 86.

Hinteres Ruderbein einer Gyrinide (Coleoptera). Vergr. (Nach Berlese.) *c* Coxae, *f* Femur, *t* Tibie, *ta* Tarsus.

Fig. 87.

Klammerbeine der Kleiderlaus. Vergr. (Nach Müller.)

4. Die Klammerbeine. Sie sind im Gegensatz zu den Kletterbeinen kurz und fallen durch ihre mächtigen hakenartig umgeschlagenen Endklauen auf, mit deren Hilfe sich die Tiere an Haaren festhalten können. Auch hier sind die drei Beinpaare ähnlich und gestatten keinen richtigen Lauf. Beispiel: Läuse (Fig. 87).

5. Die Fang- oder Raubbeine. Sie dienen zum Einfangen und Festhalten einer Beute und sind naturgemäß nach vorne gerichtet, also Vorderbeine. Bei der typischen Form, welche konvergent bei den Fangheuschrecken oder Mantodeen, bei Neuropteren (*Mantispa*) und mehrmals bei Hemipteren, und zwar bei Nepiden, Emesinen (Reduviiden) und Phymatiden selbständig zustande kam, sind die Hüften mehr oder minder vergrößert und nach vorne gerichtet, die Schenkel und Schienen derart eingerichtet, daß sie wie Scheide und Klinge eines Taschenmessers ineinandergreifen, wobei die Wirkung meist noch durch Zähne oder Dornen verstärkt wird. Die nicht mehr funktionierenden

Fußglieder werden manchmal rudimentär (Fig. 88). Aus diesem Typus ist auch das Scherenbein gewisser Phymatiden abzuleiten (Fig. 89), bei dem die bewegliche Schiene sich an einen unbeweglichen Fortsatz des Schenkels anschließt. Unvollkommenere Typen von Fangbeinen sind häufig zu sehen; sie beruhen auf demselben Prinzip: Enger Anschluß der Schiene an den Schenkel (Reduviiden, Naucoriden, Belostomiden, Gerriden u. a.). Sehr häufig werden auch mit Hilfe bloß stärker bedornter Schreitbeine Beutetiere gefangen und dem Munde zugeführt, z. B. bei Libellen, vielen Raubfliegen u. a. Einen sehr abweichenden Typus von Fangbeinen besitzt *Bittacus*, dessen Tarsen sich wie eine Schlinge um das Beutetier legen und es dem Munde zuführen. Diese Beine waren ursprünglich Kletterbeine.

6. Die Grabbeine oder Scharrbeine (Fig. 90). Auch bei diesem Typus erstreckt sich die Umwandlung nur meist auf die Vorderbeine, in wenigen Fällen sind auch andere Beinpaare verändert, selten nur die Hinterbeine. Bei dem bekanntesten Beispiele, bei den Maulwurfsgrillen oder Gryllotalpiden finden wir mächtig erweiterte Vorderschienen mit

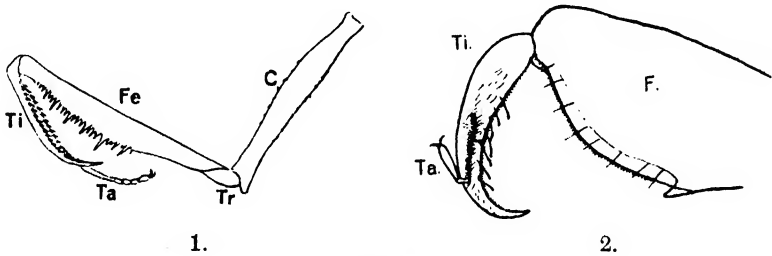


Fig. 88.

Fangbeine oder Raubbeine: 1. von der Mantide *Empusa*, 2. von der Raubwanze *Phymata*. Vergr. (Aus Handlirsch). C Hüfte, F Fe Schenkel, Ti Schiene, Ta Fußglieder.

gelapptem Außenrande und kurzen verbreiterten Tarsen. Eine Bildung, die äußerlich lebhaft an die Vorderbeine des Maulwurfs erinnert und auch ähnlich wirkt. Bescheidener sind die Veränderungen an den Vorderbeinen vieler Grabwespen. Sie bestehen aus einer Verbreiterung der Tarsen oder wenigstens des ersten Gliedes und aus kammartig längs des Außenrandes angebrachten steifen Borsten. Durch sehr rasche Bewegung dieser Vorderbeine graben die Tiere im Sande oder in lockerer Erde nach Art unserer Hunde. Wieder in anderen Fällen, namentlich bei Käfern (Lamellicornier, Histeriden, *Necrophorus* u. a.), zeigt sich die Umwandlung in mehr oder minder starken Verdickungen, Verbreiterungen und Bedornungen besonders der Schienen aller oder einzelner Beinpaare. Ähnliche Bildungen finden wir auch bei Orthopteren (Grylliden) und bei manchen Warzen, besonders bei Cydniden. Ganz auffallend verändert sind die Hinterbeine bei dem Bockkäfer *Hypocephalus armatus* Desm., der sich Erdlöcher gräbt, wobei er die Erde mit Hilfe der Hinterbeine herauschieben soll. Auffallend sind auch die zum Scharren gebrauchten Vorderbeine der Singeicadenlarven mit ihren stark bewehrten Schenkeln.

7. Die Sammelbeine der Bienen, ausgezeichnet durch Erweiterung und Abflachung der Hinterschienen und des Grundgliedes der Hinterfüße, verbunden mit eigenartiger Behaarung (Fig. 91).

8. Die Spinnbeine der Embidarien. Sie zeigen eine mächtige Anschwellung des ersten Fußgledes der Vorderbeine, welche die Spinn-drüsen enthält.

9. Die Stridulationsbeine. Bei Corixiden (Hemiptera) (Fig. 92) sind es die Vorderbeine dieser Wasserwanzen mit ihrer Verkürzung

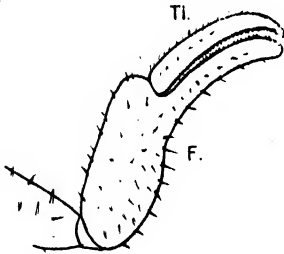


Fig. 89.

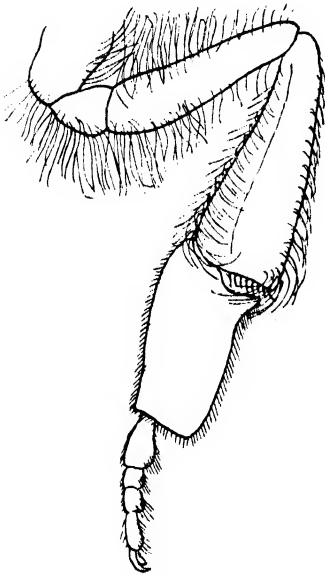


Fig. 91.

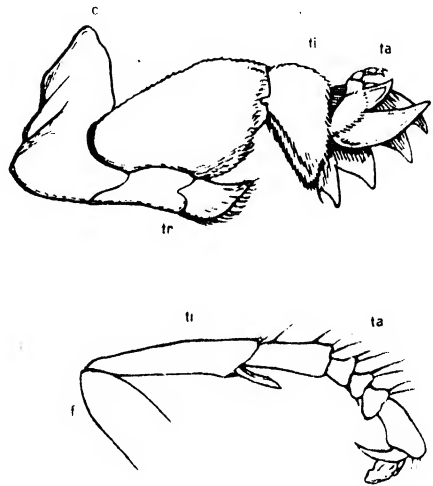
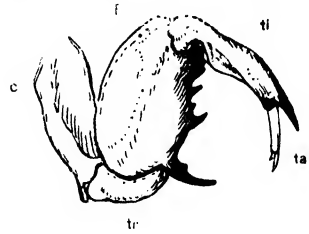


Fig. 90.

Grabbeine verschiedener Insekten. 1. *Cicada plebeja* Scop. Larve. Vergr. (Aus Berlese.) 2. *Gryllotalpa*. Vergr. (Aus Berlese.) 3. *Gorytes quinquecinctus* Fabr. ♀ (Grabwespe). Vergr. (Aus Handlirsch.)
c Coxen, tr Trochanter, f Femur, ti Tibie, ta Tarsus.

Fig. 89.

Scherenbein von *Carcinocoris erinaceus* Handl. (Phymatidae). Vergr. (Nach Handlirsch.) F Schenkel mit einem Fortsatz, der den unbeweglichen Finger der Schere bildet, an den sich als beweglicher Finger die Schiene Ti anlegt. Tarsen fehlen bereits.

Fig. 91.

Sammelbein einer Arbeitsbiene. Vergr. (Aus Handlirsch.)

der Schiene und Reduktion des Tarsus auf ein Glied, welches durch Verbreiterung und Abflachung auffällt und so wie der Schenkel die charakteristischen zu Schrillwürzchen umgeänderten Dornen trägt. Die Beine werden übereinander gerieben. Bei den Larven der Passaliden (Coleoptera) reibt das zu einem kurzen handartigen Gebilde reduzierte Hinterbein an der Hüfte des Mittelbeines. Die Sprungbeine der Acrydier sind in gewissem Sinne auch Stridulationsorgane.

10. Die Haftbeine oder Haltbeine. Bei den Männchen von *Dytiscus* (Schwimmkäfer) (Fig. 93) finden sich an den Vorderbeinen durch Umgestaltung der Tarsen entstandene, sehr fein ausgearbeitete Haftorgane, mit deren Hilfe das ♀ bei der Begattung festgehalten wird. Als Haftorgane werden auch manche von den oben erwähnten Endorganen des Fußes verwendet; sie gestatten z. B. den Fliegen das Laufen auf der Decke und an glatten senkrechten Flächen. Bei Dryiniden (Hymenoptera) sind die Vorderbeine des ♂ zangenartig (Fig. 94).

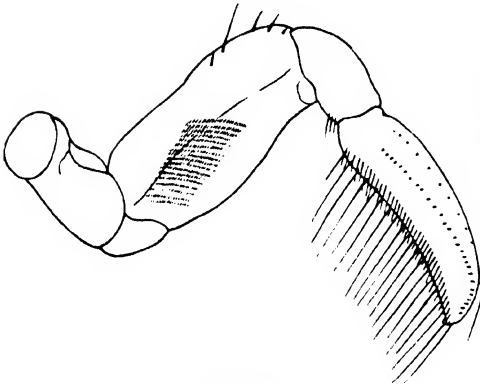


Fig. 92.

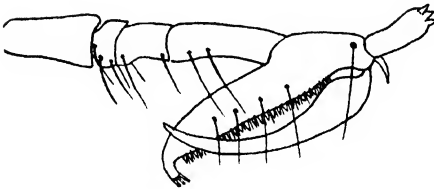


Fig. 94.

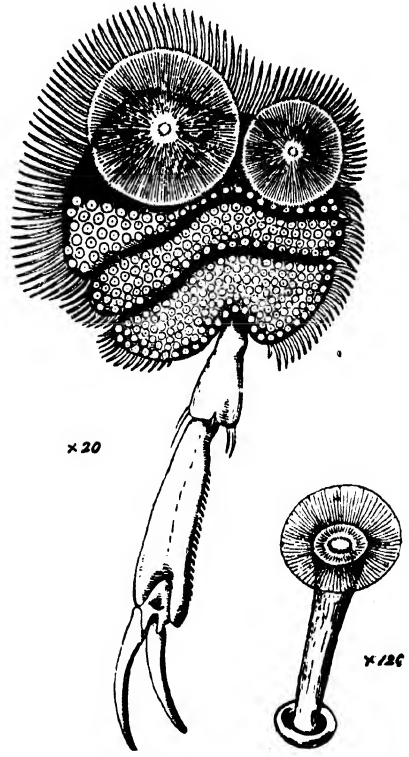


Fig. 93.

Fig. 92.

Stridulationsbein von *Corixa Geoffroyi* Leach ♂ (Hemiptera). Vergr. (Nach Handlirsch.)

Fig. 93.

Haftbein von *Dytiscus* ♂ (Coleoptera). Vergr. (Nach Miall.)

Fig. 94.

Haltbein (Kopulationsbein) von *Lonchodryinus tricolor* Kieff. ♂ (Hymenoptera). Die zwei vorletzten Fußglieder bilden eine Zange. Vergr. (Aus Handlirsch.)

11. Die Tastbeine. Bei manchen Insekten ist das erste oder ein anderes Beinpaar unter Beibehaltung seiner allgemeinen Form besonders verlängert und wird gleich zarten Tastern nach vorne gestreckt. So bei vielen Eintagsfliegen und mehreren Dipteren (Culiciden, Chironomiden).

Dies sind nur die wichtigsten mit bestimmten Funktionen verbundenen Modifikationen. Wir finden aber außerordentlich viele, denen wir, wenigstens vorläufig, keine bestimmte Funktion zuweisen können. Ich meine die zahllosen sog. atelischen Bildungen, von denen

ich beispielsweise nur die mächtig vergrößerten Vorderbeine der Lamellicorniergattung *Euchirus*, die stark verdickten oder verbreiterten, deformierten Hinterbeine (teils der Schenkel, teils der Schienen) vieler Hemipteren aus den Familien der Coreiden (Fig. 95) (*Mictis*, *Anoplocnemis*, *Leptoglossus* und viele andere) oder Pentatomiden (*Eusthenes* u. a.), dann die bezahnten dicken Hinterschenkel diverser Hymenopteren (Chalcididen, *Stephanus* usw.), endlich noch die merkwürdig deformierten Hinterbeine gewisser Veliiden (*Rhagovalia*) erwähne.

Auch für Reduktionserscheinungen gibt es bezüglich der thorakalen Beine eine Fülle von Beispielen. Ich nenne zuerst die für die Larven der Holometabolen geradezu typische Verkleinerung der Gliedmaßen, die in mehreren Reihen bis zu völligem Schwunde fort-

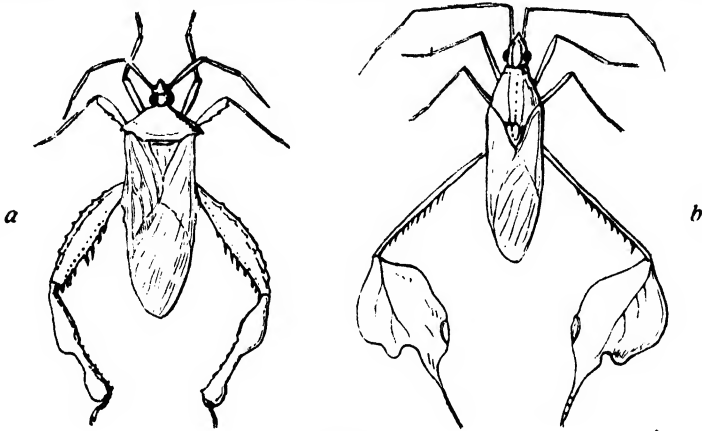


Fig. 95.

Hypertrophisch entstellte Hinterbeine zweier Coreiden (Hemipteren). (Aus Berlese.)
a *Metapodius latipes* Dr., *b* *Anisoscelis phyllopus* L.

schreitet, und von der es in diesen Gruppen nur wenige Ausnahmen gibt (z. B. Sialiden-, Trichopteren-, Dytiscidenlarven, Raupen von *Stauropus fagi* u. a.). Bei Heterometabolen sind solche Reduktionen im Jugendstadium selten, doch fehlen sie nicht gänzlich: einige Pflanzensäuse (Homoptera). Reduktionen oder Schwund im imaginalen Stadium sind gleichfalls zu beobachten; sie betreffen entweder nur ein Beinpaar, wie z. B. die Vorderbeine gewisser Tagsschmetterlinge oder die Mittelbeine bei *Blastophaga breviventris* Mayr ♂ (Hymenoptera), oder alle drei Beinpaare: z. B. viele Cocciden ♀, Strepsipteren ♀, *Ascodipteron* ♀ (Streblidae), Psychiden ♀ (Lepidoptera) u. a. m.

Die Flügel sind zweifellos jene Organe, welche unter allen Arthropoden nur den Insekten zukommen. Während die Flügel der Wirbeltiere und speziell der Vögel, Fledermäuse und Flugsaurier aus Gliedmaßen entstanden sind, haben jene der Insekten, wie man heute sicher weiß, mit den Gliedmaßen nichts zu tun, und alle Theorien, welche bestrebt waren, derartige Homologien zu erdenken, mußten wieder aufgegeben werden. So hat man eine Zeitlang gemeint, jedes Segment habe ursprünglich zwei dorsale und zwei ventrale Beine gehabt, und aus den ersteren seien die Flügel entstanden. Von anderer Seite wurde versucht, die Zahl der Thoraxsegmente zu verdoppeln, wobei nun die Gliedmaßen teils als Beine entwickelt, teils zu Flügeln umgewandelt

worden seien. Wieder andere Autoren suchten die Flügel mit Tracheenkiemen zu homologisieren, wie sie sich z. B. noch an den Hinterleibsringen der Eintagsfliegenlarven finden. Da aber, wie wir zeigen werden, diese Tracheenkiemen Beinderivate sind, mußte auch diese Theorie, die unter allen am längsten standhielt, wieder als unhaltbar bezeichnet werden. Aus all diesen Versuchen entnimmt man jedoch, daß es den Forschern stets widerstrebt, die Flügel als ganz neue selbständig entstandene Gebilde anzusehen. Man konnte sich eben mit Recht nicht vorstellen, daß so wunderbar vollkommene und komplizierte Organe aus Nichts plötzlich entstanden seien, denn bei der üblichen Ableitung der Insekten aus Myriopoden und bei der Annahme der Apterygoten, speziell der Campodea als Ur-Insekten müßte man ja zu dem Gedanken kommen, die Flügel seien bei solchen Tieren eigens



Fig. 96.

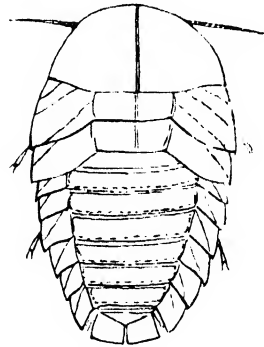


Fig. 97.

Fig. 96.

Cyphon-Larve (Coleoptera). Man beachte die auffallenden Seitenlappen der Thorax-segmente. Vergr. (Original.) (Nach einer Photographie von Adolph.)

Fig. 97.

Larve einer *Blaber*-Art (Blattariae), nat. Gr. (Schematisch nach Brunner.) Man beachte die „Pleuren“ oder Seitenlappen der Thoraxsegmente, aus denen die Flügel hervorgehen, und die Seitenlappen der Abdominalsegmente.

zum Zwecke des Fluges spontan entstanden. Wer sich aber einigermaßen mit meiner Trilobitentheorie befreundet hat, der wird ohne weiteres zugeben müssen, daß durch sie alle diese Widersprüche und Schwierigkeiten mit einem Schlage behoben wurden. Die sogenannten „Pleuren“ der Trilobiten sind nichts anderes als Hautduplikaturen an den Seiten aller Segmente, ganz unabhängig von den ventralen Gliedmaßen. Diese „Pleuren“ finden sich nicht nur an den drei dem Insektenthorax entsprechenden postcephalen Segmenten, sondern auch an den folgenden, welche mit dem Abdomen der Insekten homolog sind. Wollte man nun eine Übergangsform zwischen Insekten und Trilobiten konstruieren, so müßte man ihr kleinere Seitenlappen des Prothorax, größere des Meso- und des Metathorax und abermals kleinere der Hinterleibsringe zuschreiben. Diesen Zustand finden wir nun bei vielen Ur-Insekten aus der Gruppe der Palaeodictyopteren (Dictyoneuriden usw.) tatsächlich realisiert, und es kann wohl keinem

Zweifel mehr unterliegen, daß die auch bei rezenten Insekten, z. B. bei vielen Blattarien und bei allerlei Larven (z. B. *Silpha*, *Elmis*, *Cyphon*) noch vorhandenen Seitenlappen der Segmente den Pleuren der Trilobiten bzw. den Flügeln gleichwertig sind (Fig. 96, 97). Speziell unter den Blattarien finden sich sehr instruktive Jugendformen und brachyptere Weibchen, bei denen man deutlich sehen kann, daß zwischen den Anlagen der Flügel und den Seitenlappen der anderen Segmente kein nennenswerter Unterschied besteht.

Während des Embryonallebens ist von Flügeln noch nichts zu sehen, aber bald nach dem Verlassen des Eies, meist schon nach der ersten oder zweiten Häutung, erscheinen an den Seiten des zweiten und dritten Thoraxsegmentes kurze Lappen, die im Laufe der weiteren Entwicklung an Größe nach und nach zunehmen. Aus diesen Lappen oder, wie man sie auch nennt, Flügelscheiden, werden bei der letzten die Imago liefernden Häutung die definitiven Flügel herausgezogen. Diese sind zunächst noch sehr weich und bilden einen mit Flüssigkeit gefüllten Sack, an dem man bereits die Anlagen der künftigen Rippen erkennt, längs denen stets Tracheenäste verlaufen. Die frisch ausgeschlüpften Tiere hängen sich meistens an irgend einen Gegenstand derart fest, daß die Flügelsäcke abwärts hängen, worauf sich dieselben ausdehnen, strecken, ihre Falten verlieren und schließlich erhärten, indem sich die Chitinlamellen der Ober- und Unterseite fest aneinander legen und miteinander verkleben oder wenigstens durch Chitinpfeiler verbunden werden. Die Flüssigkeit schwindet, die Hypodermis schrumpft, und es bleibt ein scheinbar totes, starres Gebilde übrig, in welchem aber immerhin noch die Tracheen und sogar feine Nervenzüge nachweisbar bleiben, die zu Sinneshaaren führen. Auch dürften nicht alle Blutbahnen atrophieren, denn es bleiben oft noch auf der Flügelfläche funktionsfähige Drüsen erhalten. Bei den Holometabolen werden die Flügel viel später angelegt, und zwar in Form versenkter Imaginalscheiben, die erst bei jener Häutung, welche zum sogenannten Puppenstadium führt, nach außen verlagert werden und dann ähnlich aussehen, wie im letzten präimaginalen Larvenstadium der Heterometabolen.

Über die ursprüngliche Stellung und Beschaffenheit der Flügel sind wir, Dank der zahlreichen paläozoischen Funde und der gründlichen auf ontogenetischer Grundlage ausgeführten Studien von Redtenbacher, Comstock-Needham und anderen, heute ziemlich gut unterrichtet. Bei den Ur-Insekten hatten die Flügel noch dieselbe horizontal seitlich abstehende oder etwas schräg nach hinten gerichtete Lage wie die „Pleuren“ der Trilobiten (Fig. 98). Auch die allerdings noch nicht sehr zahlreichen Funde fossiler Larven dieser primitiven Insekten, der Palaeodictyopteren, tragen ihre Flügellappen in derselben Stellung. Gleiches gilt auch noch für einige bereits weiter vorgeschrittene Typen, z. B. für die Megasecopteren. Aber auch bei einigen Gruppen, welche heute als Larven bereits ihre Flügelscheiden stark nach hinten orientiert haben, war im Paläozoikum und selbst später noch eine mehr schräg nach hinten und außen gerichtete Stellung die Regel; so bei Ephemeriden und Blattarien.

Im Laufe der weiteren Spezialisierung wurde nun diese ursprüngliche Stellung der Flügel mehr und mehr modifiziert, so daß die Flügelscheiden der Larven jetzt meistens nach hinten gerichtet sind oder sich in einigen Fällen sogar derart umschlagen, daß ihre Oberseite dem Körper aufliegt und die Unterseite nach oben zu liegen kommt (Ortho-

pteren, Odonaten). Wir wissen, daß die ursprünglichsten Palaeodictyopterenflügel noch mit sehr breiter Basis seitlich an den Tergiten der Thoraxsegmente befestigt waren und jedenfalls infolge ihres noch sehr einfachen Gelenkes bloß in dorsoventraler Richtung eine beschränkte Beweglichkeit besaßen, wie wir sie heute nur noch bei den Eintagsfliegen annähernd erhalten sehen, wo allerdings schon die Fähigkeit vorhanden ist, die Flügel in der Ruhe mit den Oberseiten aneinanderliegend senkrecht aufzustellen. Es scheint, daß selbst dies den Ur-Insekten noch nicht möglich war, denn wir finden bei den Fossilien

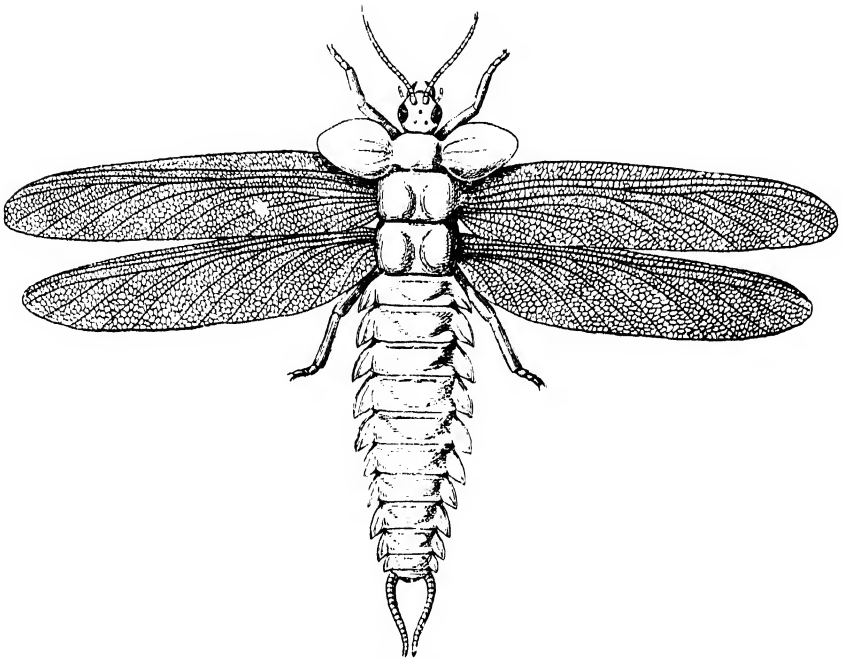


Fig. 98.

Ein sehr primitives Palaeodictyopteron aus dem Carbon: *Stenodictya lobata* Brongn. Schematische Rekonstruktion nach Handlirsch. Nat. Gr. Man beachte die prothorakalen Flügellappen, die auffallende Homonomie der Flügel und die Seitenlappen der Abdominalsegmente.

stets die rein horizontale Stellung beibehalten, und das Tier in der Bauchlage in den Stein eingebettet, während Abdrücke anderer Insekten meistens entweder die Flügel nach hinten übereinander gelagert darstellen, wenn das Tier in der Bauchlage eingebettet wurde, oder es ist, wie speziell die meisten fossilen Ephemeriden, in der Seitenlage mit aufgestellten Flügeln konserviert — sofern die Beziehungen zwischen Leib und Flügel nicht gänzlich gestört sind. Auch die Odonaten haben noch die ursprünglich horizontal ausgebreiteten und zum Teil in der Ruhe vertikal aufstellbaren Flügel einigermaßen beibehalten, jedoch im Zusammenhange mit der höheren Spezialisierung des Thorax und der Gelenke wesentlich vervollkommenet, was sich, wie immer, in einer starken Einengung der Flügelwurzel, Komplikation der Gelenke und ausgezeichnetem Flugvermögen kundgibt. Bei den wenigen anderen Insektengruppen, bei welchen horizontal ausgebreitete, nur vertikal aufstellbare

Flügel vorkommen, so besonders bei den Tagsschmetterlingen, handelt es sich um eine sekundäre, mit der flächenhaften Verbreiterung der Flügel zusammenhängende Erscheinung.

Heute ist bei der überwiegenden Mehrzahl der Insekten ein Zustand eingetreten, der ein vollkommenes Zurücklegen der Flügel über das Abdomen gestattet, wobei die Flügelflächen entweder horizontal übereinandergelagert oder schräg dachartig mit dem Vorderrande nach unten gekehrt gehalten werden. Unter diesen Typen gibt es solche mit sehr schmaler Flügelbasis, die in vielen Fällen sogar stielartig ausgebildet ist (z. B. viele Dipteren), aber auch noch gar manche, bei denen die Verbindung zwischen Thorax und Flügel sich eine große Strecke weit an der Seite des betreffenden Thoraxsegmentes hinzieht, wie namentlich an den Hinterflügeln sehr vieler Geradflügler und Schnabelkerfe. In diesen Fällen ist der hintere Rand des Flügels gegen den Thorax zu immer sehr biegsam und faltbar.

Über die ursprüngliche Konsistenz der Insektenflügel erhalten wir durch die Fossilien nur insofern eine Auskunft, als wir bei allen sehr tiefstehenden Formen beide Flügelpaare vollkommen gleich ausgebildet finden, während ja bekanntlich heute das erste Paar sehr oft mehr oder weniger dicker und stärker chitiniert ist als das zweite, an welchem immer noch die sog. Rippen oder Adern deutlich hervortreten, während diese Bildungen immer mehr verschwinden, je mehr die Umwandlung der Vorderflügel zu sog. „Flügeldecken“ fortschreitet. Dieser Differenzierungsprozeß ist bei den Coleopteren wohl am weitesten gediehen, findet sich aber auch bei Hemipteren, Blattarien, Orthopteren, Dermapteren u. a. Da nun die „Pleuren“ der Trilobiten sicher starre, derbe Gebilde waren, wie noch heute die Seitenlappen der Segmente z. B. bei den Blattarien, könnte man event. vermuten, daß auch die ursprünglichen Insektenflügel eine solche Konsistenz besaßen. Ich glaube aber, dies gilt nur für die Jugendformen, bei denen die Flügellappen noch keine bedeutende Ausdehnung erlangt hatten, aber nicht mehr für die Imagines, bei denen offenbar zugleich mit der starken flächenhaften Ausdehnung eine Reduktion der Dicke der Cuticula eintrat. Wir sehen nämlich bei allen Ur-Insekten bereits ein vollkommen deutliches Geäder, wenn auch die einzelnen Hauptadern und ihre Zweige nebst dem fein netzartig verzweigten sogenannten Zwischengeäder nicht so kräftig ausgebildet sind, wie etwa heute bei Libellen, Netzflüglern u. dgl. Wir können daraus vielleicht schließen, daß bei den ersten Insektenflügeln beide Paare etwa jene Beschaffenheit besaßen, die heute die Vorderflügel bei vielen Mantodeen, Orthopteren, Fulgoriden u. a. zeigen und die man als „pergamentartig“ bezeichnet im Gegensatz zu der „hornigen“ der Käferflügeldecken und der „häutigen“ der Libellen, Fliegen usw.

In ihrer Gestalt und Größe waren die beiden Flügelpaare ursprünglich einander so ähnlich, daß es bei einzeln gefundenen Flügeln oft nicht ganz leicht ist, festzustellen, welchem Paare sie angehören. Oft besteht der ganze Unterschied nur darin, daß bei den Hinterflügeln eine geringe Ausdehnung des basalen Teiles der Hinterrandpartie, wie wir es nennen, des „Analteiles“ eingetreten ist. Solch weitgehende Homonomie der Flugorgane ist heute schon recht selten.

Bevor wir nun auf die Besprechung des Flügelgeäders und der wichtigsten Richtungen eingehen, in denen sich die Spezialisierungen der Flugorgane bewegen, wollen wir noch jener prothorakalen An-

hängegedenken, die bei den ursprünglichsten Palaeodictyopteren so mächtig entwickelt sind, daß man sie geradezu als drittes Flügelpaar bezeichnet hat, denn sie scheinen tatsächlich, in einzelnen Fällen wenigstens, beweglich und mit einem Geäder versehen gewesen zu sein, in anderen Fällen dagegen machen sie den Eindruck einfacher Verbreiterungen der Scheibe des Prothorax. Es ist gewiß von Interesse, daß noch heute bei Jugendformen von Termiten, *Calotermes rugosus* Müll. (Fig. 99), lappenartige Erweiterungen des Prothorax auftreten, die später wieder verschwinden. Ich kenne aber kein tiefstehendes Insekt, bei welchem noch im Imagostadium irgend ein Überbleibsel der Prothorakalfügel erhalten wäre, und bin daher gezwungen, etwaige Versuche, dergleichen bei Holometabolen zu entdecken, abzulehnen. So hat man sogar versucht, die Käferflügeldecken nicht dem zweiten, sondern dem ersten Thoraxsegmente zuzurechnen. Auch die Flügelrudimente der Termitoxenien halte ich

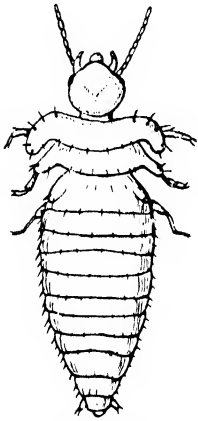


Fig. 99.

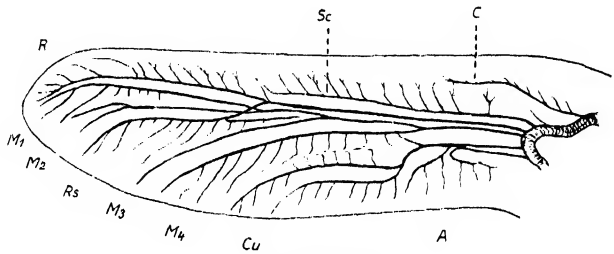


Fig. 99.

Fig. 100.

Junge Larve von *Calotermes rugosus* Müller (Isoptera). Vergr. (Aus Escherich.) Man beachte die großen Seitenlappen des Prothorax, welche bei der weiteren Entwicklung verschwinden.

Fig. 100.

Tracheen im Flügel einer Libellenlarve. Vergr. (Aus Handlirsch.) Man sieht, wie der Sector radii *Rs* die ersten Äste der Medialis *M₁* und *M₂* überquert und dann einen Ast in der Richtung gegen die Flügelbasis entsendet, an dem sich später die als „Brücke“ bezeichnete Ader ausbildet.

für mesothorakale und nicht für prothorakale Bildungen, desgleichen die sogenannten „Tegulae“ oder Flügelschuppen, welche bei vielen Insekten (z. B. Hymenopteren, Lepidopteren) über der Wurzel der Vorderflügel liegen. Aber die sogenannten „Patagia“ der Schmetterlinge scheinen doch dem ersten Thorakalsegmente anzugehören, machen jedoch nicht den Eindruck von Flügelrudimenten.

Man hat seinerzeit angenommen, der ursprüngliche Insektenflügel sei fächerartig gewesen, mit mehr oder weniger radial aus der Wurzel auslaufenden „Adern“ oder „Rippen“, die alternierend der oberen bzw. der unteren Lamelle angehören. Man unterschied so zwischen „Konvex“- und „Konkavadern“, und Hagen (1889) konnte sogar durch Spaltung eines Flügels scheinbar eine vollkommene Scheidung zwischen dem Geäder der Oberseite und der Unterseite durchführen. Ein Schnitt, quer durch einen Flügel, bildet in der Regel eine Zickzacklinie, deren obere Ecken durch die sog. konvexen und deren untere durch die konkaven Adern gebildet werden. Als aber Redtenbacher,

der in seiner großen im Jahre 1886 erschienenen Geäderstudie noch oben angedeuteten Standpunkt einnahm, durch die Untersuchung des Tracheensystems in einem eben gehäuteten Libellenflügel (Fig. 100) erkannte, daß sich hier ein Ast einer Ader (des Radius) mit der nächstfolgenden Ader kreuze, mußte er die alte, namentlich von Adolph und Brauer vertretene Ansicht aufgeben und zugeben, daß die Äste ein und derselben Ader teils konvex, teils konkav sein können (1888). Auf der von Redtenbacher entdeckten ontogenetischen Methode bauten dann Comstock und Needham (1899) weiter und lieferten eine solide Basis für alle weiteren Studien auf diesem Gebiete. Sie zeigten, daß die Rippen oder Adern des Insektenflügels, also jene stärker chitinisierten Leisten, welche dem zartesten Flügel eine gewisse Steifheit verleihen, fast immer genau längs der den Flügel durchziehenden Tracheenstämmen und deren

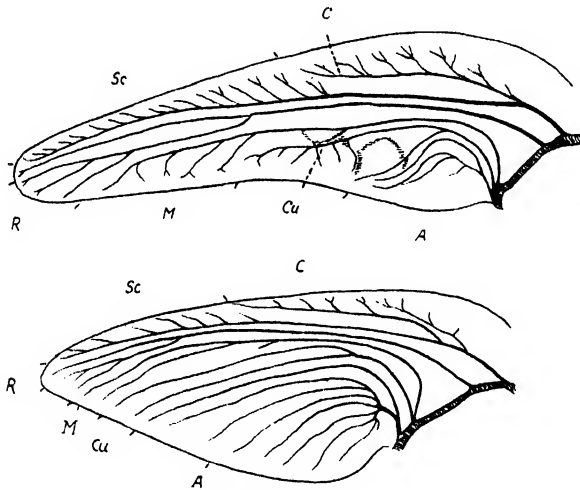


Fig. 101.

Tracheensystem in einem Locustiden-Flügel. (Nach Comstock.) C Costa, Sc Subcosta, R Radius mit Sector, M Medialis, Cu Cubitus, A Analis.

feineren Verzweigungen laufen, bzw. daß eben die Tracheen in die Rippenanlagen hineinwachsen (Fig. 101, 102). Sie zeigten aber auch, daß das Tracheensystem des Flügels aller Insekten auf ein einfaches, später näher zu besprechendes Grundschema zurückzuführen ist. Diesem Schema entsprechen häufig noch die jüngeren ontogenetischen Stadien von Formen, die im reiferen Zustande eine viel höhere Spezialisierung darbieten. Daß Comstocks Methode richtige Resultate erzielte, hat Handlirsch durch seine Studien an fossilen Insekten bestätigt, denn es herrscht zwischen dem Urschema, welches die beiden Amerikaner auf ontogenetischem Wege erzielten, und dem Geäder der primitivsten Paläodictyopteren eine nicht zu verkennende Übereinstimmung.

Das „Geäder“ (Fig. 103) aller dieser wirklich ursprünglichen Flügel besteht nur aus folgenden Haupt-Adern: 1. Eine einfache unverzweigte Vorderrand- oder Costalader, kurz Costa genannt. 2. Eine ziemlich parallel mit dieser verlaufende und nicht weit von ihr entfernte Unterrand- oder Subcostalader, kurz Subcosta genannt; sie entsendet höchstens einige kurze Ästchen schief nach vorne. 3. Eine gleichfalls nicht weit von

diesen abgerückte, bis zur Flügelspitze reichende Ader, die man als Radialader oder kurz als Radius bezeichnet; aus ihr entspringt in der Basalhälfte, schief nach hinten auslaufend ein einziger Hauptast, der Sector radii, der seinerseits vermutlich durch zweifache Gabelung in vier Zweige oder Äste zerfiel, während der Radius im engeren Sinne höchstens gegen das Ende zu einige kurze Ästchen schräg nach vorne aussandte. 4. Ganz ähnlich gebaut wie dieser Radius mit seinem Sector war ursprünglich die vierte Hauptader, die Medialader oder Medialis,

deren Zweige sich bogenförmig mehr und mehr gegen den Hinterrand neigten. 5. Weiterhin folgte noch eine ähnlich gebaute Ader, die Cubitalader, kurz als Cubitus bezeichnet; ihre Zweige, deren ursprüngliche Zahl ebenso wie jene der Medialis nicht mit voller Sicherheit anzugeben ist, aber sicher nicht größer war, ziehen alle bogenförmig in den Hinterrand. 6. Als letzte, den Abschluß des Adersystemes nach hinten bildende Gruppe sind die sogenannten Analadern oder kurz die Analysis zu bezeichnen, ihre etwa drei bis vier Zweige laufen gleichfalls in steilem Bogen in den Hinterrand. Hinter den Analadern wollen manche Forscher noch eine besondere Ader gefunden haben, die sie mit dem Namen

„Axillaris“ bezeichnen. Ich kann sie bei den Urformen nicht erkennen.

Wir können es nicht unterlassen, hier noch einiger neuer Theorien zu gedenken, welche mit dem bisher Gesagten in Widerspruch stehen. So will Berlese, auf der von ihm angenommenen Gliederung eines Thoraxsegmentes in vier hintereinander liegende Abschnitte weiterbauend, auch eine Gliederung des normalen Flügels in vier solche Abschnitte annehmen, die er als Anteala, Präala, Interala und Postala bezeichnet. Meines Erachtens ist diese Hypothese vollkommen unhaltbar, denn zahlreiche Untersuchungen haben ergeben, daß die Tracheen, welche in die Flügeladern eindringen, entweder aus einem einheitlichen stärkeren Tracheenbogen entspringen, welcher vorne und hinten mit dem thorakalen Tracheensystem in Verbindung steht, oder aus zwei vermutlich sekundär durch Unterbrechung des genannten Bogens entstandenen Hauptstämmen. Es ist mir nicht gelungen, irgendwelche Anhaltspunkte zu finden — sei es in der ontogenetischen Entwicklung oder bei fertigen Flügeln —, welche einen Anhaltspunkt für eine solche Teilung der Flügelfläche bieten könnten. Auch die ältesten Fossilien lassen weder die Gliederung des Thorax noch der Flügel im Sinne Berleses erkennen.

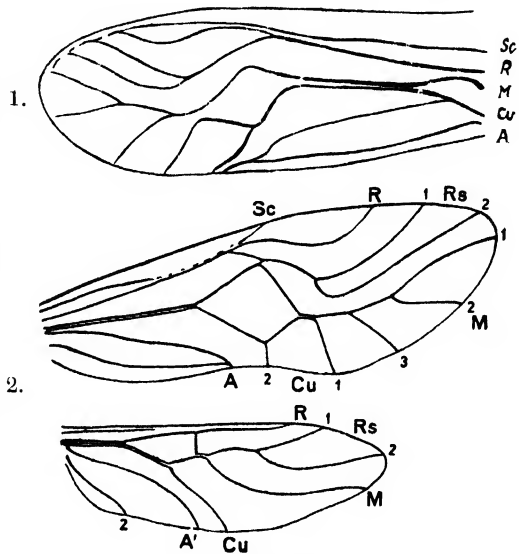


Fig. 102.

Flügel einer Psocide. 1. Tracheen im Nymphenflügel. 2. Das definitive Geäder mit den wiederholten Anastomosen und zu scheinbaren Queradern verlagerten Längsadern. Vergr. (Nach Handlirsch.)

Gleichfalls völlig unhaltbar scheint mir die neuestens von Martynow (1925) versuchte Teilung des Flügels in zwei wesentlich verschiedene Teile, in die Palaeala und Neala, zu sein. Diese Hypothese geht von der Ansicht aus, die zurücklegbaren Flügel seien nicht direkt von den horizontalen der Palaeodictyopteren abzuleiten, bei welchen, so wie noch heute bei Ephemeriden und Odonaten, eben nur der als Palaeala bezeichnete Teil des Flügels vorhanden sei (weshalb diese Tiere als „Palaeoptera“ bezeichnet werden), sondern eine ganz selbständige Bildung, die nur auf gemeinsame Ahnenformen zurückführe. Die „Neoptera“ genannten Tiere haben hinter dem Hauptteil des Flügels, also hinter der Palaeala, noch die Neala, auch Jugum genannt, ein Gebilde, welches noch erhalten bleibt, wenn die Flügel sekundär wieder die horizontale Stellung einnehmen. Damit hängt zusammen, daß manche Autoren die Zahl der Analadern mit drei annehmen, eine eventuell noch hinter diesen drei Adern erhaltene Ader aber als Vena cardinalis bezeichnen und einen Ast derselben als Vena arcuata (siehe auch oben

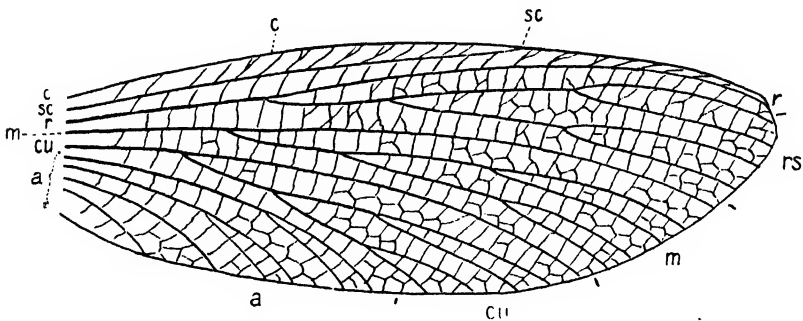


Fig. 103.

Typus eines sehr ursprünglichen Insektenflügels (*Palaeodictyopteron*). c Costa, sc Sector Radii, m Medialis, r Radius, rs Radial Sector, cu Cubitus, a Analadern. (Nach Handlirsch.)

die Vena axillaris). Aus dieser Vena arcuata nun entspringen die zahlreichen den Fächerteil der Hinterflügel stützenden Adern, und in dieser eben für die Neala charakteristischen Bildung sollen alle Neoptera übereinstimmen. Sie seien daher monophyletisch abzuleiten und nicht, wie Handlirsch meint, heterophyletisch. Nach Martynow wären also geradezu zweimal selbständig Insektenflügel entstanden.

Ich glaube wohl, daß es heute, nach den auf ontogenetischer Basis erzielten und durch die Palaeontologie bestätigten Kenntnissen über die Homologie der Flugorgane und ihres Geäders (bei allen Insekten), nicht mehr zu bezweifeln ist, daß es sich in den Flügeln um eine monophyletische Schöpfung handelt, in dem Zurücklegen derselben und der damit verbundenen Umwandlung des Anteiles dagegen um eine heterophyletische. Wären die beiden Hauptreihen Martynows selbständig entstanden, so bliebe wohl die oft verblüffende Ähnlichkeit des larvalen Geäders der Neoptera mit jenem der Palaeoptera unverstänlich, und es müßten sich doch auch in der übrigen Organisation schwerwiegende Unterschiede herausgebildet haben, denn die Flügel können ja nicht eine eigene, von der des ganzen Organismus unabhängige Evolution durchmachen. Auch will ich hier noch darauf hinweisen, daß es keineswegs an Übergangsformen zwischen

den beiden Haupttypen Martynows gebricht, denn schon im Paläozoikum lebten Formen, deren Flügel sicher noch dem Typus der Palaeoptera entsprechen, aber schon schräg zurückgelegt waren (z. B. *Sypharoptera*) oder sogar schon ganz der Stellung der Neoptera entsprechen (*Hadentomum* Fig. 104). Und bei den Vorfahren von Tieren, welche die Flügel heute ausgesprochen zurückgelegt haben, waren früher Larven vorhanden, deren Flügelscheiden schräg nach hinten und außen gerichtet erscheinen: z. B. fossile Blattarien und Protoblattoiden. Doch es bedarf dieser Argumente kaum, denn schon die Untersuchung eines reicheren rezenten Materiales genügt, um zu zeigen, daß es überhaupt keine Neala gibt, sondern nur ein verschieden und mehr oder weniger stark differenziertes Analfeld, dessen Adern schon

bei Paläodictyopteren sich manchmal bis auf etwa 15 oder 20 vermehren. Ob diese Analaderäste aus diesem oder jenem Hauptstamme abzweigen, ist nicht leicht zu ermitteln und bei

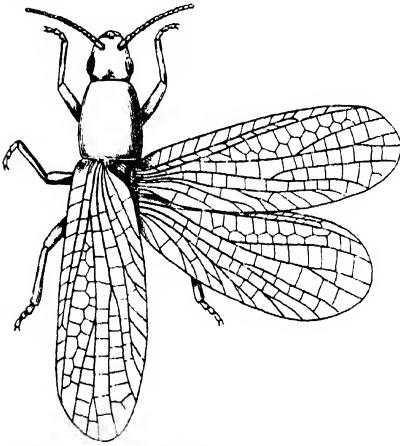


Fig. 104.

Hadentomum americanum Handl. Ein carbonisches Insekt mit noch homonomen aber schon zurückgelegten Flügeln und reduziertem Geäder. Vergr. (Nach Handlirsch.)

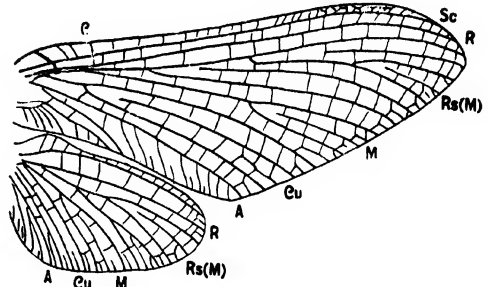


Fig. 105.

Fig. 104.

Fig. 105.

Flügel von *Siphurus typicus* Eat. (Ephemera). Vergr. (Aus Handlirsch.) Man beachte die sogenannten „Schaltadern“, welche scheinbar in keiner direkten Verbindung mit den Hauptadern stehen.

nahe verwandten Formen oft recht verschieden. Speziell in der Reihe der Blattarien und Protoblattoiden finden sich neben Formen mit typisch fächerartigem Analfeld auch solche, bei welchen die Adern aus einem Hauptaste schräg nach hinten abzweigen; z. B. *Protophasma*, *Diploptera* (Fig. 109) u. v. a.

Die oben angeführten Hauptadern oder Längsadern, wie wir sie im Gegensatz zu den später zu besprechenden Queradern nennen wollen, verzweigen sich normalerweise durch Spaltung in Äste, die meist in spitzem Winkel zulaufen und sich durch weitere Gabelung in mehr oder minder zahlreiche Zweige teilen können. In manchen Fällen entspringen die Äste oder Zweige einer Ader nicht durch dichotomische Gabelung, sondern der Reihe nach kammartig aus dem Stamme, oder es teilt sich eine Ader in ein ganzes Büschel von Zweigen. Nicht selten kommt es auch vor, daß einzelne Zweige insofern ihren Anschluß an die Hauptader einbüßen, als ihr basaler Teil die Chitinverstärkung auf-

gegeben hat (Fig. 105). Man nennt sie dann Schaltadern oder Schaltsektoren und kann manchmal noch auf ontogenetischem Wege durch das Studium der Tracheen den Anschluß erkennen. Auch sehen wir oft, daß ein Tracheenast senkrecht von der Hauptader abzweigt und durch eine sogenannte Querader zu einem Längsaderzweige oder Schaltsektor führt, so daß es auch Teile von Längsadern gibt, welche von Queradern kaum zu unterscheiden sind.

Die Zwischenräume zwischen diesen Hauptadern oder Längsadern und ihren Ästen waren, wie schon erwähnt, ursprünglich von einem sehr feinen, engmaschigen und völlig unregelmäßigen Netzwerk, dem sog. Zwischengeäder erfüllt, welches aber bald durch

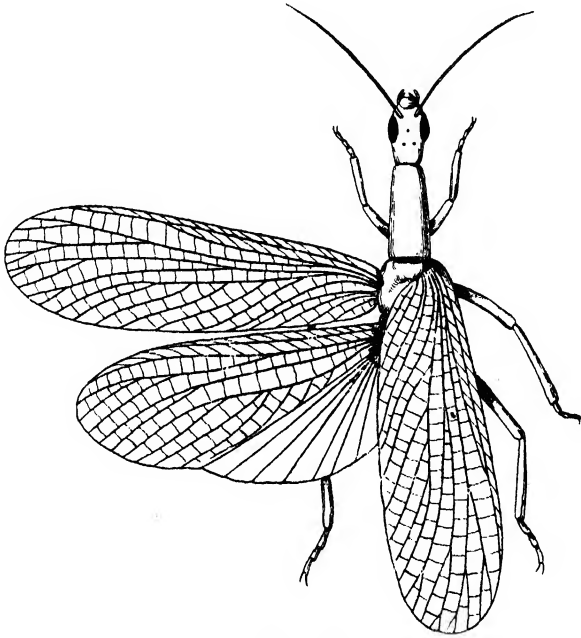


Fig. 106.

Eine Ur-Heuschrecke aus dem Carbon (*Spanioidera ambulans* Handl.). Etwas vergr. (Nach Handlirsch.) Die Flügel werden bereits zurückgelegt und sind durch die Vergrößerung des faltbaren Analteiles der Hinterflügel heteronom geworden.

regelmäßigere straffere, von einer Längsader zur anderen reichende sog. Queradern ersetzt wurde — anscheinend im Zusammenhange mit der zarter werdenden Struktur der ganzen Flügelmembran.

Schon frühzeitig begann in mehreren Reihen eine mehr oder minder auffallende Vergrößerung des Analteiles der Hinterflügel (Fig. 106). Bei Formen, welche noch die horizontale Stellung der Flügel beibehielten, sehen wir zunächst nur eine Vermehrung der Analaderäste, die der Größenzunahme des betreffenden Flügelteiles entspricht. Ist jedoch die Fähigkeit des Zurücklegens der Flügel einmal erworben, so kommt es bald zur Bildung eines Längsgelenkes zwischen Cubitus und Analis, welches die Faltung des Hinterflügels gestattet. Bei fortschreitender Vergrößerung des Analteiles und Vermehrung seiner Adern bilden sich dann immer mehr fächerartig von der Wurzel auslaufende Gelenkfalten, die ein Zusammenlegen selbst der größten „Analfächer“ in der Ruhe-

lage gestatten. Diesen Zustand finden wir besonders in den Reihen der Geradflügler, Schaben, Fangheuschrecken, Stabheuschrecken und Ohrwürmer in schönster Ausbildung (Fig. 107). Sehr häufig schrumpft bei dieser Hypertrophie des Analfächers der Hauptteil des Flügels, der sogenannte Spreitenteil, mehr und mehr ein, so daß schließlich fast nichts mehr davon übrig bleibt, wie z. B. bei den Ohrwürmern, bei den Tridactyliden u. a. Es mag hier noch darauf hingewiesen werden, daß die fächerartige Ausbildung der Analadern in sehr verschiedener Weise zustandekommt. Man erkennt dies leicht bei Untersuchung größerer Serien, und ich beschränke mich hier darauf, an die schon erwähnten Hinterflügel von *Protophasma* zu erinnern und an allerlei Blattoideen, bei denen die zahlreichen schräg nach hinten aus einem Hauptaste auslaufenden Adern den Anteil ausfüllen, während z. B. bei Heuschrecken alle Strahlen nach vorne aus einer gekrümmten kurzen Ader entspringen.

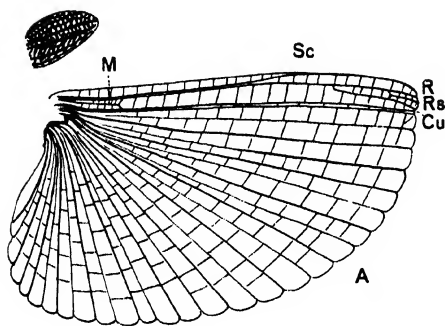


Fig. 107.

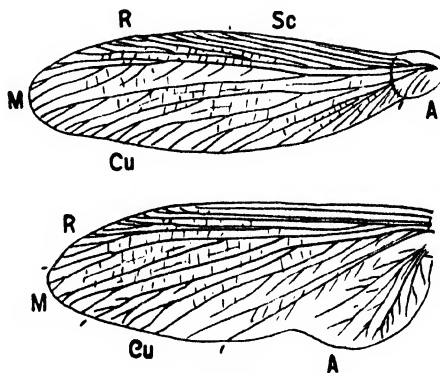


Fig. 108.

Flügel von *Tettix subulata* L. (Acrydiodea). Vergr. (Nach Handlirsch.) Vorderflügel sehr reduziert. Im Hinterflügel sind die Hauptadern ganz vorn zusammengedrängt, dafür ist der Analfächer (A) besonders mächtig entwickelt.

Fig. 108.

Flügel der ältesten Termitenform (*Mastotermes Darwiniensiis* Frogg.). Vergr. (Aus Handlirsch.) Man sieht im Vorderflügel bereits den typischen Termitencharakter, die Abwurfalte und das auf ein Minimum reduzierte Analfeld. Im Hinterflügel ist das Analfeld noch ziemlich groß und faltbar, während bei den höheren Termiten beide Flügel gleich sind. Aderbezeichnung wie üblich.

Verschieden davon ist die Analfächerbildung bei den Megalopteren, Trichopteren, Fulgoriden, Perlarien u. a. Auch sind die Faltungen in den einzelnen Gruppen sehr verschieden, am kompliziertesten vielleicht bei den Dermapteren, wo sich zu den Längsgelenken noch Quergelenke gesellen, die es gestatten, den ganzen Flügel zu einem kleinen Päckchen zusammenzulegen. Komplizierte Faltungen des ganzen Hinterflügels, nicht nur des Anteiles, kommen bekanntlich bei allerlei Insekten vor, u. a. bei Heteropteren und besonders allgemein bei Käfern.

Es ist hier wohl angebracht, darauf hinzuweisen, daß durch Reduktion des Analfächers sekundär wieder eine Gleichheit beider Flügelpaare zustande kommen kann. Das beste Beispiel dafür sind die Termiten, Abkömmlinge schabenähnlicher Tiere. Bei der primitivsten Gattung dieser Ordnung, bei *Mastotermes* (Fig. 108), finden wir noch einen umgeschlagenen, mäßig großen Anteil an den Hinter-

flügeln erhalten, der bei allen höheren Termiten bereits vollkommen fehlt oder nur mehr als Rudiment erhalten ist. Martynow hält die Homonomie der Termitenflügel für einen primären Zustand, ist aber zweifellos im Unrecht, denn, abgesehen von *Mastotermes*, gibt es ja noch viele andere Argumente für die Ableitung der Termiten von schabenähnlichen Tieren mit bereits heteronomen Flügeln.

Außer der eben besprochenen Differenzierung durch Vergrößerung des Analteiles der Hinterflügel beginnt gleichfalls schon im Paläozoikum eine Umwandlung der Vorderflügel zu sogenannten Flügeldecken oder Elytren, wobei meist mit einer Verdickung der Chitincuticula ein Undeutlichwerden der Adern und oft eine wesentliche Verkleinerung (im Vergleiche zu den Hinterflügeln) erfolgt. Die ersten Anzeichen solcher Differenzierung sieht man schon bei Protoblattoiden

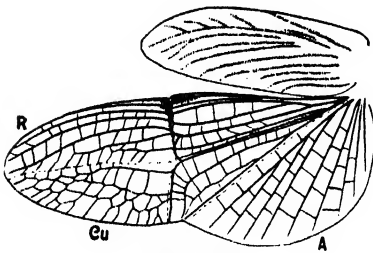


Fig. 109.

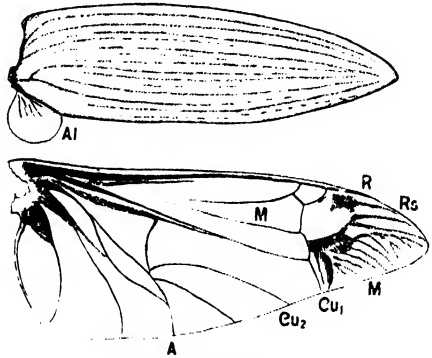


Fig. 110.

Fig. 109.

Flügel von *Diploptera dytiscoides* Serv., einer sehr käferähnlichen Blattarie. Vergr. (Aus Handlirsch.) Der Vorderflügel erinnert durch die Form und das verwischte Geäder an eine Flügeldecke. Im Hinterflügel sind die Adern (*R. Cu*) sehr hoch spezialisiert, die Äste der Analis entspringen aus einem Stamme nach hinten. Man beachte auch die Längs- und Quergelenke.

Fig. 110.

Flügel des großen Wasserkäfers (*Hydrophilus piceus* L.). Vergr. (Aus Handlirsch.) Am Hinterende der Flügeldecke ist eine für gewöhnlich zurückgeschlagene „Alula“ *Al* erhalten. Der Hinterflügel ist faltbar und zeigt sehr spezialisiertes Geäder.

wie z. B. *Eucaenus* u. a. Auch bei den australischen Protocoleopteren Tillyards ist das Geäder bereits recht unregelmäßig geworden, und die Gestalt erinnert schon sehr an eine Käferflügeldecke. Die permischen Palaeohemipteren lassen bereits ähnliche Verhältnisse erkennen, wie wir sie unter den heute lebenden Hemipteren finden, wenn auch die Differenzierung des härteren basalen Flügelabschnittes von dem zarthäutigen Endabschnitte noch nicht so scharf durchgeführt ist, wie bei unseren Baumwanzen.

An Beispielen für eine Umwandlung der Vorderflügel in oben angedeutetem Sinne herrscht unter den rezenten Insekten Überfluß, und ich brauche nur an das Heer der Käfer (Fig. 110), Schaben (Fig. 109), Wanzen, Ohrwürmer zu erinnern, denen ich noch manche Typen aus der Reihe der Phasmoden, der Mantodeen, der Heuschrecken, der Homopteren, ja selbst einzelne Neuropteren (*Psectra*) und Psociden (*Sphaeropsocus*) anschließen. Mit dieser Umwandlung verlieren die

Vorderflügel sehr häufig wesentlich an Umfang (z. B. Staphylinidae, Dermaptera, Phasmidae, Strepsiptera (Fig. 111) usw.) und an der Fähigkeit, aktiv an der Flugbewegung mitzuwirken. Man betrachtet sie in teleologischen Kreisen nur mehr als Schutzorgane für die darunter

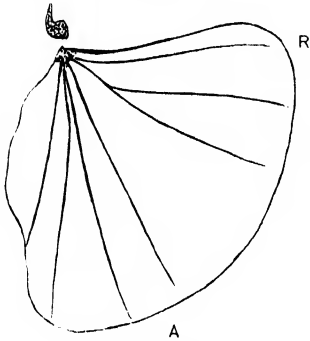


Fig. 111.

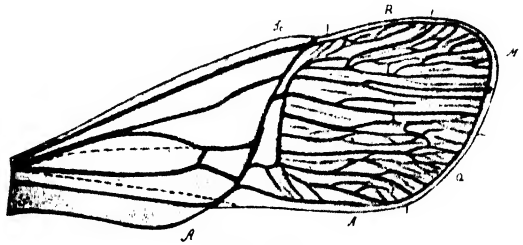


Fig. 112.

Tracheenverlauf im Vorderflügel von *Syromastes* (Coreidae), $\times 8$. (Nach Handlirsch.)

Fig. 111.

Flügel eines Strepsipteron. Vergr. (Nach Handlirsch.) Der Vorderflügel ist rudimentär, der Hinterflügel dagegen groß und fächerartig.

geborgenen Hinterflügel, vergißt dabei jedoch, daß gerade bei Deckflüglern sehr häufig die Hinterflügel atrophieren und daß in anderen Fällen die reduzierten Deckflügel den größten Teil der Hinterflügel frei-

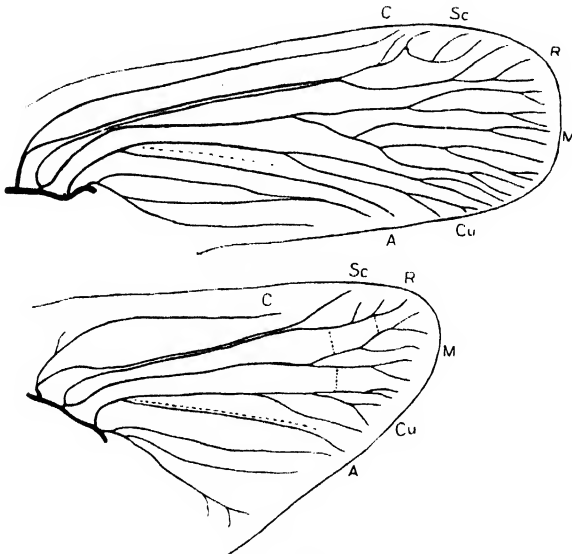


Fig. 113.

Tracheen in den Flügeln einer Nymphe von *Dictyophora europaea* L. (Homoptera, Fulgeridae). Vergr. (Nach Handlirsch.)

lassen, wie z. B. bei vielen Phasmoden oder bei den Käfern *Atractocerus* und *Necydalis* oder bei den Strepsipterenmännchen. Meines Erachtens ist die Flügeldeckenbildung nichts als eine Stufe zur Reduktion oder Atrophie.

Auch an den Vorderflügeln treten frühzeitig allerlei Gelenkbildungen auf. Am bekanntesten darunter ist wohl wieder die Abgrenzung des Analteiles durch eine bogenförmige Längsfalte, wie wir sie bei der großen Masse der Schaben des Paläozoikums und der späteren Perioden finden. Bei den Protoblattoiden war dieses Gelenk höchstens angedeutet. In der großen Gruppe der Hemipteren (Fig. 112—114) ist das Analfeld, hier „Clavus“ genannt, durch eine gerade Gelenkfalte begrenzt, die „Sutura ciavi“. In beiden Reihen sehen wir Beispiele für ein mehr oder minder deutliches Schwinden dieser Bildung bei einigen hochspezialisierten Typen, einerseits bewirkt durch eine stärkere Verhornung des ganzen Flügels bei Verwischung der Sutura, andererseits durch eine weitgehende Reduktion des Analteiles (z. B. bei Pflanzenläusen).

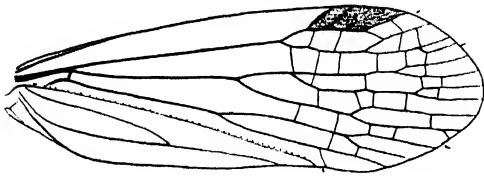


Fig. 114.

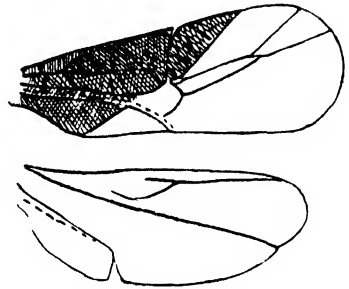


Fig. 115.

Flügel von *Dictyophora europaea* L. (Fulgoridae). Subcosta und Radius verschmolzen. Flügelmal gut ausgebildet. Analfeld (Clavus) im Vorderflügel durch eine Gelenkfalte abgegrenzt. Vergr. (Nach Handlirsch.)

Fig. 115.

Flügel von *Dipsocoris alienus* H. S. (Hemiptera). Vergr. (Nach Handlirsch.) Beispiel eines hochspezialisierten Hemipterenflügels mit sehr reduziertem Geäder und abgegliedertem „Cuneus“.

Es gibt aber auch im Bereiche des Vorderflügels noch allerlei andere Gelenkbildungen. So sehen wir z. B. schon bei Protoblattoiden (*Fulgorina* usw.) eine Gelenklinie von vorne nach hinten schräg den Flügel überqueren und alle Längsadern an dieser Stelle schneiden. Ähnliches finden wir bei Mantodeen, dann auch bei Fulgoriden, Singicaden, und besonders bei den Wanzen bildet sich an der Grenze zwischen dem starren Basalteile des Flügels, dem Corium, und der zarten Endpartie, der Membran, ein deutliches Gelenk aus, zu dem noch manchmal weitere Gelenkfalten in der Nähe des Vorderrandes auftreten und ein kleines dreieckiges Feld, den „Cuneus“ begrenzen (Capseidae, Anthocoridae, Dipsococidae) (Fig. 115). Es sei hier auch gleich bemerkt, daß selbst bei zarten Flügeln im Spreitenteile Gelenkfalten auftreten, welche die Adern kreuzen; so beispielsweise bei Hymenopteren und selbst bei Libellen.

Durch alle diese Bildungen wird der Flug der betreffenden Tiere natürlich sehr verschieden beeinflusst, denn der Flügel ist nicht mehr, wie ursprünglich, ein starres einheitliches Gebilde, sondern ein System

in verschiedener Weise nachgiebiger und verschieden beweglicher Flächen. Das Studium der Funktion aller dieser Dinge ist jedoch erst in den Anfängen und bedarf noch einer sorgfältigen ontogenetischen Behandlung, da ja vielleicht manche dieser Störungen des normalen Aderverlaufes nur auf Faltenbildungen oder Knickungen beruhen können,

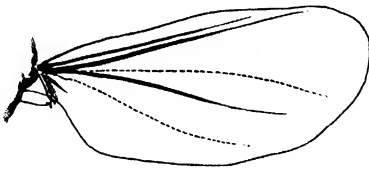
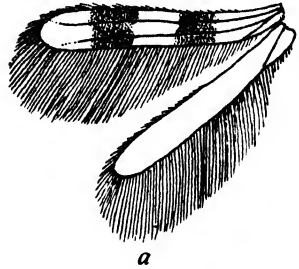


Fig. 116.



a

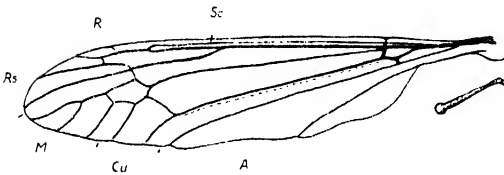
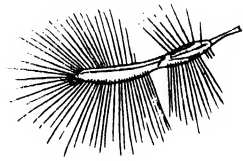


Fig. 117.



b

Fig. 119.

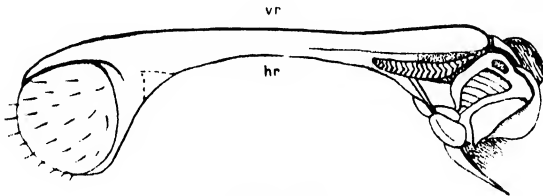


Fig. 118.

Fig. 116.

Vorder- und Hinterflügel einer Schildlaus (*Monophlebus*). Vergr. (Aus Handlirsch.) Im Vorderflügel ist das Geäder auf einige unverzweigte Adern beschränkt. Der Hinterflügel ist fast wie bei Dipteren reduziert.

Fig. 117.

Vorder- und Hinterflügel von *Tipula* (Diptera). Vergr. (Nach Handlirsch.)

Fig. 118.

Schwingkölbchen (Hinterflügel) von *Eristalis tenax* L. (Diptera). Vergr. (Nach Berlese.) Die verschiedenen Sinnesorgane an der Basis sind nicht näher bezeichnet. *vr* Vorderrand, *hr* Hinterrand.

Fig. 119.

Federartige Flügel, bei denen der Ausfall an Flügelfläche durch Behaarung ersetzt ist. a. *Aeolothrips fasciata* L. (Thysanoptera). b. *Oligella foveolata* All. (Coleoptera, Trichopterygidae) Hinterflügel. Vergr. (Aus Handlirsch.)

deren wir ja viele gesehen haben, denn der größere definitive Flügel steckt immer in einem zu kleinen Behälter, in der larvalen Flügelscheide, und erscheint dort manchmal ganz zusammengeschoben, förmlich zerknittert.

Eine gleichfalls schon im Paläozoikum beginnende Spezialisierung besteht in der Verschmälerung der Flügelbasis. Sie tritt namentlich in der Gruppe der Megasecoptera und bei den zygoteren Odonaten

deutlich in Erscheinung, wo die Flügel noch nicht über dem Abdomen faltbar sind und mehr oder minder deutlich gestielt erscheinen. In beiden Fällen sind Vorder- und Hinterflügel fast gleich und lassen eine Einschränkung der Zahl und Ausdehnung ihrer Analadern erkennen. Gleiches gilt für viele Formen aus der Reihe der Panorpaten, wie z. B. *Bittacus*, wo aber die Flügel bereits zurückgelegt sind. Auch bei Formen mit sehr heteronomen Flügeln, wie z. B. bei Dipteren, kommen solche Stielbildungen vor (Fig. 117).

Im Gegensatz zu der weiter oben besprochenen Vergrößerung der Hinterflügel findet in vielen Reihen eine Verkleinerung dieser Organe statt, die bei Erhaltung der Flugfähigkeit bis zu fast völligem Schwunde

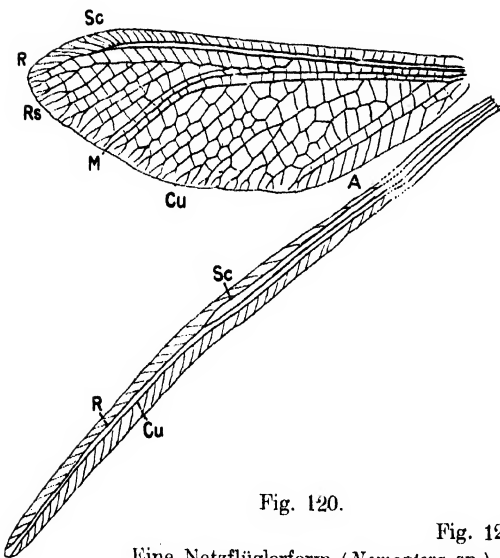


Fig. 120.

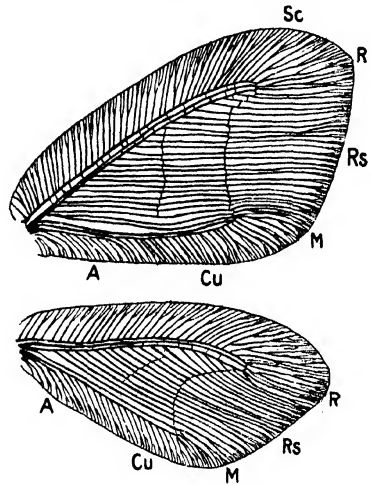


Fig. 121.

Eine Netzflügerform (*Nemoptera* sp.) mit auffallend heteronomen Flügeln. Die Hinterflügel bilden ein sehr langes schmales Band mit reduziertem Geäder. Vergr. (Nach Handlirsch.)

Fig. 121.

Flügel eines Neuropteron (*Psychopsis zebra* Brauer). Spezialisierung durch starke Vermehrung der Hauptaderäste, welche gegen den Rand zu schmale „Gabelzinken“ bilden. Die Queradern sind regelmäßig angeordnet. Vergr. (Nach Handlirsch.)

führen kann. Der Beispiele für diese Entwicklungsrichtung gibt es viele: Männchen der Cocciden (Fig. 116), alle Aphiden, Psylliden, Psociden, viele Neuropteren (Coniopterygiden u. a.), viele Lepidopteren, manche Trichopteren, alle Singicaden und viele andere Homopteren, die Hymenopteren, vor allem aber die gesamten Dipteren oder Zweiflügler (Fig. 117), bei denen das zweite Flügelpaar zu kleinen kolbenartigen Gebilden, den sog. Halteren oder Schwingkölbchen, umgewandelt ist, welche vermutlich eine Funktion als Sinnes- bzw. Gleichgewichtsorgane bekommen haben und selbst noch in manchen Fällen erhalten bleiben, wenn die Vorderflügel rudimentär geworden sind (Fig. 118). In vielen Fällen, wie z. B. bei den winzigen Trichopterygiern (Fig. 119) unter den Käfern, werden die Hinterflügel zu einem schmalen Bande, dessen Tragfähigkeit jedoch durch einen Haarsaum gewährleistet wird. Eine auffallende, bei Lepidopteren [*Himantoptera* (Zygaenidae)] und Neuropteren (Nemopte-

riden) vorkommende Spezialisierung der Hinterflügel besteht in einer bandartigen Verschmälerung und oft beträchtlichen Verlängerung derselben (Fig. 120).

In bezug auf die Zahl der Aderäste und der Queradern bewegt sich die Entwicklung gleichfalls in zwei extremen Richtungen. Man findet dabei in den meisten Fällen, daß sich Längs- und Queradern gleichzeitig vermehren oder vermindern. Ersteres ist hauptsächlich bei den Tieren aus den Verwandtschaftsreihen der Orthopteren und Blattarien der Fall, aber auch bei den Odonaten, vielen Hemipteren, Neuropteren (Fig. 121) und einigen anderen; letzteres bei den Abkömmlingen der Panorpatenreihe, also bei Trichopteren, Lepidopteren und Dipteren, aber auch bei Physopoden, Hymenopteren und Hemipteren, speziell bei vielen Homopteren aus verschiedenen Gruppen, dann bei Embidarien u. a. Die Reduktion geht oft so weit, daß manchmal nur einzelne Aderreste übrigbleiben, wie bei den Chalcididen und Pflanzenläusen. Die Vermehrung der Adern fällt ebensowenig immer mit der Vergrößerung der Flügel, als die Verminderung mit einer Verkleinerung derselben zusammen; das sehen wir an den großen Schmetterlingen mit ihren Riesenflügeln, in denen nicht mehr Adern vorhanden sind als bei vielen kleinen Motten. Häufig ist allerdings eine gewisse Beziehung zwischen sehr weitgehender Verkleinerung, speziell Verschmälerung der Flügel und Reduktion der Adern zu erkennen, so z. B. bei den Thysanopteren (Fig. 119), bei den kleinsten Motten und winzigen Hymenopteren. In solchen Fällen ist, wie schon oben erwähnt, die Tragfläche oft durch federartige Behaarung ersetzt. Sowohl die Vermehrung als die Verminderung der Aderzahl begann schon im Paläozoikum, wie uns die zahlreichen riesigen Odonaten, viele Blatterien einerseits und die Magasecopteren, *Sypharoptera*, *Hudentomum* u. a. anderseits deutlich zeigen.

Als Spezialisierungen meist jüngeren Datums wären noch zu erwähnen: einerseits die am Vorderrande der Vorderflügel bei verschiedenen Gruppen auftretenden sogenannten Flügelmale oder Pterostigmen (Fig. 122, 124), mehr oder minder ausgedehnte, zwischen den ersten zwei bis drei Längsadern gelegene Stellen mit stärkerer Chitinisierung, denen man gerne die Rolle eines Versteifungsapparates zuschreibt. Wir finden sie allgemein bei den Odonaten, ferner bei den meisten Hymenopteren, vielen Panorpaten, Trichopteren, Raphidien, Neuropteren, Psociden u. a. Anderseits sind zu erwähnen die Haftapparate, welche ein Anhängen des Hinterflügels an den Vorderflügel bewirken, so daß beide funktionell eine Einheit bilden. Am schönsten ausgebildet sind sie bei den Hymenopteren (Fig. 122), deren Hinterflügel am Vorderrande eine Reihe eigenartig hakenartig gekrümmter Borsten trägt, die sich an einen umgeschlagenen Hinterrand des Vorderflügels hängen; man nennt diesen Apparat Retinaculum. Bei Lepidopteren (Fig. 123, 125) sind zweierlei Haftapparate zu finden, das Jugum bei tiefstehenden Formen und das Frenulum bei höheren. Ersteres ist ein lappenartiger Fortsatz am proximalen Ende des Hinterrandes der Vorderflügel, der in eine Falte am Vorderende des Hinterflügels eingreift, letzteres besteht aus einzelnen oder in Büscheln stehenden langen Borsten nahe der Basis des Hinterflügelvorderrandes, welche Borsten sich in eine förmliche Schlinge des Vorderflügelhinterrandes einhaken. Einfachere Haftapparate, durch Falten am Hinter- bzw. Vorderrande erzeugt, kommen in mehreren Gruppen vor.

Eine sehr merkwürdige, wohl einzig dastehende Ausbildung der Flug-

organe treffen wir bei den Libellen (Fig. 124) oder Odonaten, wohl den besten Fliegern unter allen Insekten. Auch diese Spezialisierung beginnt schon im Paläozoikum bei den Protodonaten, deren Flügel bereits in einigen wesentlichen Momenten von jenen der Paläodictyopteren abweichen. Wenn ich mich nicht täusche, so beginnt schon dort die so merkwürdige Kreuzung der Äste der Medialis und des Sector radii,

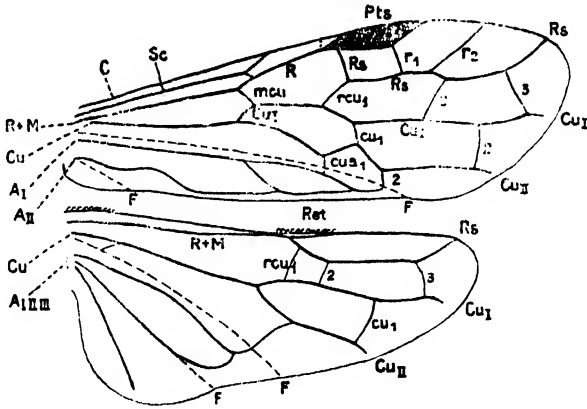


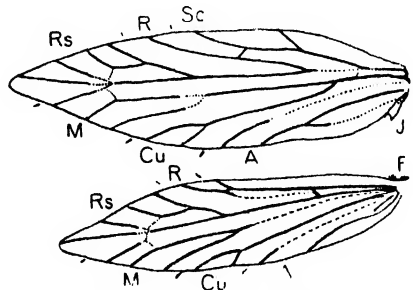
Fig. 122.

Flügel einer Blattwespe aus der Gruppe der Xyelinen. Schematisch Vergr. (Nach Handlirsch.) Bezeichnung der Längsadern wie üblich. Die typischen Queradern sind in folgender Weise bezeichnet: $r_{1,2}$ Radialqueradern, mcu Mediocubitalquerader, $rcu_{1,2,3}$ Radiocubitalqueradern, $cu_{1,2}$ Cubitalqueradern, $cua_{1,2}$ Cubitoanalqueradern. Man beachte das Flügelmal Pts , das Retinaculum ret , die Gelenkfalten f und die Verschmelzung des R mit der M im basalen Teile.

durch welche offenbar die Reihe der anderen auffallenden Umänderungen ausgelöst wurde. Zu diesen gehört die Bildung des sog. Nodus, eines Gelenkes in der Costalgegend, dann das Auftreten eines Flügelmales, weiter distal am Vorderrande. Später erst kam es zur Aus-

Fig. 123.

Flügel eines primitiven Schmetterlings (*Micropteryx*). (Nach Comstock.) Bemerkenswert ist diese sehr weitgehende Übereinstimmung zwischen beiden Flügeln, die geringe Zahl der Queradern und der als Jugum J bezeichnete Haftapparat. Am Hinterflügel sind Borsten, welche dem Frenulum (F) höherer Lepidopteren entsprechen. Der Stamm der Medialis ist erhalten.



bildung der für die Anisopteren so charakteristischen Dreiecksbildungen, durch besondere Anordnung und Ausbildung einiger Queradern. Diese Dreiecke lassen sich bei mesozoischen Formen in ihrer Entwicklung schön verfolgen, und wir kennen sogar Arten, bei denen ein Flügelpaar in dieser Spezialisierung dem anderen vorausseilt. Die Vergrößerung des Analteiles der Hinterflügel bei den Anisopteren beginnt gleichfalls schon bei den Protodonaten, desgleichen die starke Vermehrung der Längs- und Queradern. Die Zygopteren sind einen anderen Weg gegangen, haben es wohl auch zu einer Kreuzung, einem Nodus und

Flügelmal gebracht, aber die Tendenz zu einer Vermehrung der Längsadern ist vielfach erloschen, und es kommt sogar oft zu einer starken Reduktion. Die Dreiecksbildung unterbleibt, dafür aber strecken sich die Flügel häufig im Basalteile, was mit einer weitgehenden Reduktion des Analteiles verbunden ist. Es geht nicht an, den Zygopterenflügel mit seiner fast stielartigen Basis als etwas ursprüngliches hinzustellen. Auch glaube ich nicht, daß sich die Kreuzung der Adern und die Nodusbildung durch Konvergenz erklären lassen wird.

Es würde den verfügbaren Raum weit überschreiten, wollten wir hier noch weiterer Ausgestaltungen des Insektenflügels gedenken, von denen gewiß manche vom flugmechanischen, andere vielleicht vom phylogenetischen Standpunkte Interesse erwecken können. In erstere

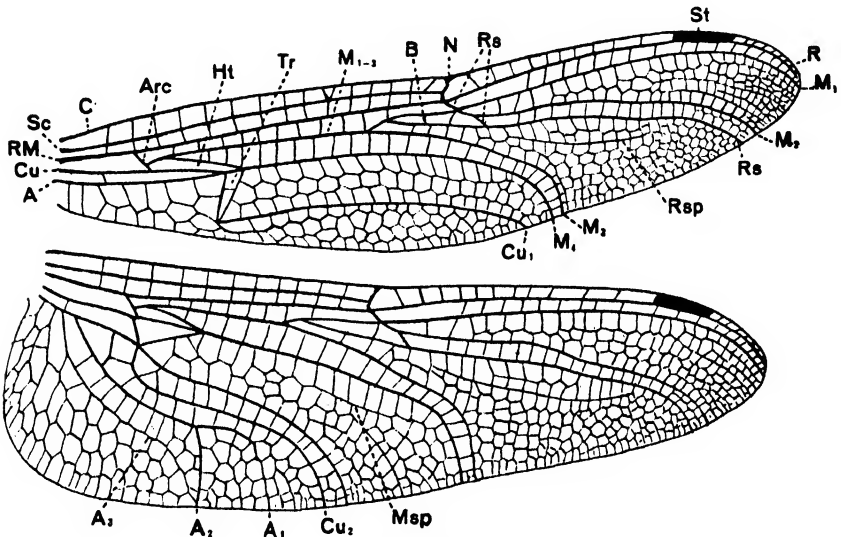


Fig. 124.

Flügel einer anisopteren Odonate (*Scapania*). Vergr. (Nach Handlirsch.) Man beachte die Dreiecksbildungen: Ht Hypertrigonalraum und Tr Dreieck, den Nodus N, die Anlagerung der Medialis M an den Radius R nahe der Basis, die Einschiebung des Sector radii Rs zwischen die Medialäste M₂ und M₃, die eigentümliche Zellenbildung, den supplementären Sector des Radius Rsp. und das Flügelmal St.

Kategorie gehören jedenfalls die bei Lepidopteren so häufigen schwanzartigen Verlängerungen der Hinterflügel oder die Spaltung der Flügelfläche in zwei bis sechs federartige schmale Bänder (Fig. 125), wie wir sie bei den Federmotten finden, oder die in vielen Ordnungen wiederkehrenden ausgeschweiften Spitzen der Vorderflügel u. a. In die zweite Kategorie dürften die am proximalen Ende des Hinterrandes bei Vorder- oder auch bei Hinterflügeln auftretenden, mehr oder minder großen, oft stark abgeschnürten Läppchen, die man auch als Alulae bezeichnet, gehören. Sie finden sich z. B. an den Vorderflügeln von *Hydrophilus* (siehe Fig. 110) und mancher Carabiden, auch mancher Dipteren, wo sie als Squamula oder Squama (Schüppchen) bezeichnet werden und systematischen Wert besitzen, oder an den Hinterflügeln von Jassiden und anderen Homopteren (Fig. 126).

Wohl kaum ein anderes Organsystem unterliegt so häufig der Reduktion, als die Insektenflügel. Diese Reduktion ist entweder nur

eine teilweise, das Flugvermögen nur mehr oder minder beeinträchtigende, oder auch eine totale. Solche Reduktionen kommen entweder nur bei einzelnen Individuen einer Art oder bei einem Geschlechte vor, oder sie sind für eine Art, Gattung oder selbst Ordnung charakteristisch. Welch geringe systematische Bedeutung ihnen zukommt, ersehen wir aus der Tatsache, daß oft sehr nahe stehende Arten diesbezüglich stark voneinander abweichen. Da es sehr viele mit guten Flügeln versehene Insekten gibt, welche trotzdem fast nie fliegen, so kann man die Re-

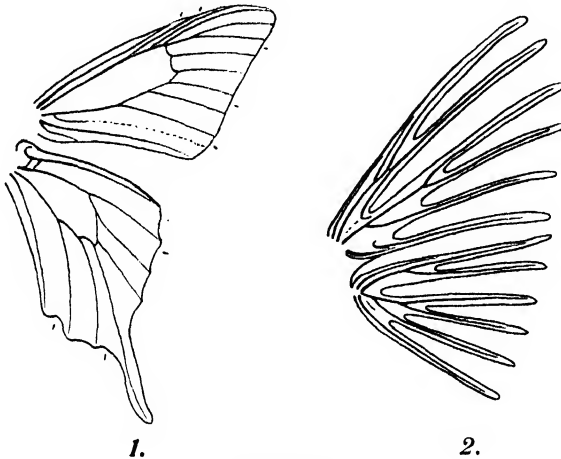


Fig. 125.

Spezialisierte Schmetterlingsflügel. (Aus Handlirsch). 1. *Papilio Podalirius* L., auffallend durch das reduzierte Frenulum und die geschwänzten Hinterflügel. Der Stamm der Medialader ist erloschen. 2. *Orneodes* (Federmotte). Vergr. Das Frenulum ist stark ausgebildet, jeder Flügel in sechs Zipfel gespalten.

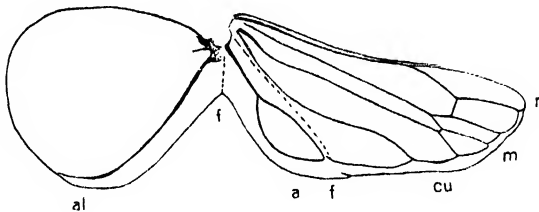


Fig. 126.

Hinterflügel von *Tettigonia bimaculata* Sign. (Jassidae, Homoptera). Vergr. (Original.) Man beachte den enorm vergrößerten, als (al) bezeichneten Endlappen des Analteiles, der durch eine Falte (f) begrenzt ist und in der Ruhe umgeschlagen wird.

duktionen nicht ohne weiteres auf den Nichtgebrauch zurückführen. Eine Abhängigkeit von Klimafaktoren (vermutlich Kälte) mag in manchen Fällen nachweisbar sein, ist aber bei der überwiegenden Zahl der Flugunfähigen sicher nicht anzunehmen. Bei den Larven der Heterometabolen sind die Flügel, wie erwähnt, zunächst kleine Seitenlappen der Segmente, Hautduplikaturen, in welche das Tracheensystem hineinwächst. Solche Seitenlappen finden wir auch bei der Apterygote *Lepisma*, und Sulč hat darin ein Tracheensystem nachgewiesen, welches dem eines Pterygotenflügels entspricht. Es handelt sich also offenbar auch hier um rudimentäre Flügel. Sehr interessant ist die bei Termiten

und Ameisen durch Abwerfen der Flügel entstandene Flügellosigkeit, denn sie ist durch einen präformierten Locus minoris resistentiae an der Basis des Flügels ermöglicht. Auch bei gewissen parasitischen Dipteren (*Melophagus*, *Lipoptena*) werden die Flügel leicht abgebrochen.

M. Bezzi (1916) hat in einer sehr instruktiven Zusammenstellung der flugunfähigen Dipteren den Versuch gemacht, dem Probleme in kausaler Denkweise näherzutreten. Er findet, die Reduktion scheine mit verborgenem Leben, Kälte, Symphylie bei Ameisen oder Termiten oder Ektoparasitismus zusammenzuhängen, doch seien nicht alle Gruppen empfänglich. Auch seine Erklärungen sind vorläufig nur Versuche, die einer weiteren Bestätigung bedürfen, welche sich aus einer umfangreichen Statistik ergeben könnte. Daneben müßte noch ausgiebig experimentell gearbeitet werden, denn bis jetzt ist in dieser Richtung noch sehr wenig geleistet worden. Nach einer Angabe Przibrams soll es einmal gelungen sein, die Flügelbildung durch Kälte nachteilig zu beeinflussen, und nach einer mündlichen Mitteilung Spandls erhielten zahlreiche *Saturnia*-Exemplare, deren Puppen aus dem Cocon genommen worden waren, viel kürzere Flügel als die normal entwickelten, was höchstens beweist, daß allerlei Störungen und abnorme Lebensbedingungen die Entwicklung dieser Organe direkt oder auf korrelativem Wege nachteilig beeinflussen können. Die Experimente von Dewitz (1902) ergaben kein brauchbares Resultat, da er mit zu drastischen Mitteln arbeitete, welche den Gesamtorganismus schwer schädigten. Besser sind immerhin die an *Drosophila* gewonnenen Resultate (von Lutz u. a.). Sie beruhen auf langer Züchtung durch viele Generationen in engem Raume oder in Dunkelheit und erzielten wenigstens kleine Reduktionen. Jedenfalls darf man sich die Sache nicht so leicht machen, wie viele Forscher es tun, die einfach sagen, diese oder jene Form brauche keine Flügel und habe sie daher verloren.

Vielleicht ist nachstehende kleine Übersicht, die nur aus der Erinnerung niedergeschrieben ist und daher keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben kann, geeignet, weitere Studien zu fördern.

Apterygogenea. Flügellosigkeit allgemein, leicht erklärlich, wenn man sich meiner Ansicht über die neotenische Natur dieser Tiere anschließt.

Ephemera. Durchwegs geflügelte Tiere aus fast allen Klimazonen.

Larven aquatisch, Imagines schwache Flieger.

Odonata. Durchaus geflügelt. In fast allen Klimaten. Larven aquatisch. Imagines ausgezeichnete Flieger.

Perlaria. Fast immer geflügelt, nur wenige Arten mit reduzierten Flügeln. Larven aquatisch. Imagines plumpe, träge Flieger. Vorwiegend kältere Gegenden und Gebirge.

Embiidaria. Weibchen flügellos, Männchen meist geflügelt. Tropische und subtropische Tiere von verborgener Lebensweise. Fliegen in der Nacht.

Locustodea. Nur in warmen und gemäßigten Gebieten. Die Mehrzahl der Arten sicher geflügelt, aber immerhin viele flugunfähige und selbst ganz flügellose Typen, besonders unter den höher spezialisierten Familien, wie z. B. unter den Höhlenheuschrecken (Stenopelmatischen Familien), unter den Grylliden und Gryllotalpiden, sowie in den mit *Ephippigera*, *Callimenes*, *Saga*, *Hetrodes* verwandten Reihen, welche ganz frei leben.

- Acrydiodea.** Fast nur in warmen und gemäßigten Gebieten. Flugunfähige Arten in verschiedenen Familien, wie z. B. den sehr aberranten Proscopinen, Pamphaginen u. a., die weder subterrän noch sonst aberrant leben.
- Phasmodea.** Nur in warmen Ländern. Freilebende Tiere. Vollkommen flugfähige Formen in der Minderheit.
- Dermaptera.** Meist verborgen lebende Tiere der warmen und gemäßigten Gebiete. Zahlreiche Arten mit reduzierten Flügeln, darunter nur eine ektoparasitisch auf Warmblütern lebende.
- Diploglossata.** Eine afrikanische, flügellose Art; lebt als Pelzparasit.
- Thysanoptera.** Kleine, teils verborgen, teils freilebende Tierchen aus den wärmeren und gemäßigten Regionen. Häufig flugunfähig oder auch flügellos, oder wenigstens in einem Geschlechte so.
- Blattariae.** Frei oder verborgen lebende, vorwiegend tropische, aber bis in die gemäßigten Gebiete verbreitete Tiere. Manchmal in beiden Geschlechtern, häufiger nur im weiblichen flugunfähig oder selbst ganz flügellos. Dies gilt sowohl für die normal lebenden, als für die wenigen bei Termiten oder in Höhlen lebenden Arten.
- Mantodea.** Vorwiegend in heißen und wärmeren Ländern, freilebend, träge Flieger. Relativ wenige ungeflügelte Formen.
- Isoptera.** Tropische und subtropische, verborgen lebende, soziale Tiere. Die Geschlechtstiere kurze Zeit flugfähig, dann nach Abwurf der Flügel so wie die massenhaft vorhandenen Arbeiter und Soldaten flugunfähig.
- Zoraptera.** Nur wenige tropische, verborgen lebende Tiere, teils geflügelt, teils flügellos.
- Corrodentia.** Vorwiegend frei lebende, über alle warmen und gemäßigten Gebiete verbreitete kleine Tiere. Träge Flieger, aber meistens flugfähig. Wenige Arten mit rudimentären, einzelne ohne Flügel, diese wohl meist verborgen, aber nie parasitisch lebend.
- Mallophaga et Siphunculata.** Durchwegs vollkommen flügellose ständige Ektoparasiten an Warmblütern. Man kann nicht behaupten, daß die Flügellosigkeit durch die Lebensweise entstanden ist, da sich diese Gruppen wahrscheinlich von bereits flügellosen Corrodentien ableiten.
- Coleoptera.** In dieser größten kosmopolitischen Insektenordnung finden wir flugunfähige Formen in den meisten Familien. Wir finden sie bei Formen mit freier Lebensweise und in allen Klimazonen, besonders häufig jedoch bei den subterränen Arten (Blindkäfern) und bei Nestparasiten. Die echten Höhlenkäfer haben meist flugfähige Verwandte, so daß man hier vielleicht berechtigt ist, einen kausalen Zusammenhang zwischen der Lebensweise und der Flugunfähigkeit zu suchen. Ob die Dunkelheit (bzw. die Augenlosigkeit) der bewirkende Faktor ist, oder ob nicht etwa auch hier der Aufenthalt durch die Organisation bedingt ist, bleibt zu prüfen. Auffallend groß ist die Zahl der Flügellosen in der Gruppe der Tenebrioniden, und wer Gelegenheit fand, in den Mittelmeerländern diese häufigen Tiere zu beobachten, die oft sehr lebhaft auf dem Sande herumlaufen, wird kaum begreifen, daß ihnen die Flügel schädlich sein könnten. In manchen Gruppen, wie z. B. bei Lampyriden, sind oft nur die Weibchen flugunfähig, aber auch in bezug auf andere Organe reduziert.

- Strepsiptera.** Die nur als Larven parasitischen Männchen sind flugfähig, die zeitlebens im Hinterleibe von Insekten verbleibenden Weibchen bis zur Madenform reduziert.
- Hymenoptera.** Gleichfalls eine kosmopolitische, äußerst formenreiche Gruppe. Unter den ältesten Formen, den Symphyten, scheinen flugunfähige Arten zu fehlen; unter den nächst höheren Terebrantien dagegen gibt es in mehreren Familien einzelne flugunfähige oder auch ganz flügellose, wie z. B. die Gattung *Pezomachus* u. a. Bei den hochspezialisierten Feigeninsekten treffen wir merkwürdigerweise flügellose Männchen. Unter den Aculeaten findet sich Reduktion oder Flügellosigkeit besonders häufig in der Gruppe der Heterogynen, vereinzelt schon bei Scoliidern und Tiphidien, regelmäßiger bei den Weibchen der Bethyriden, Scleropibbiden und Dryiniden, allgemein bei den Weibchen der Thynniden und Mutiliden, während die zeugungsfähigen Weibchen der Ameisen, wie die Männchen, fast ausnahmslos geflügelt sind und nur bei den Arbeitern zugleich mit dem Verluste der Fortpflanzungsfähigkeit auch jener der Flügel eintrat. Bei den höheren Aculeaten findet sich Verkümmern der Flügel nur vereinzelt, z. B. bei Pompiliden und einigen Weibchen von Meliponinen, aber die Arbeiter der Wespen und Bienen sind im Gegensatze zu jenen der Ameisen geflügelt.
- Megaloptera, Raphidoidea und Neuroptera.** Freilebende, auf alle Klimazonen verteilte Tiere. Ich kenne nur wenige Arten mit reduzierten Flügeln, z. B. *Psectra* (Hemerobiidae).
- Panorpatae.** Freilebende Formen aus wärmeren und gemäßigten Gebieten. Nur wenige flugunfähige Typen, vor allem die kälteliebenden Boreiden, die sogar auf Schnee herumlaufen. In Chile lebt ein flügelloser *Apterobittacus*.
- Trichoptera.** Eine bis in die kalten Zonen verbreitete Gruppe freilebender Tiere mit aquatischen Larven. Es sind nur vereinzelte Arten flugunfähig, ? vielleicht als Wirkung des Klimas.
- Lepidoptera.** Eine von den Tropen bis in das arktische Gebiet verbreitete Ordnung freilebender Tiere. Flugunfähige Formen finden sich in mehreren Reihen, aber anscheinend fast nur im weiblichen Geschlechte. Die Reduktion ist bloß bei wenigen Formen, wie z. B. bei Psychiden, eine vollkommene und fällt dort wieder mit einer allgemeinen Rückbildung der imaginalen Organe zusammen. Sehr bekannt ist, daß speziell manche kälteliebende Arten, wie die Frostspanner u. a., im weiblichen Geschlechte flugunfähig werden, doch tritt dieselbe Erscheinung auch bei mehr thermophilen Tieren ein.
- Diptera.** Bei dieser über alle Klimazonen verbreiteten, enorm formenreichen Gruppe treffen wir auch unter den normal frei lebenden Familien ab und zu auf flugunfähige Arten, von denen vielleicht einige den Verlust der Flügel dem Kältefaktor verdanken. *Chionea* und andere Tipuliden sind Kältetiere, *Penthethria*, eine Bibionide, ist ein verkümmertes nördliches Relikt einer tropischen Gattung (*Plecia*). Auch unter den Scatopsinen und Chironomiden gibt es flugunfähige, ebenso unter den Sciarinen und Cecidomyiden, dagegen kaum unter den brachyceren orthorrhaphen Tabaniden, Bombyliiden, Asiliden, usw. Bei den Leptiden dagegen kommt Flügellosigkeit vor. In der Reihe der Phoridae ist die Tendenz zur Reduktion häufiger: *Puliciphora*, *Braula*, die Bienenlaus, und einige Termitengäste (*Termitoxenia*). Unter den höheren Fliegen haben einzelne acalyptere

freilebende Musciden den Flug aufgegeben, und unter den auf Warmblütern lebenden Pupiparen gibt es nur mehr wenige ganz normal flugfähige, wie die meisten Hippobosciden, während alle Nycteri-
biiden in beiden Geschlechtern flügellos sind und gewisse Strebliden, wie *Ascodipteron*, stark reduzierte flügellose Weibchen besitzen. Auch Bezzi sagt, flugunfähige Dipteren kommen in fast allen Gruppen und Faunengebieten vor.

Suctoria. Kosmopolitische temporäre Hautparasiten der Warmblüter, durchwegs flügellos.

Hemiptera. Die über alle Zonen verbreiteten Heteropteren oder Wanzen sind vorwiegend freilebende Tiere. Flugunfähige oder auch ganz ungeflügelte Formen treten in verschiedenen Reihen auf. In manchen Fällen erstreckt sich die Reduktion nur auf ein Geschlecht, in manchen nur auf einige Individuen, in anderen dagegen auf die Mehrzahl, so daß der normale Zustand als Ausnahme erscheint. Sehr häufig sind verkürzte Flugorgane bei myrmecophilen Arten wie *Myrmedonia*, *Microphysa*, und überhaupt bei verborgen lebenden, wie vielen Lygaeiden, Aradiden, Dipsocoriden und Anthocoriden. Wir dürfen daher bei der nahen Verwandtschaft der Cimiciden oder Bettwanzen mit letztgenannten nicht ohne weiteres schließen, daß das Blutsaugen die Ursache der Flugunfähigkeit von *Cimex* ist. Wie fast alle Hautparasiten sind auch die Polyceteniden stets flugunfähig. Unter den auf der Wasserfläche laufenden Hydro-metriden, Veliiden und Gerriden finden wir Lang- und Kurzflügler, ebenso unter den Cryptoceraten oder echten Wasserwanzen.

Unter den Homopteren sind flugunfähige Formen gleichfalls in vielen Familien zu treffen, und es gibt, wie bei den Wanzen, makroptere und brachyptere Individuen einer Art bunt gemengt, besonders bei den kleinen Delphacinen (Fulgoriden). Die größeren termophilen Fulgoriden und die Singzikaden sind, von ganz vereinzelt Ausnahmen abgesehen, immer flugfähig, ebenso die durchwegs kleinen Psylliden und Aleurodiden, während bei den Jassiden und Cercopiden öfter das Flugvermögen beeinträchtigt erscheint. Bei den Cocciden sind die Weibchen stets flügellos, die Männchen dagegen nur sehr selten, und bei den Aphididen wechseln sehr häufig geflügelte und ungeflügelte Generationen bei ein und derselben Art, doch gibt es auch hier einige, die das Fliegen definitiv aufgegeben haben. In diesen Gruppen der echten Pflanzenparasiten sucht man die Ursache der Flugunfähigkeit in dem sesshaften Leben.

Es ergibt sich aus dieser Liste wohl, daß man so leicht keine einheitliche Ursache für die Atrophie der Flugorgane finden wird. Man kann nur sagen, daß sie bei höher spezialisierten Typen im allgemeinen verbreiteter ist als bei tieferstehenden.

Der dritte Abschnitt des Insektenkörpers, das Abdomen oder der Hinterleib ist in der Regel viel einfacher gebaut als die beiden anderen Abschnitte. Er bietet aber trotzdem noch manches Problem für künftige morphologische Forschung. Da die Ahnen der Insekten nach übereinstimmender Meinung aller Forscher polypode Tiere waren, die sicher auch an jenen Segmenten Gliedmaßen trugen, welche den Abdominal-segmenten der Insekten entsprechen, werden wir den ursprünglichen Bau eines solchen Segmentes nicht bei Formen finden, welche ihre Gliedmaßen verloren haben und daher als vereinfacht gelten. Wir

werden aber kaum in die Lage kommen, unter den lebenden Insekten irgend eine Form zu finden, bei der noch ganz ursprüngliche Verhältnisse herrschen, da vollkommene Gliedmaßen des Abdomens überhaupt bei Imagines nicht mehr vorkommen und auch alle Beinderivate, die wir bei Larven finden, irgendwie modifiziert sind.

Aus dem an palaeozoischem Materiale gewonnenen Erfahrungen, die durch das Studium primitiver rezenter Formen, Larven und Embryonen eine Bestätigung erfahren, können wir annehmen, daß das Abdomen ursprünglich wesentlich länger war als der Thorax, aber nur wenig schmaler. Alle Segmente waren gegeneinander wenigstens in dorsoventraler Richtung beweglich, und auch das erste war noch nicht fest an den Thorax gekittet. Die Zahl der normalen Segmente betrug sicher zehn, hinter dem zehnten folgte aber noch ein etwas mehr reduziertes elftes, dessen Existenz trotz zahlreicher morphologischer und embryologischer Beweise noch immer von manchen Autoren

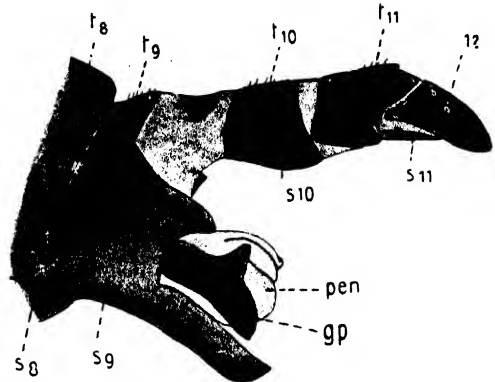


Fig. 127.
Ende des Hinterleibes einer Schaumzikade: *Aphrophora* sp. ♂. Vergr. (Nach Handlirsch.)
t 8, 9, 10, 11 die Tergite, s 8, 9, 10, 11 die Sternite dieser Segmente, 12 Afterklappen, gp Gonopoden, pen Penis.

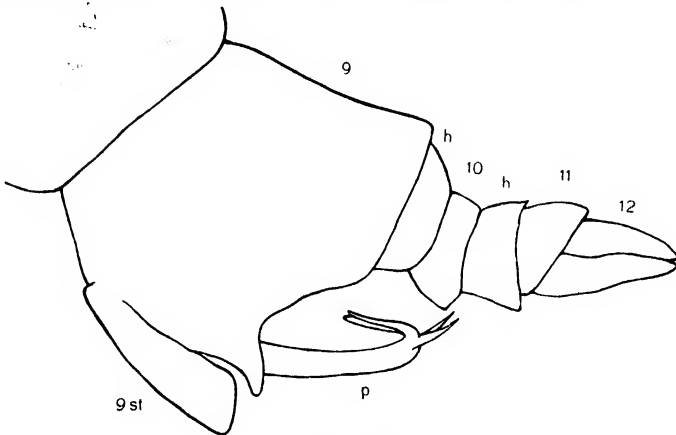


Fig. 128.

Ende des Hinterleibes eines *Cercopis*-Männchens (Homoptera). Vergr. (Original.)
9. Segment mit gespaltenem Ventralkteil 9st, hinter dem die Gonopoden und die Basis des Penis p verborgen liegen. Die Segmente 10 und 11 sind durch Quellung herausgetrieben, so daß die weichhäutigen Verbindungen sichtbar werden (h, h). 12 bezeichnet die Afterklappen.

bezweifelt wird. Es ist jenes Segment, welches die bei fast allen tieferstehenden Insekten erhaltenen einfachen, gegliederten, föhlerähnlichen

Gliedmaßen trägt, welche den Namen Cerci oder Raife führen. Hinter diesem Segmente folgt dann das eigentliche Endstück des Körpers, das Telson oder Aftersegment, auch kurz zwölftes Segment genannt, in welches sich der ektodermale Enddarm, das Proctodaeum

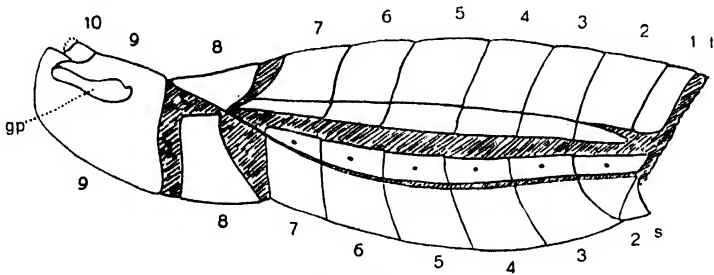


Fig. 129.

Hinterleib von *Nabia ferus* L. (Hemiptera) ♂. Vergr. (Original.) Quellpräparat. Die weiche Haut schraffiert. 1—10 die Segmente. Zwischen Tergiten *t* und Sterniten *s* zwei Reihen von Pleuralplatten, von denen die untere die Stigmen 2—7 trägt. Auf Segment 9 sitzen die zurückgeschlagenen Gonopoden.

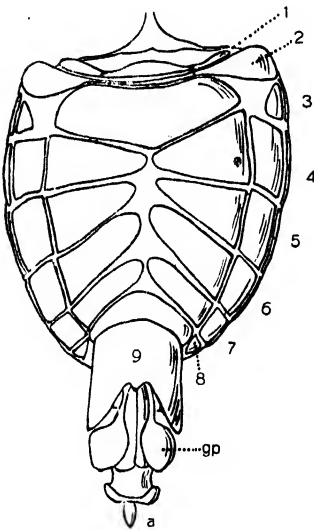


Fig. 130.

Hinterleib von *Cixius* sp. ♂ (Fulgoridae). Vergr. (Original.) 1—8 die zum Teil in zwei Hälften geteilten Sternite mit den dazugehörigen Pleuriten der Segmente 1—8. 9 das 9. Sternit, *gp* die Gonopoden und dazwischen der Penis, *a* die Afterklappen.

einstülpt. Dieses Telson ist natürlich theoretisch immer vorhanden, auch wenn davor liegende Segmente atrophiert sind. Es besteht in der Regel aus den drei Afterklappen (Fig. 127).

Die ersten zehn Segmente waren ursprünglich gleichartig und zerfielen sicher in einen größeren Rückenteil oder Tergiten und in einen kleineren Bauchteil

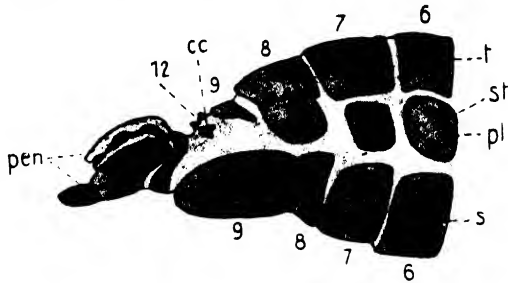


Fig. 131.

Fig. 130.

Fig. 131.

Ende des Abdomens einer männlichen Blattwespe: *Cimex*. Vergr. (Nach Handlirsch.) *s* Sternite, *t* Tergite, *pl* Pleuren mit den Stigmen *st*, 6—9 die Segmente. 12 Afterklappen. *cc* Cerci, *pen* das Copulationsorgan.

oder Sterniten, zwischen denen sich an den Seiten wohl eine weiche Bindehaut, eventuell mit eingelagerten kleinen Skleriten, befand (Fig. 129, 131). An den Seiten der Tergite waren ursprünglich sicher die schon früher erwähnten Seitenlappen vorhanden, welche wir bei den Paläodictyopteren kennen lernten, aber auch noch bei allerlei rezenten

Formen antreffen, z. B. bei Blattarien, einigen Ephemeriden, manchen Hemipteren und selbst bei holometabolen Larven, wie Silphiden, *Cyphon*, *Elmis* u. a., denen sie den sog. onisciformen Typus verleihen.

Wie schon bei Besprechung des Thorax erwähnt, scheinen manche Züge, die wir an den flügeltragenden Segmenten beobachten, mit der Flugmuskulatur und den Beinen in Beziehung zu stehen. Wir dürfen also von Haus aus solche weitgehende Gliederungen der Tergite und Sternite mit ihren komplizierten Pleuren an einem bein- und flügellosen Hinterleibesringe nicht erwarten. Immerhin aber ist auch hier manchmal durch Einschnürungen eine scheinbare Gliederung eines Segmentes vorgetäuscht, und selbst bei ganz weichhäutigen Larvenformen finden wir Wülste und Furchen, die mit den Muskelansätzen in Beziehung stehen, aber keineswegs jene Bedeutung beanspruchen können, die ihnen von manchen Autoren beigelegt wird. Die Bindehaut, welche die einzelnen Segmente voneinander scheidet, ist in der Regel wenig ausge-

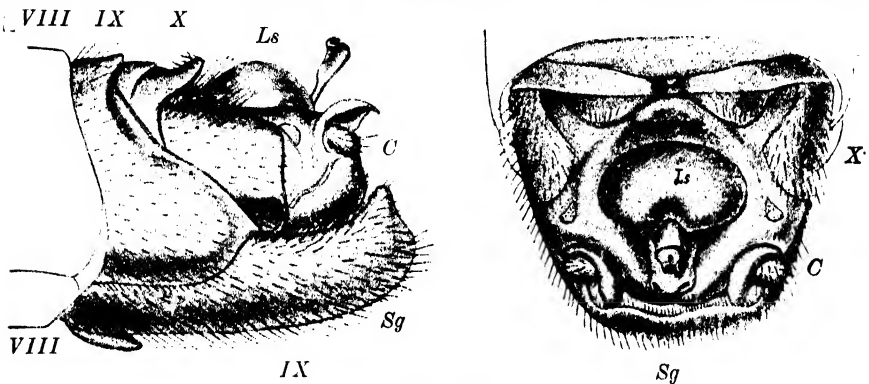


Fig. 132.

Ende des Hinterleibes von *Taeniopteryx Braueri* Klap. (Perlariae). Vergr. (Nach Klapalek.) VIII, IX, X die Segmente, Sg Subgenitalplatte = Sternit 9. Ls Supra-anallobus = 11. Tergit, C Cerci.

dehnt, so daß die Beweglichkeit nicht bedeutend ist; manchmal allerdings gewinnt sie an Ausdehnung, wie z. B. bei den schwangeren Termitenköniginnen oder bei solchen Formen, die ihr Abdomen tubusartig einziehen können, wie namentlich viele Hymenopteren, Dipteren, Lepidopteren und Coleopteren.

Es erscheint mir ausgemacht, daß das Abdomen ursprünglich mit breiter Basis an dem dritten Thoraxsegmente hing und nicht durch eine tiefere Einschnürung getrennt war. Die Gestalt des Abdomens war vermutlich eine etwas depresso, mit stärker gewölbter Rücken- und mehr flacher Bauchseite, und die einzelnen Segmente waren breiter als lang. Dem Hinterleibe, wie es von manchen Autoren versucht wurde, die Form eines zylindrischen geschlossenen Rohres zuzuschreiben, halte ich für verfehlt, denn die Seitennaht ist selten restlos verschwunden und der Querschnitt selten ganz zylindrisch. Abgeleitet sind natürlich auch alle Fälle, in denen das Abdomen sehr dünn und lang geworden ist, wie z. B. bei zygopteren Odonaten, Phasmiden oder bei Peleciniden u. a. Hymenopteren, oder in denen es sich mehr oder minder stark in der vertikalen Richtung streckt und seitlich zusammengedrückt erscheint, wie z. B. bei Cynipiden (*Ibalia* usw.) und Ichneumoniden (*Ophion* usw.), oder in denen es sich auffallend in horizontaler Richtung

ausbreitet, wie bei *Phyllium*, manchen Käfern und Baumwanzen. In solchen Fällen wird es oft sehr kurz.

Wir haben bei Besprechung des Thorax jener Fälle gedacht, in denen das erste Segment des Abdomens sich so eng an den Thorax an-

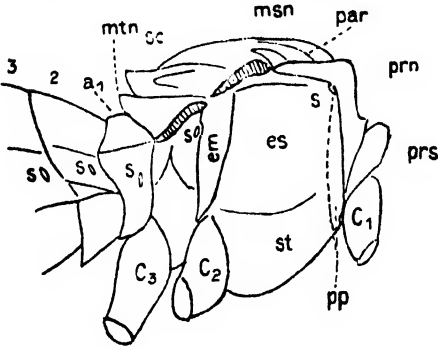


Fig. 133.

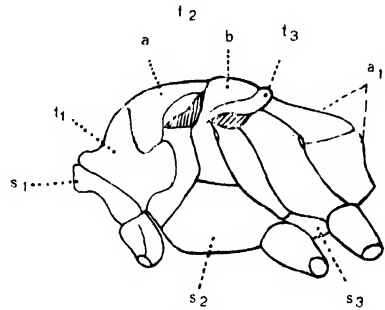


Fig. 134.

Fig. 133.

Thorax von *Cimex* (Tenthredinidae). Seitenansicht, vergrößert. (Aus Handlirsch.) *prs* Sternalteil des Prothorax, beweglich mit dem Tergalteile *prn* verbunden; *msn*, *sc* Tergit des Mesothorax; *es*, *em*, *st* Episternum, Epimerum und Sternum des Mesothorax; *mtn* Tergit des Metathorax; *pp* der als „Präpectus“ bezeichnete Teil; *par* die sogen. „Parapsiden“; *c*₁, *c*₂, *c*₃ Hüften; *s* die Stigmen; *a*₁, *a*₂, *a*₃ die ersten Segmente des Abdomen.

Fig. 134.

Thorax von *Spheg maxillosus* Fab. (Hymenopt.). Schematisch. Vergr. (Nach Handlirsch.) *s*₁ Sternit des Prothorax, *t*₁ Tergit des Prothorax = Pronotum, *t*₂ Tergit des Mesothorax, *a* Praescutum + Scutum, *b* Scutellum, *t*₃ Tergit des Metathorax, *a*₁ 1. Abdominalsegment, sogenanntes Mittelsegment, *s*₂ Sternit des Mesothorax, *s*₃ Sternit des Metathorax.



Fig. 135.

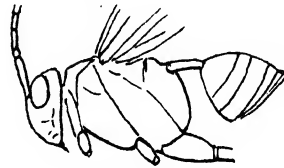


Fig. 136.

Fig. 135.

Arbeiter der Ameise *Cerapachys Peringueyi* Em. (Ponerinae). Vergr. (Nach Emery.) Das erste Abdominalsegment ist in den Thorax einbezogen, das zweite und dritte bilden je einen Knoten, und erst vom vierten an sind die Segmente normal.

Fig. 136.

Hochspezialisierte Hinterleibsbildung bei einer Schlupfwespe (*Evania* sp.). Vergr. (Nach Handlirsch.) Durch Einziehung der letzten Ringe erscheint das Abdomen sehr verkürzt. Sein zweites Segment bildet einen dünnen Stiel, der nicht wie normal unten, sondern oben an dem ersten Segmente befestigt ist, welches sich als Mittelsegment dem Thorax angeschlossen hat.

schließt, daß es physiologisch dem Thorax zugerechnet werden kann. Man nennt es dann Mittel- oder Medialsegment (Fig. 133 - 136). Dieser Prozeß geht oft, insbesondere bei den Hymenopteren und Dipteren, so weit, daß sich das Tergit des ersten Abdominalsegmentes kaum mehr von jenem des dritten Thoraxsegmentes trennen läßt; ja manchmal, z. B.

bei Ameisen-Arbeitern, sieht man nichts mehr von den Grenzen. In solchen Fällen ist es dann sehr schwierig, die Reste des Sternalteiles, die weichhäutig bleiben, wieder zu erkennen. Manchmal erstreckt sich die Atrophie auch auf das Sternit des zweiten Segmentes, z. B. bei verschiedenen Käfern. Das bewegliche Gelenk zwischen Thorax und Abdomen verschiebt sich in solchen Fällen weiter nach hinten und liegt z. B. bei den Hymenopteren der Terebrantien- und Aculeatenreihe zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment, welches letzteres sich dann mehr oder minder stark verjüngt, so daß eine tiefe Einschnürung zwischen beiden Segmenten entsteht, die bekannte „Wespentaille“ (Fig. 135, 136). In weiterer Entwicklung dieses Prozesses kommt es dann zu einer stielartigen Ausbildung des zweiten Segmentes (z. B. bei den Sphecinen, bei *Evania* (Fig. 136) oder zu einer weiteren Einschnü-

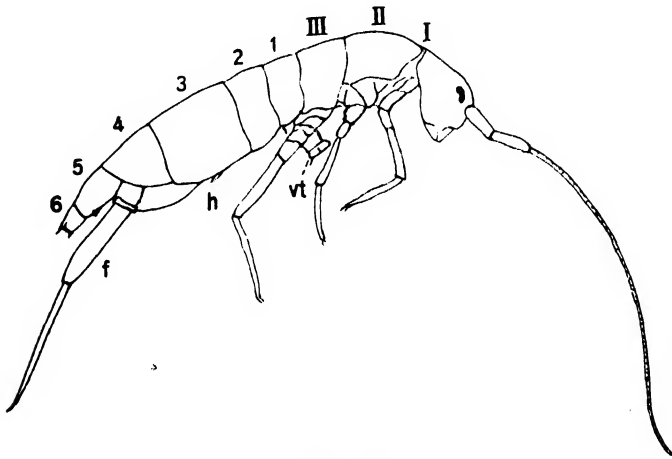


Fig. 137.

Tomocerus plumbeus L. (Collembola), $\times 10$. (Nach Willem.) Als Beispiel einer oligomeren imaginalen Insektenform. I, II, III die Thoraxsegmente. 1-6 die Abdominalsegmente. vt Ventraltubus, h Hamulus und f Furca, die drei modifizierten Abdominalgliedmaßen.

rung zwischen dem zweiten und dritten Segmente, oder selbst dem dritten und vierten, wie wir z. B. bei den Ameisen (Formicinen, Myrmicinen) sehen (Fig. 135). Wenn auf diese Weise von vorne aus eine Verkürzung des physiologischen Abdomencomplexes erfolgte, so sehen wir auch oft eine wenigstens scheinbare Verminderung der Segmentzahl in der hinteren Region, indem zunächst das elfte Segment bzw. dessen Sklerite atrophieren, weiterhin auch jene des zehnten, selten noch weitere, so daß ein Hinterleib übrig bleibt, der scheinbar nur aus zehn, neun, acht oder, z. B. bei den Collembolen (Fig. 137), gar nur aus sechs Ringen besteht. Auch unter den jungen Larven gewisser Hymenopteren gibt es oligomere, sogenannte Cyclopslarven (Fig. 138). Selten kommt es zu einer scheinbaren Verringerung der Segmentzahl durch enge Verschmelzung mehrerer oder selbst aller zu einem einheitlichen Komplex, an dem man keine Segmentgrenzen mehr wahrnimmt. Wenn dann noch der Thorax- und Kopfkörper in diesen Prozeß einbezogen wird, so ergeben sich Gebilde, für welche die Schildläuse das beste Beispiel liefern.

Daß sich bei solchen Formen, welche die thorakalen Gliedmaßen verloren haben, oder bei Larven eine oft sehr weitgehende Übereinstimmung des Baues zwischen den Thorax- und Abdominalsegmenten sekundär einstellt, ist allbekannt, und ich brauche als Beispiel nur die madenförmigen Larven der Fliegen und Wespen zu nennen.

Wie schon erwähnt, sind die Gliedmaßen der Abdominalsegmente, sofern sie überhaupt nicht ganz verloren gegangen sind, stets stark modifiziert. Wenn von einer Seite behauptet wurde, die Sterna der Abdominalsegmente seien eigentlich nur die eingeschmolzenen Coxite der Gliedmaßen, so ist dies sicher sehr übertrieben, denn wir finden schon an den Embryonen neben den meist deutlichen abdominalen Gliedmaßenhöckern ganz ähnliche Sternite wie an den Thorakalsegmenten, und selbst bei den Thysanuren, wo die Coxite der Abdominalbeine sehr umfangreich sind, bleibt noch immer, wie aus der

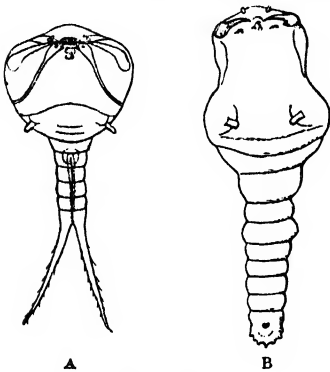


Fig. 138.

Cyclopiforme Hymenopterenlarven. A die typische Form mit wenigen Macroseten. B Eine Form mit zahlreichen Microseten, Vergr. (Nach Marchal aus Berlese.) Als Beispiel für oligomere Formen.

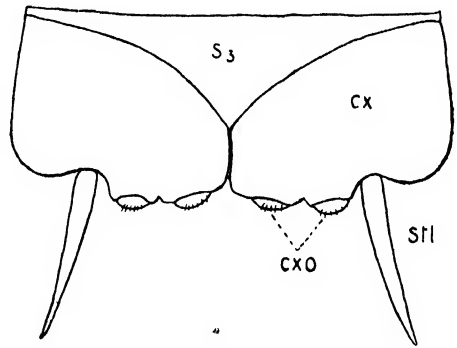


Fig. 139.

3. Hinterleibssegment von *Machilis* sp. (Thysanura), Ventralseite. Vergr. (Aus Handlirsch.) *s₃* der Rest des Sterniten, *cx* die sehr verbreiterten Coxite mit den Styli *stl* und anderen Coxalorganen *cxo* = einziehbare Bläschen.

Abbildung zu ersehen, ein ganz ansehnlicher Sternit übrig (Fig. 139). Bei diesen Tieren ist an der ventralen Natur der Gliedmaßen nicht gezweifelt worden, und es dürfte auch sicher sein, daß die häufig an den Coxalteilen noch erhaltenen beweglichen Griffel oder Styli den gleichen Organen an den Hüften der Thoraxbeine entsprechen und, so wie diese, Exopoditreste darstellen. An der Stelle des anderen Beinastes, also des Endopoditen, sind aber nur mehr einziehbare Bläschen, (? Blutkiemen) erhalten. Bei anderen Apterygoten, wie z. B. *Campodea* und Proturen, trägt das Basalsegment sogar gegliederte Beinestummel (Fig. 140).

Ebensowenig wie bei diesen Bildungen wird auch die Gliedmaßen-natur der als Kiemen funktionierenden, mehr oder minder deutlich gegliederten Anhänge bestritten, welche wir an den Abdominalsegmenten der Larven von Megalopteren (*Sialis* usw.) und Neuropteren (*Sisyra*) finden (Fig. 141, 142). Aber es bestehen ganz ähnliche Kiemengliedmaßen auch noch bei einzelnen Odonatenlarven

(*Pseudophaea*) (Fig. 143) und in neuester Zeit fand man sie auch bei einer Perlarië, *Eusthenia spectabilis* W., einer primitiven Form. Nur in bezug auf die bei Ephemeriden allgemein vorkommenden abdominalen Atmungsorgane herrscht noch ein Streit, da die von Heymons u. a. behauptete und durch ontogenetische Untersuchungen gestützte Ansicht, wonach es sich auch hier um echte Gliedmaßen und

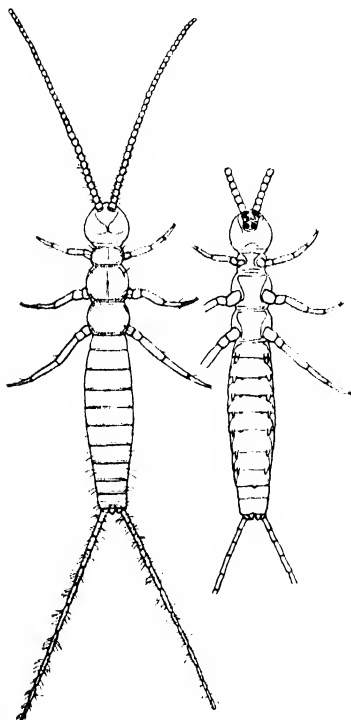


Fig. 140.

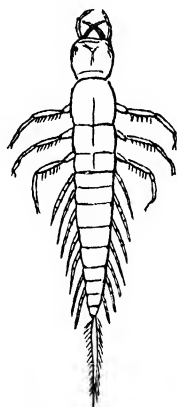


Fig. 141.

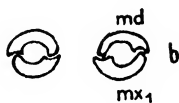
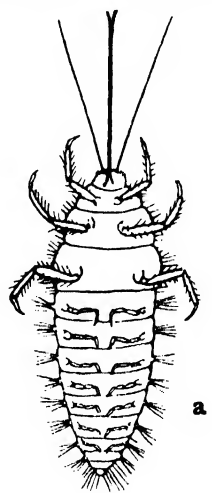


Fig. 142.

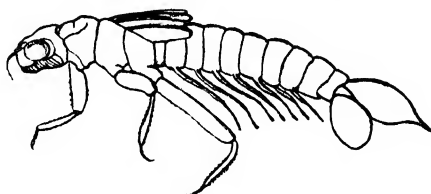


Fig. 143.

Fig. 140.

Campodea sp. Vergr. (Aus Handlirsch.) Oberseite und Unterseite mit den Beinrudimenten auf Segment 1—7. Man beachte auch die homonomen Segmente und die fadenförmigen vielgliedrigen Antennen und Cerci.

Fig. 141.

Larve von *Sialis* (Megaloptera). Vergr. (Aus Handlirsch.) Mit gegliederten Abdominalbeinen, die aus Extremitätenanlagen des Embryos hervorgehen und der Atmung dienen.

Fig. 142.

Larve von *Sisyra* (Neuroptera). Vergr. (Aus Handlirsch.) Man sieht die ventralen Thorakal- und Abdominalbeine, am Kopf lange borstenförmige Fühler und dazwischen die gestreckten spießartigen „Saugzangen“, die, wie aus dem Querschnitte (b) ersichtlich, durch Aneinanderlagerung je einer Mandibel *md* und Maxille *mx₁* entstehen.

Fig. 143.

Junglarve einer Zygopteren-Odonate: *Pseudophaea* sp. Mit Kiemengliedmaßen an sieben Segmenten. Die Cerci und das Terminalfilum verbreitert, blattartig. Vergr. (Aus Handlirsch.)

Derivate der embryonalen Extremitätenhöcker handle, neuestens wieder von Dürken in einer sehr ausführlichen Arbeit bekämpft wird. Dieser Forscher behauptet unter Hinweis auf einen kleinen Muskel, welcher bei den thorakalen Beinen dorsal liege, bei den Kiemen der Eintagsfliegenlarven aber ventral, diese Kiemen seien dorsale Gebilde wie die Flügel und nicht Derivate der embryonalen Gliedmaßenhöcker (Fig. 144). Dem habe ich entgegenzuhalten, daß die Kiemenanhänge bei permischen Ephemeriden (Fig. 145) noch ganz ausgesprochen ventrale Lage

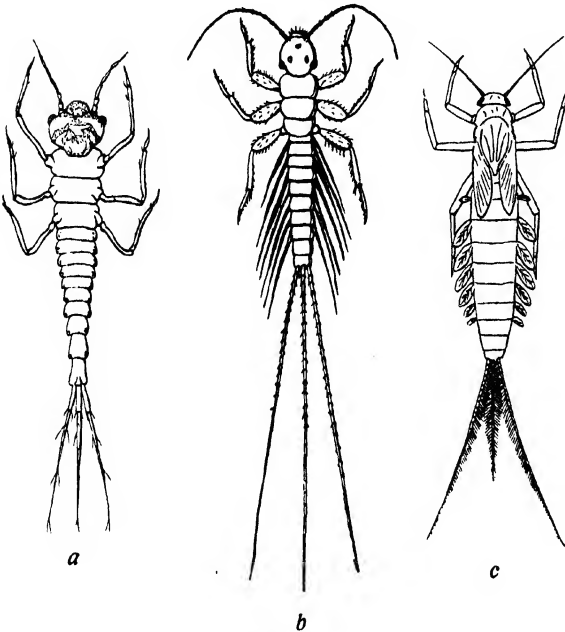


Fig. 144.

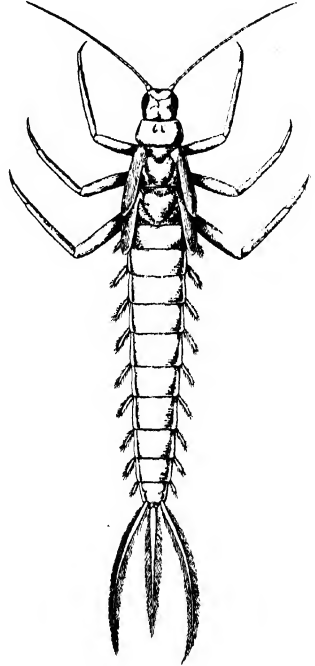


Fig. 145.

Fig. 144.

Larven von Ephemeriden. Vergr. (Aus Handlirsch.) a Junglarve von *Ephemera vulgata* L. Ventralseite. Die Gliedmaßenanlagen der Abdominalsegmente noch sehr klein. (Nach Heymons.) b *Paraleptophlebia* sp. Junglarve mit ventralen Kiemengliedmaßen, noch flügellos. (Nach Rousseau.) c Ältere Larve von *Baëis rhodani* Pict. (Nach Eaton.)

Fig. 145.

Larve von *Phthartus rossicus* Handl. Eine fossile Ephemeride aus dem Perm. Trägt noch an neun Segmenten ausgesprochen ventrale Kiemengliedmaßen. Vergr. (Nach Handlirsch.)

haben und in neun Paaren vorhanden sind, während sie erst bei den rezenten Formen oft mehr nach oben verschoben sind und in höchstens acht Paaren auftreten. Daraus sieht man wohl, daß die Kiemen auch in dieser Gruppe etwas sehr Altes sind und jedenfalls auch schon bei den Palaeodictyopteren vorhanden waren, wo nebenbei die Seitenlappen der Segmente existierten, die auch heute noch bei manchen Eintagsfliegen in Resten zu sehen sind. Es sei auch noch auf die Junglarve von *Paraleptophlebia* (Fig. 144b) hingewiesen, welche Rousseau abbildet und bei der die Kiemengliedmaßen gleichfalls keineswegs den

Eindruck dorsaler Neuerwerbungen machen. Auch möchte ich auf den erwähnten kleinen Muskel schon deshalb keinen besonderen Wert legen, als ja ein Vergleich in der Muskulatur an der Basis der Beine und anderen Segmentanhänge in ihrer Entwicklung noch keineswegs genügend bei verschiedenen Formen durchgeführt ist, um so weitgehende Schlüsse zu gestatten. Auch möchte ich noch bemerken, daß bei den Larven von *Oligoneuria rhenana* Imh. das 1. Paar der Kiemen ausgesprochen ventral ist, die folgenden Paare aber lateral. Man müßte also, um Dürkens Stand-

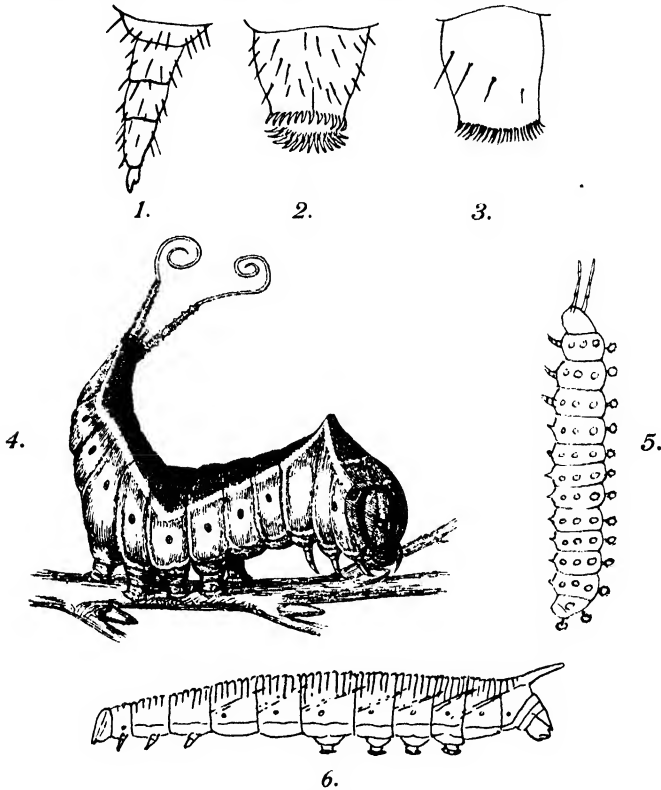


Fig. 146.

Raupen und Raupenbeine. Vergr. (Aus Handlirsch.) 1. Thorakalbein, 2. abdominaler Kranzfuß, 3. abdominaler Klammerfuß, 4. *Dicerura vinula* L., von den abdominalen Beinen sind vier Paare normal, das letzte Paar des neunten Segmentes ist zu eigenartigen Organen umgewandelt. 5. *Micropteryx calthella* L. mit der Vollzahl der Beine. 6. *Amorpha populi* L. Das letzte Beinpaar wie gewöhnlich als Nachschieber ausgebildet; erstes, zweites, siebentes und achttes Segment beinlos.

punkt gerecht zu werden, annehmen, daß die Kiemen der verschiedenen Segmente nicht homodynam, bzw. der verschiedenen Arten nicht homolog sind. Damit wird aber selbst Dürken nicht einverstanden sein. Wir betrachten also bis auf weiteres auch die Kiemen der Eintagsfliegen mit Heymons als ventrale Gliedmaßenderivate.

Zweifelhaft erscheint mir nur die Abstammung der bei gewissen Wasserkäferlarven vorkommenden paarigen Kiemenanhänge. Bei *Gyrinus* machen sie fast den Eindruck von Gliedmaßen, doch scheinen an dem letzten Segmente deren zwei Paare vorhanden zu sein. Es müßte wohl

erst festgestellt werden, ob auch diese Kiemen an der Stelle embryonaler Extremitätenhöcker wachsen.

Daß die abdominalen Raupenbeine, (Fig. 146) welche bei den tiefstehenden Hymenopteren (Symphyten) und in der Panorpatenreihe bei Panorpaten und allen nicht reduzierten Formen der Lepidopteren vorkommen, auf Gliedmaßen derivate zurückzuführen sind, erscheint mir nicht zweifelhaft, obwohl sie von manchen Autoren als „*pedes spurii*“ oder „*pseudozampe*“ bezeichnet werden. Die „höhere“ Entwicklung führt hier immer zu einem Ausfall mehrerer Paare oder zu einer Reduktion aller. Bei Panorpaten und bei den primitivsten Lepidopteren wie *Mircopteryx* (Fig. 146, 5) sind noch neun Paare erhalten, bei Geometriden dagegen nur mehr zwei. Es ist interessant, daß das letzte Paar durch besondere Entwicklung der Endsegmente manchmal emporgerichtet wird und eine ganz andere Funktion annimmt. Bei dem sog. „Gabelschwanz“, der Raupe von *Dicranura vinula* L., bilden diese Anhänge je einen Tubus, aus dem bei Erregung ein sehr zarter Schlauch ausgestülpt werden kann, wie man annimmt, ein Schreckorgan. Auch bei *Stauropus fagi* L. sind sie emporgerichtet.

In ganz eigenartiger Weise sind die Abdominalbeine bei den Collembolen (Fig. 147) ausgebildet: Das erste Segment trägt den sog. Ventraltubus, ein schwellbares, ursprünglich paariges Gebilde, vielleicht ein Haftorgan oder eine Blutkieme; das dritte Segment besitzt meistens nur kleine Häkchen, die das Festhalten und plötzliche Loslassen des eigentlichen Springapparates bewirken sollen, der sich auf Segment vier befindet und als Springgabel oder Furca bezeichnet wird. Auf einem gemeinsamen Grundgliede sitzen die zwei aus je zwei Gliedern bestehenden Gabeläste. Der ganze Apparat wird in der Ruhe unter dem Abdomen nach vorne umgeschlagen und in dieser Stellung festgehalten, bis der Sprung erfolgen soll.

In ganz besonderer Weise sind die Segmente der Genitalregion samt ihren Gliedmaßen umgewandelt. Es sind die abdominalen Segmente 7—10 oder 11, in erster Linie aber das achte und neunte, deren Gliedmaßen im Dienste der Fortpflanzung in besonderer Weise ausgebildet sind. Um diese Verhältnisse zu verstehen, werden wir am besten von dem primitiven Zustande ausgehen, der etwa bei *Machilis* und *Lepisma* herrscht (Fig. 148). Hier finden wir bei dem Männchen auf dem achten Sternit die großen Hüftplatten, welche distal einen etwas vergrößerten Stylus (= Rest des Exopoditen) tragen, proximal aber ein kleines, anscheinend gegliedertes Anhängsel, welches jedenfalls einem in Rückbildung befindlichen Innenaste entspricht und welches wir vorläufig als „Gonapophysen“ des achten Segmentes bezeichnen wollen. Das neunte Sternit ist durch die stark vergrößerten, langen Coxite verdrängt, an deren Ende ein sehr stark verlängerter Stylus sitzt. Proximal sehen wir wieder solche Gebilde, wie wir sie bei dem achten Segment fanden und als Gonapophysen bezeichneten. Zwischen ihnen ragt der gleichfalls gegliederte einfache Penis hervor.

Bei höheren Insekten finden wir insofern bei den Männchen stets andere Verhältnisse als die Extremitäten des achten Segmentes ganz verschwunden sind und von jenen des neunten im besten Falle ein Paar gegliederter Anhänge übrig bleibt, die wir an dem Bilde der *Ephemera* (Fig. 149) als Gonopoden bezeichneten. Diese Gliederung fand ich bei keinem anderen Insekt mehr, doch trägt das neunte Sternit noch bei sehr vielen Formen verschieden geformte, oft zangenartige Anhänge

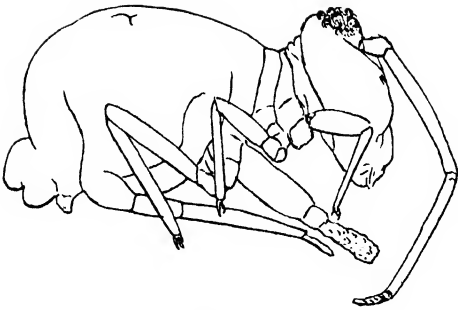


Fig. 147.

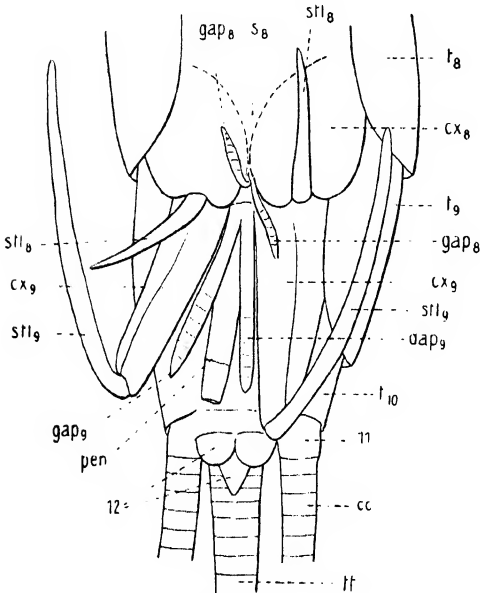


Fig. 148.

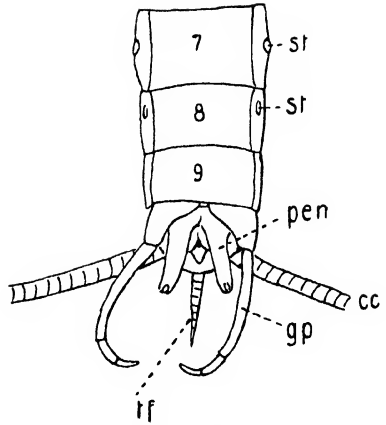


Fig. 149.

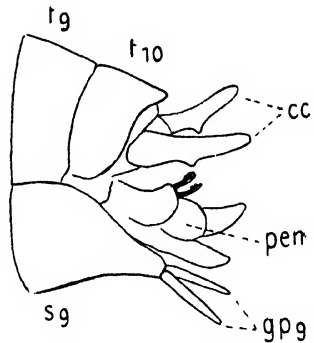


Fig. 150.

Fig. 147.

Dicyrtoma minuta Fabr. (Collembola). Vergr. (Nach Handlirsch.) Man sieht den riesigen Ventraltubus des 1. Segmentes und die Springgabel des 5. Die Segmentierung des Hinterleibes ist verwischt.

Fig. 148.

Hinterende des Abdomens eines Männchens von *Machilis* (Thysanura). Vergr. (Nach Handlirsch.) $t_8, 9, 10$ Tergite, s_8 Sternit, $cx_8, 9$ Coxite der Abdominalbeine des 8. bzw. 9. Segmentes, $stl_8, 9$ dazugehörige Styli, $gap_8, 9$ dazugehörige Gonapophysen, pen Penis, 11 elftes Segment mit cc Cerci- und tf Terminalum, 12. Afterklappen.

Fig. 149.

Hinterende des männlichen Abdomens der Eintagsfliege *Palingenia* sp. Vergr. (Nach Handlirsch.) 7, 8, 9 die Sternite, st Stigmen, gp Gonopoden (! mehrgliedrig), pen Penis (! doppelt), cc Cerci, tf Terminalfilum. Zwischen den Penishälften sieht man das Telson (Afterklappen).

Fig. 150.

Hinterende einer männlichen Locustide. Vergr. (Nach Handlirsch.) $t_9, 10$ die Tergite des 9. u. 10. Segmentes, s_9 Sternit des 9. Segmentes mit den Gonopoden gp_9 , die noch stylusartig ausgebildet sind, pen Penis, cc Cerci.

an den Seiten des Penis, so namentlich bei Hemipteren (Fig. 127), Panorpäten, Dipteren u. a. Man kann sie stets von den später zu erwähnenden „Parameren“ des Penis gut unterscheiden, da sie mit diesem in keiner direkten Verbindung stehen, sondern selbständig am Rande des neunten Sternites artikulieren. Diese Genitalfüße oder



Fig. 151.

Legescheide einer weiblichen Locustide. Vergr. (Nach Handlirsch.) 8—12 die Segmente, cc Cerci, stl_g Styli des 9. Segmentes, die äußere Scheide bildend, in der die beiden Gonapophysenpaare gap_s und gap_e liegen, die zusammen das Legerohr bilden.

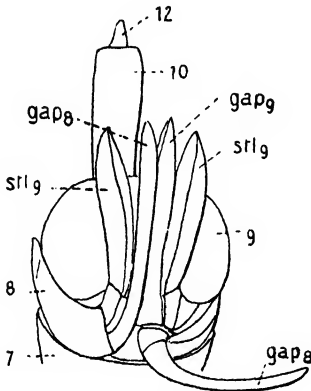


Fig. 152.

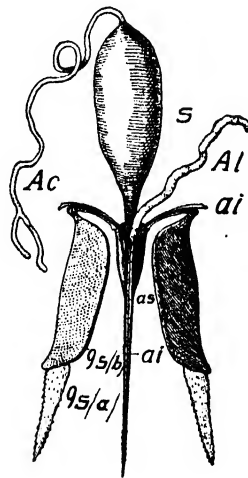


Fig. 153.

Fig. 152.

Hinterende eines weiblichen *Cixius* (Homoptera) von unten. Vergr. (Aus Handlirsch.) 7—12 die Segmente, stl_g Styli des 9. Segmentes, gap_s, gap_e Gonapophysen, die eine zur Seite geschlagen.

Fig. 153.

Giftstachel einer Honigbiene. Vergr. (Aus Berlese.) Ac saure, Al alkalische Gift-drüse, S Giftblase, 9s (b) 9. Sternit, 9s (a) Styli (Stachelscheide), as hintere ver-wachsene Apophysen, ai die vorderen, von as eingeschlossenen, getrennten Apophysen.

Gonopoden sind oft ganz mächtig entwickelt und spielen bei der Kopulation eine verschiedene Rolle. In manchen Fällen, z. B. bei Orthopteren, sind sie noch in der Form den Styli ähnlich (Fig. 150).

Bei den weiblichen Exemplaren der Thysanuren trägt das achte Sternit proximal ein gelenkiges längeres Anhangspaar, welches jedenfalls mit dem oben als Gonapophysen des achten Segmentes bezeichneten des Männchens homolog ist, denn es sind außerdem noch die

Styli vorhanden. Auch an dem neunten Sternit finden wir ein solches Gonapophysenpaar und proximal davon die vergrößerten Styli. Bei den „höheren“ Insekten und speziell bei den Orthopteren, Hemipteren (Fig. 152), Odonaten und Hymenopteren, wo eine sog. „Legescheide“ vorhanden ist — der bekannte „Säbel“ unserer Laubheuschrecken (Fig. 151) — finden wir die Verhältnisse insofern verändert, als die Styli am achten Segment bereits verschwunden sind, so daß nur mehr das Gonapophysenpaar übrig bleibt, während die Styli des neunten Segmentes meist stark angewachsen sind und ähnliche Form angenommen haben, wie ihr entsprechendes Gonapophysenpaar. Ein solcher normaler Legebohrer besteht nun aus drei Paaren von Anhängen, von denen zwei Paare das eigentliche Legeorgan bilden, während das dritte Paar als Scheide von außen und oben her die anderen Paareinhüllt. Dieses dritte, den Styli entsprechende Paar hat noch in einzelnen Fällen, wo der Bohrer nur aus zwei Paaren besteht, wie z. B. bei Tridactyliden, die alte Form beibehalten; in anderen Fällen, bei den Bienen und Wespen, wo der ganze Apparat zu einem Giftstachel (Fig. 153) umgewandelt wurde, dessen Stechborsten aus dem einen getrennten Apophysenpaar bestehen, während das andere Paar verwachsen ist und das Giftrohr bildet, sind die Styli des neunten Segmentes als sog. „Stachelscheide“ erhalten, scheinen aber nicht als Hülle, sondern eher als Tastorgane zu dienen.

Die Geschichte dieses weiblichen Legeapparates reicht sehr weit zurück, denn schon bei einigen Palaedictyopteren finden sich Spuren davon. Die alten palaeozoischen locustidenähnlichen Protorthopteren lassen sehr häufig einen Legebohrer erkennen, und auch bei einigen anderen ist er erhalten, sogar bei Protoblattoiden, bei deren Descendenten, den Blattarien, Mantodeen, Isopteren, das Organ rudimentär geworden ist. Unter den von Locustoiden abzuleitenden Formen finden wir bei Grylliden und Tridactyliden eine Reduktion des eigentlichen Legeapparates auf zwei Paare; bei den Acrydiodeen sind alle Teile stark verkürzt, bei den Phasmodeen und Dermapteren sowie bei Diploglossaten und Gryllotalpiden reduziert, bei den Thysanopteren dagegen erhalten. Die Abkömmlinge der Blattarienreihe, die Corrodentien, Mallophagen und Suctorien haben gleichfalls keinen voll entwickelten Lege-

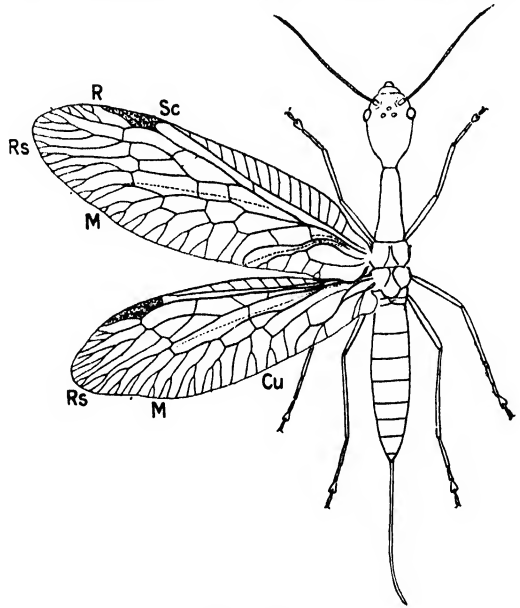


Fig. 154.

Raphidia notata Fabr. die Kamelhalsfliege ♀. Vergr. (Nach Handlirsch.) Der prognathe Kopf sitzt an einem sehr verlängerten Prothorax. Die Hinterleibsringe sind ziemlich homonom. Am Ende sitzt eine lange, aus unpaaren Verlängerungen des achten und neunten Sterniten gebildete Legeröhre.

bohrer, ebenso die Zorapteren. Dagegen zeigen alle tiefstehenden Odonaten und Hemipteren noch die ursprüngliche Form, doch erfolgt in beiden Ordnungen heterophyletisch Reduktion bis zu völligem Schwunde: siehe Pflanzenläuse u. a. Bei den jedenfalls auf orthopteroide Ahnen zurückzuführenden Hymenopteren zeigen die tiefstehenden Symphyten und Terebrantien den Bohrer in oft erstaunlicher Vollkommenheit, doch gibt es unter den letzteren bereits hochspezialisierte Typen mit Reduktionserscheinungen. In der Reihe der Aculeaten ist, wie oben erwähnt, der ganze Apparat zu einem Giftstachel umgewandelt

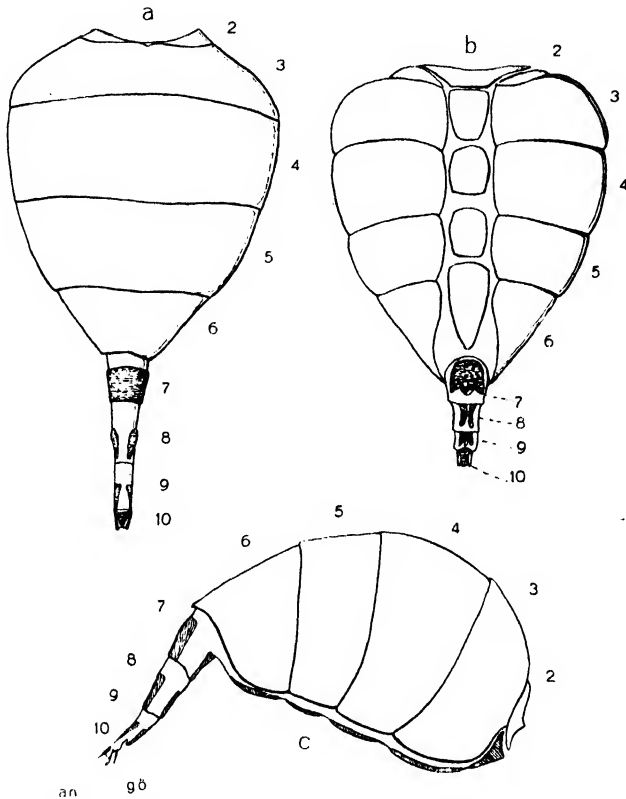


Fig. 155.

Hinterleib der Schmeißfliege: *Calliphora* sp. ♀. Vergr. (Nach Berlese.) *a* Oberseite, *b* Unterseite, *c* Seitenansicht. Die Segmente 7—10 sind in der Ruhe eingezogen. Die auffallend kleinen Sternite der Segmente 2—6 liegen inmitten weicher Haut.

Am Hinterende die Afteröffnung *an*; davor *gö*, die Geschlechtsöffnung.

und kann daher nicht mehr als Legebohrer betrachtet werden. Auch dieser Giftstachel erleidet in einigen Fällen (Ameisen, Meliponen) eine Rückbildung. Bei den Coleopteren, die ich als Abkömmlinge der Blattarienahnen betrachte, ist nirgends ein typischer Legeapparat mit seinen drei Anhangspaaren entwickelt, sondern höchstens ein fremdartiger Ersatz, wie z. B. bei *Dytiscus*. Die Reihe der auf Panorpatenahnen zurückzuführenden Ordnungen: Panorpaten, Trichopteren, Dipteren, Lepidopteren und Suctorien, läßt gleichfalls nie einen nach dem orthopteroiden Typus gebauten Legeapparat erkennen. Ein solcher scheint auch den palaeozoischen Megasecopteren gefehlt zu haben.

Fig. 156.

Eine Goldwespe (*Chrysis ignita* L.). Vergr. (Nach Handlirsch.) Das Abdomen zeigt scheinbar eine reduzierte Segmentzahl, da das erste Segment dem Thorax angeschlossen ist und die Segmente 5—10 tubusartig eingezogen sind, so daß nur drei Ringe normal ausgebildet erscheinen.

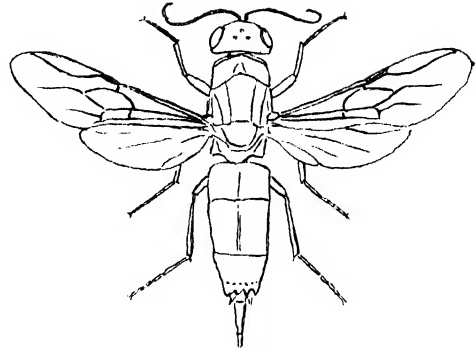


Fig. 156.

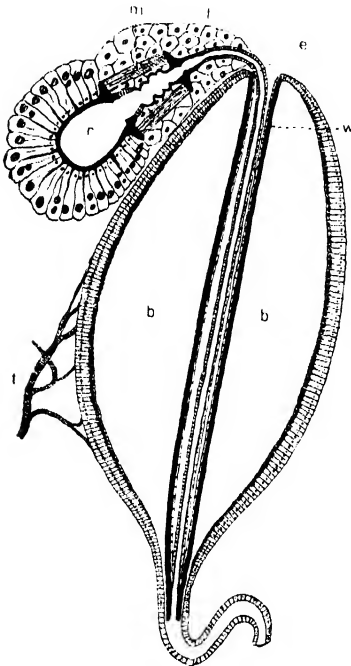


Fig. 157.

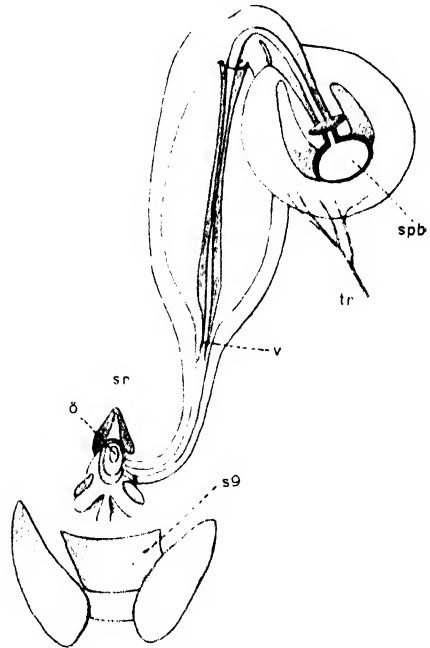


Fig. 158.

Fig. 157.

Spermathek von *Graphosoma* sp. (Pentatomidae) ♀. Vergr. (Nach Berlese.) Unten der Ausführungsgang, *b* Tasche, in welcher die überschüssigen Spermatozoen zerstört werden sollen, *w* weiteres Chitinrohr, *e* engeres Rohr, *r* Receptaculum seminis, *m* Muskel, *f* Fettgewebe, *t* Tracheen. Die Spermatozoen gelangen bei der Begattung durch das enge Rohr in das Receptaculum; ist dieses voll, so öffnet sich automatisch der durch das weite Rohr und die Taschenwand hergestellte Verschuß, und es gelangt der Überschuß in die Tasche. Durch Kontraktion der Muskeln kann aus dem Receptaculum stets etwas Sperma in die Vagina geleitet werden.

Fig. 158.

Weibliches Begattungsorgan einer Baumwanze (*Aelia* sp.). (Original.) Vergr. Das Receptaculum seminis mit seiner Samenblase *spb* und dem Ventil *v* liegt dorsal von der Vagina, in welche sich der Apparat bei ♂ öffnet. Um die Öffnung liegen einige Hartgebilde, *sr* die Samenrinne und Zäpfchen. Hinter dem Komplex liegt das 9. Sternit. *tr* Tracheen.

Auch bei Perlarien, Embidarien und der Neuropteroidengruppe kommt nie ein orthopteroider Legebohrer vor, doch gibt es bei Raphidien (Fig. 154) und einigen Neuropteren, wie *Dilar*, einen Ersatz durch rohrartige Verlängerung ventraler Fortsätze des achten und neunten Segmentes. Als Ersatz für den typischen Legebohrer ist in vielen Fällen durch Verlängerungen und rohrartige Ausbildung einiger Segmente gesorgt, die dann meist tubusartig eingezogen werden können. Solche Legeröhren finden wir z. B. bei *Panorpa*, bei allerlei Dipteren (Fig. 155), Lepidopteren, bei manchen Coleopteren und selbst bei einzelnen Hymenopteren, wie z. B. *Chrysis* (Fig. 156). Auch solche Legeröhren können mit allerlei Nebenapparaten ausgestattet sein, die das Einbohren in Spalten oder selbst in Pflanzengewebe ermöglichen, ganz ähnlich wie die oft mit großartigen Sägeapparaten, Widerhaken u. dgl. versehenen orthopteroiden Legeinstrumente. Die Art der Eiablage richtet sich natürlich nach dem Bau

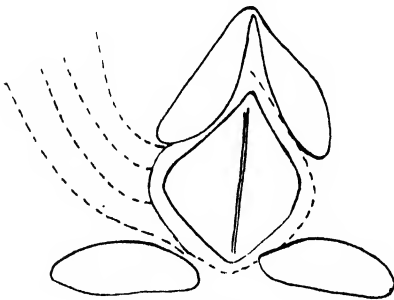


Fig. 159.

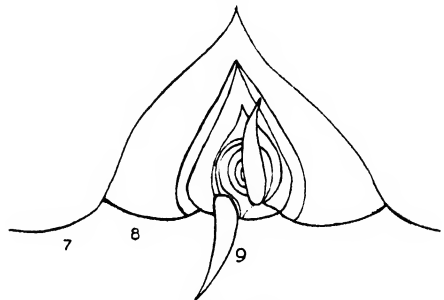


Fig. 160.

Fig. 159.

Mündung des Receptaculum seminis in die Vagina bei der Pentatomide *Palomena dissimilis* Fabr. Vergr. (Original.)

Fig. 160.

Hinterende einer Larve von *Aphaena* (Fulgoridae). Vergr. (Original.) Am Rande des 9. Segmentes sitzen zwei bewegliche Anhänge, Vermutlich Gonopoden. Dahinter sieht man noch 2 Ringe, die offenbar dem 10. und 11. Segmente angehören.

der Legeapparate, an denen sich ja außer den beschriebenen Segmenten und deren Anhängen auch noch allerlei Drüsen beteiligen, welche giftige Sekrete, schleimige oder erhärtende Stoffe liefern.

So wie sich im Bereiche der Mundhöhle außer den umgewandelten Gliedmaßen noch andere Hartgebilde finden, so treffen wir auch in dem eingestülpten ektodermalen Teile der weiblichen Geschlechtsorgane, in der sog. Vagina, manchmal Chitingebilde, welche unter Umständen Gliedmaßenreste vortäuschen könnten (Fig. 157, 158, 159). So liegen z. B. bei Wanzen an der dorsalen Seite der Vagina, neben dem Eingang in das Receptaculum seminis, paarige beborstete Zäpfchen, welche offenbar bei der Begattung eine Rolle spielen.

In einigen Fällen, in denen die typischen Legescheiden verkümmert sind oder nie vorhanden waren, kommt es zu größeren taschenartigen Einstülpungen in der Genitalgegend des Weibchens, so besonders bei den Blattarien und Mantodeen, die dadurch in die Lage kommen, ihre Eier mit erhärtendem Sekret einzuhüllen und in Paketen, sogenannten Ootheken, abzulegen. Bei den höheren Lepidopteren haben sich ganz eigenartige Verhältnisse ausgebildet, indem die ursprüngliche, am echten Segment gelegene Geschlechtsöffnung zur Begattungsöffnung wird, unter

Bildung einer neuen, weiter hinten gelegenen Geburtsöffnung, die oft an einer tubusartigen Verlängerung des Hinterleibes liegt. In anderen Fällen kommt es zu einer Kloakenbildung, so daß in eine sackartige Einstülpung am Hinterende sowohl der Darm als die Geschlechtsöffnungen münden.

An dem männlichen Geschlechtsorgan beteiligen sich, wie

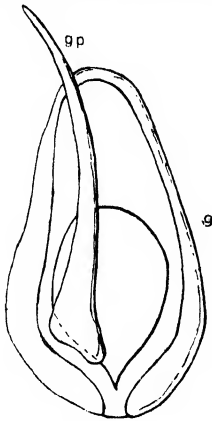


Fig. 161.

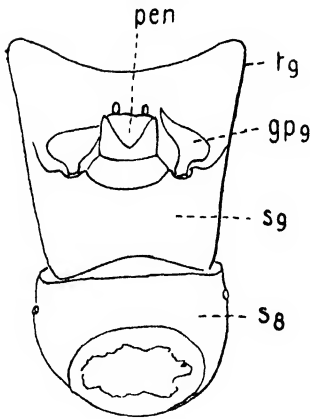


Fig. 162.

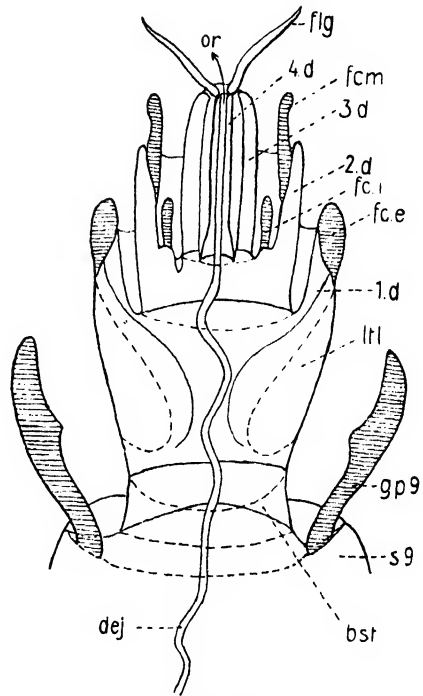


Fig. 163.

Fig. 161.

Das 9. Segment einer Larve von *Phrictus* (Fulgoridae) isoliert. Vergr. (Original.) Die vermutliche Gonopode *gp* auf der linken (im Bilde rechten) Seite entfernt.

Fig. 162.

Endsegmente des Männchens von *Eusthenes* (Hemiptera, Pentatomidae). Vergr. (Nach Handlirsch.) Von der nach oben gekehrten Ventralseite gesehen. *s8*, *s9* Sternite des 8. u. 9. Segmentes, *tg* Tergit des 9. Segmentes, *pen* Penis, *gp9* Gonopoden.

Fig. 163.

Schema eines sehr komplizierten männlichen Kopulationsapparates. (Nach Handlirsch.) *s9* 9. Segment, *gp9* Gonopoden, *dej* Ductus ejaculatorius, *bst* Basalstück, *ltl* Laterallappen, *1d*, *2*, *3*, *4d* die Duplikaturen, *fci* äußere, *fcm* mittlere, *fci* innere Forcipes, *or* Genitalöffnung, *flg* Flagellum oder Geißel.

schon erwähnt, sehr oft die zu sogenannten Gonopoden umgewandelten Gliedmaßen des neunten Segmentes, teils als Tast-, teils als Halteapparate. Solche Anhänge des 9. Sternites findet man auch manchmal schon bei Larven, wie z. B. bei Fulgoriden, wo von einem sonstigen Kopulationsapparate noch keine Rede ist (Fig. 160, 161). Das eigent-

liche Begattungsorgan aber ist nach meiner Überzeugung kein Derivat von Gliedmaßen, sondern eine Bildung eigener Art, die wir kurz als Penis oder Rute bezeichnen. Der Ausführungsgang der männlichen Geschlechtsorgane ist ektodermaler Natur und wird als Ductus ejaculatorius bezeichnet. Er besteht typischerweise aus einer unpaaren Einstülpung, analog der Vagina des Weibchens.

Um die Öffnung des Ductus bildet sich nun eine Hautduplikatur, deren Außenwand chitiniert ist. Das wäre die einfachste Form des Penis (Fig. 148): ein Chitinrohr, durch welches der zarthäutige Ductus zieht, um an dessen Ende auszumünden. Es gibt nur wenige Formen, bei denen die Vasa deferentia getrennt ausmünden; dann finden wir, wie z. B. bei Ephemeriden (Fig. 149), zwei Penisse nebeneinander, doch ist erst zu entscheiden, ob es sich hierbei um einen ursprünglichen Zustand handelt oder um eine Rückbildung des ektodermalen einheit-

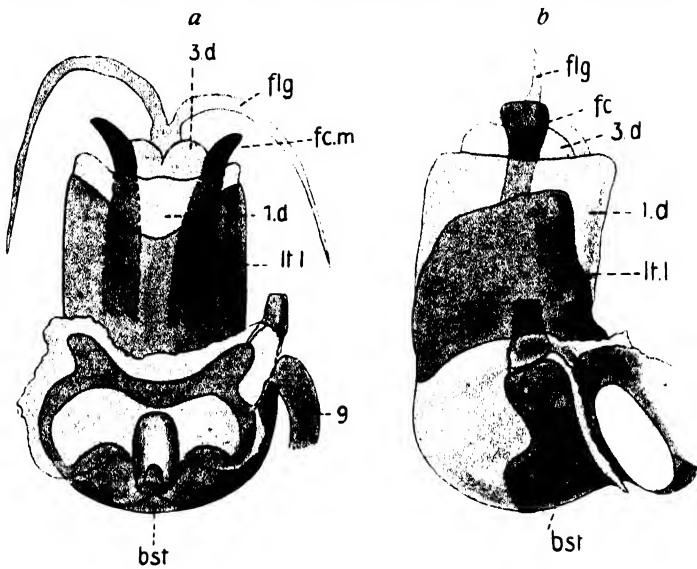


Fig. 164.

Penis von *Eusthenes* sp. (Pentatomidae). Vergr. (Nach Handlirsch.) Ruhelage. *a* die nach oben gekehrte Ventralseite, *9* Rand des 9. Segmentes, *bst* Basalstück oder 1. Metamer, *1 d* erste Duplikatur oder 2. Metamer, *lt l* dessen Laterallappen, *fc m* mittlere Zangen oder forcepes internodiae, *3d* dritte Duplikatur, *flg* Flagellum. *b* Seitenansicht mit denselben Bezeichnungen.

lichen Ductus. Auf keinen Fall möchte ich aber diesen doppelten Penis als Beweis für die paarige Natur des normalen männlichen Kopulationsorganes der Insekten gelten lassen, wenn sich auch im Verlaufe der höheren Entwicklung an demselben allerlei paarige Anhänge gebildet haben, die wir als „Parameren“ bezeichnen wollen und deren Funktion bei der Begattung eine recht verschiedene sein mag (Fig. 162). Ihrem Aussehen nach sind diese Bildungen, die entweder in einem Paare oder, wenn sich die Duplikatur des Penis durch mehrfache Einstülpung wiederholt, in mehreren Paaren auftreten können, entweder Klammerorgane oder Taster oder Schwellkörper, vielleicht auch Stützen. Die beigegebene schematische Abbildung eines hochkomplizierten männlichen Begattungsapparates (Fig. 163) ist durch die Untersuchung zahlreicher Formen,

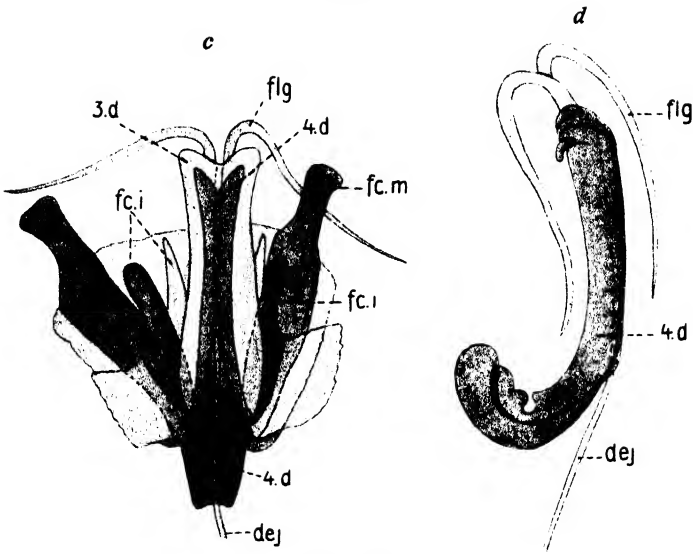


Fig. 165.

Penis von *Eusthenes* sp. (Pentatomidae). Vergr. (Nach Handlirsch.) *c* der ganze Apparat nach Entfernung der 1. Duplikatur. *dej* Ductus ejaculatorius, *4d* vierte Duplikatur, *fc.m* Forcipes intermediae, *fc.i* Innere Zangen (forcipes interiores) ein Paar weich, das andere hart. *3d* 3. (weichhäutige) Duplikatur, *flg* Flagellum. *d* Die 4. Duplikatur isoliert. Seitenansicht. Bezeichnung wie oben.

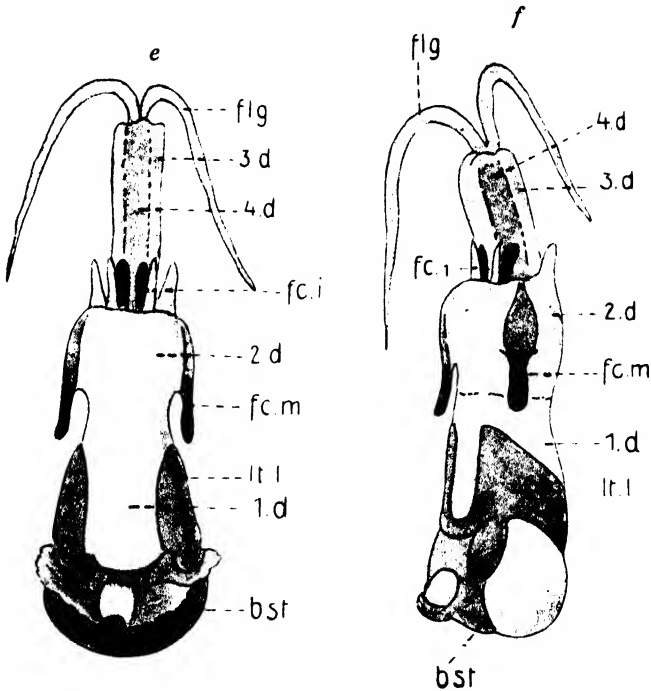
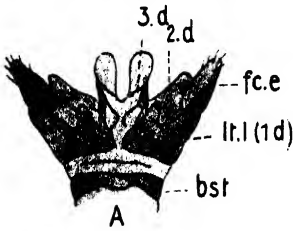


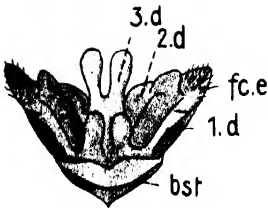
Fig. 166.

Penis von *Eusthenes* sp. (Pentatomidae). Vergr. (Nach Handlirsch.) In ausgestrecktem (erigiertem) Zustande. *e* die nach oben gekehrte Ventralseite. *f* Seitenansicht. Bezeichnungen wie oben.

vor allem aber der Wanze *Eusthenes robustus* Lep. (Fig. 164–166) zustande gekommen. Bei den meisten Insekten finden wir jedoch einfachere Formen (Fig. 167), manchmal nur ein kurzes, einfaches Zäpfchen oder ein einfaches oder gegliedertes längeres Rohr (Fig. 168). Sehr häufig sind asymmetrische Bildungen; Drehungen, Krümmungen, und selbst korkzieherartige oder spiralig eingerollte Formen kommen vor (Fig. 169–173). Nur bei den Odonaten wird das Sperma nicht direkt durch den Penis dem weiblichen Geschlechtsteil einverleibt, sondern in ein nahe der Basis des Abdomens des ♂ gelegenes Gebilde übertragen, aus dem es sich das ♀ durch eigenartige Krümmung des Abdomens holt (Fig. 174).



A



B

Fig. 167.

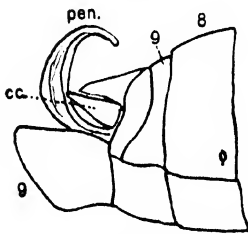


Fig. 168.

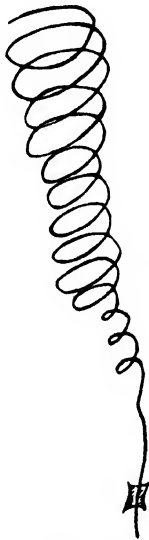


Fig. 169.

Fig. 167.

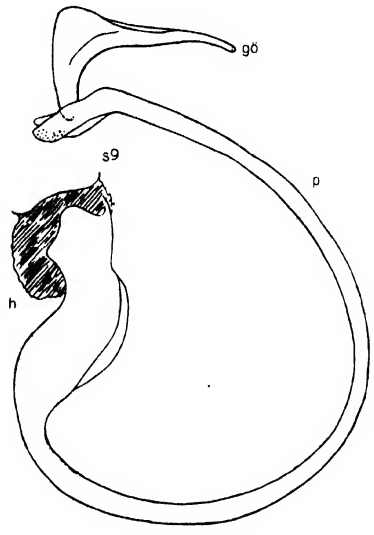


Fig. 170.

Männliches Geschlechtsorgan (Penis) von *Cimex* (Hymenoptera). Vergr. (Nach Handlirsch.) A Dorsal-, B Ventralseite, *bst* Basalstück oder 1. Metamer, *lll* Laterallappen, *1* Duplikatur, *fc.e* äußere Zangen, *2d*, *3d* 2. und 3. Duplikatur.

Fig. 168.

Hinterende einer männlichen Wanderheuschrecke *Pachytylus migratorius* L. Vergr. (Aus Handlirsch.) Hinter dem 9. Segmente ragt der Penis *pen* vor, über demselben stehen die eingliedrigen Cerci *cc*.

Fig. 169.

Penis von *Ischnorrhynchus didymus* Zett. (Lygaeidae). Vergr. (Original.) Der uhrfederartig eingerollte Penis erreicht ausgestreckt die doppelte Länge des Abdomens.

Fig. 170.

Kopulationsorgan eines Zikaden-Männchens (*Tibicen haematodes* Scop.). Vergr. (Original.) *s₉* Der Hinterrand des 9. Sternites, *h* weiche Haut, *p* Penis. Die Ausführöffnung des Ductus liegt am äußersten Ende bei *gö*.

Bei Orthopteren der Locustiden- und Gryllidenreihe werden Spermatophoren gebildet. Im Zusammenhange mit der Ausbildung der Genitalapparate sind auch allerlei Modifikationen an den Sterniten und selbst Tergiten dieser Region eingetreten, deren eingehende Besprechung jedoch

zu weit führen würde. Es sei nur an die mannigfachen Leisten, Höcker, Dornfortsätze u. dgl. erinnert, die sich in allerlei Gruppen finden, z. B. bei Grabwespen, Bienen und vielen anderen (Fig. 175). Mit den Ver-

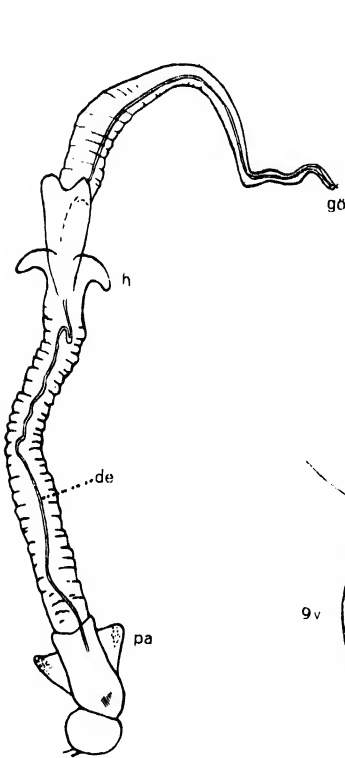


Fig. 171.

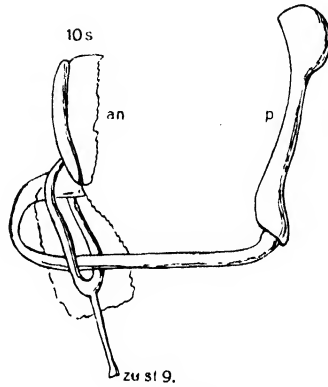


Fig. 172.

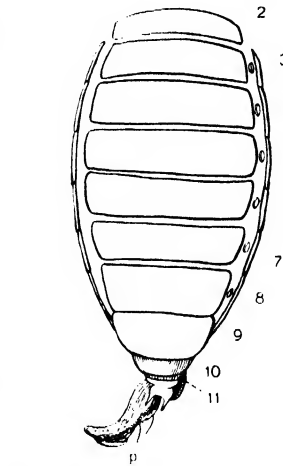
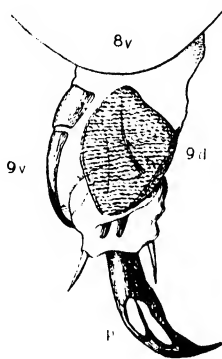


Fig. 173.

Fig. 171.

Penis der Lygaeide *Oxycaenus lavatae* Fab. Vergr. (Original.) Die basale Partie *pa* und die mittlere Strecke mit den Haken *h* sind fest chitiniert, der übrige Teil weich und kontraktile. Man sieht den zarten Ductus ejaculatorius *de*, der von der Basis bis zur Spitze des Penis, zur Genitalöffnung *gö* verläuft.

Fig. 172.

Männliches Kopulationsorgan von *Psylla alni* L. (Homoptera). Vergr. (Original.) Der Penis ist gekniet und tritt zwischen einem Chitingerüste aus, das zu den Lappen oder Haken des 9. Sternites führt und oben an das 10. Segment herantritt.

Fig. 173.

Abdomen und männliches Kopulationsorgan des Laufkäfers *Procrustes coriaceus* L. Vergr. (Aus Berlese.) Rechts Oberseite des Abdomens, mit dem asymmetrischen nach links gekehrten Penis *p*. Links das Hinterende von der Ventralseite.

suchen, die männlichen Kopulationsorgane auf paarige Anhänge des zehnten Segmentes zurückzuführen, kann ich mich nicht einverstanden erklären, da weder embryologische noch sonst morphologische Gründe dafür sprechen.

Zuletzt wollen wir nun noch einmal auf das elfte Segment zurückkommen, dessen Anhänge wir als Cerci bezeichnet haben. Manche Autoren versuchen, die Existenz dieses Segmentes zu leugnen und die Cerci nicht als ursprünglich einfache fühlerartige Gliedmaßen des elften, sondern als identisch mit den Endgliedmaßen gewisser Crustaceen zu deuten. Ich kann hier wieder nur auf *Neolenus serratus* Rom. (Fig. 176) verweisen.

Ich glaube aber, sie sind im Unrecht, denn wir sehen, wie schon oben erwähnt, nicht nur in manchen Fällen ein ganz deutliches elftes Segment, selbst bei Formen, welche keine Cerci besitzen (Fig. 127), sondern

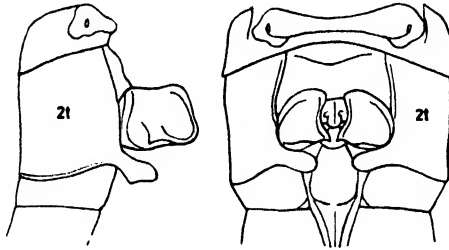


Fig. 174.

Begattungsorgan einer männlichen Libelle: *Lyriothemis*. Vergr. (Nach Ris.) Links Seitenansicht, rechts Ventralansicht. 21 zweites Tergit.

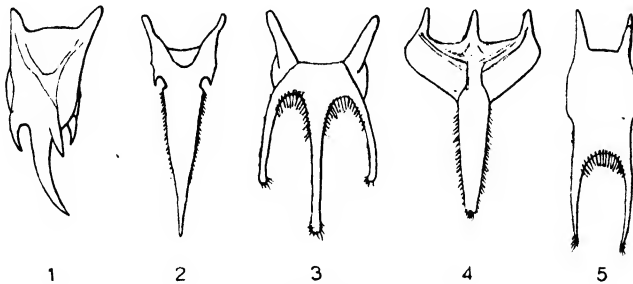


Fig. 175.

Sternite des 9. Abdominalsegmentes der Männchen verschiedener Grabwespen. Vergr. (Nach Handlirsch.) 1 *Steniolia longirostris* Say. 2 *Monedula signata* L. 3 *Stizus tridens* Fab. 4 *Gorytes quinquecinctus* Fab. 5 *Alyson fuscatus* Panz.

finden auch, wohl nur selten, ein elftes abdominales Ganglion. Auch bei Embryonen sieht man oft das elfte Segment sehr deutlich. Auffallend ist, daß die Cerci ihre ursprüngliche homonom vielgliedrige Form um so reiner erhalten haben, je tiefer die betreffende Gruppe steht. Wir finden diesen Zustand bei den Palaeodictyopteren, Megasecopteren, Ephemeriden, Perlarien, Thysanuren, bei *Campodea*, bei primitiven Blattarien und Mantodeen, Grylloblattiden u. a. In vielen Reihen vollziehen sich aber schon bei heterometabolen Formen weitgehende Reduktionen und Modifikationen bis zu völligem Schwunde. So sehen wir die Cerci bei Odonaten (Fig. 177) zangenartig oder blattartig ausgebildet, nachdem sie schon bei den Larven ihre ursprüngliche Form verloren hatten und bei den Zygopteren blattartige Kiemen bildeten. Bei den Orthopteren (Fig. 168) sind sie, abgesehen von Grylliden, Gryllacriden und einigen anderen, zu kurzen Gebilden reduziert, die fast an Gonopoden erinnern. Bei Embien sind sie kurz und bei den ♂ asymmetrisch, bei Phasmiden

auch ungegliedert, bei Dermapteren zu den bekannten Zangen umgewandelt (Fig. 178), ebenso bei den Japygiden, in beiden Fällen bei einigen Jugendformen noch mehrgliedrig. Bei Hemipteren kann ich sie nicht auffinden und halte Cramptons Deutung für falsch. Das zangenartige Anhangpaar des elften Segmentes der Proturen (Fig. 179), in dessen Bereich ja bekanntlich im Gegensatz zu allen anderen Insekten die

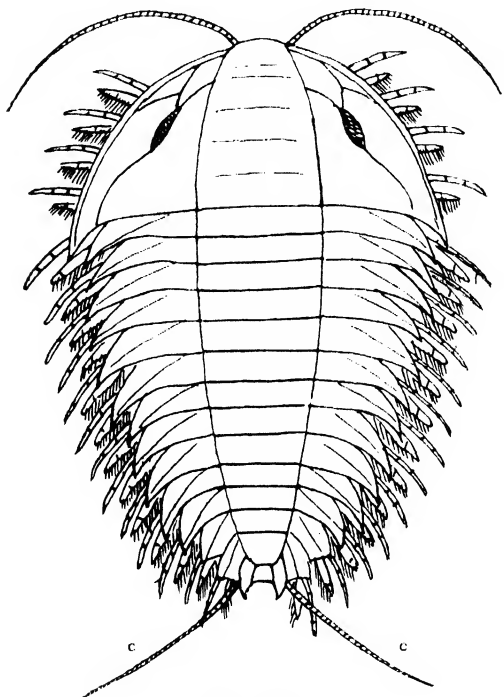


Fig. 176.

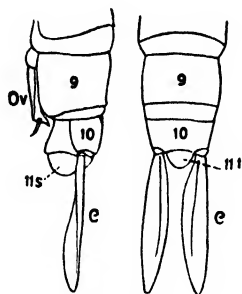


Fig. 177.

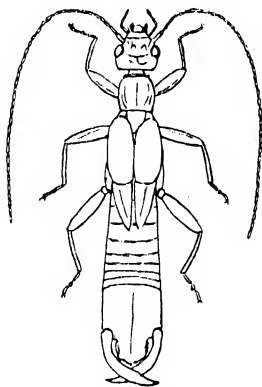


Fig. 178.

Fig. 176.

Neolennus serratus Rom. Rekonstruktion nach Handlirsch. Ein kambrischer Trilobit, der in der Zahl der Metameren und in den Cerci bereits mit den Insekten übereinstimmt.

Fig. 177.

Hinterende einer weiblichen Odonate *Aeschna juncea* L. Vergr. (Aus Handlirsch.) Links, die Seitenansicht, zeigt an der Ventralseite der Segmente 8 u. 9 den Ovipositor *Ov.* Hinter dem 10. Segment ist noch das 11. zu sehen, an dessen Seiten die blattartigen eingliedrigen Cerci *c* sitzen.

Fig. 178.

Apachyus Feae Borm. (Dermaptera) ♂. Vergr. (Aus Handlirsch.) Die Cerci sind zu mächtigen Zangen umgewandelt.

Genitalöffnung liegt, halte ich für modifizierte Cerci. Hier sieht man wohl klar, daß sie dem elften Segment angehören. Unter den Holometabolen gibt es keine solchen ursprünglichen Cerci mehr, und selbst bei Larven sind sie stark modifiziert, meist ungegliedert und durch die Reduktion bzw. Verschmelzung des zehnten und elften Segmentes scheinbar an das neunte verlagert. Bei Imagines dagegen finden sich in manchen Reihen noch

deutlich als solche kenntliche und sogar gegliederte Cerci, so bei Panorpaten, primitiveren Trichopteren und Dipteren, und selbst bei Hymenopteren sind sie noch nachzuweisen. Bei Neuropteroiden anscheinend ganz oder fast ganz reduziert.

Zweifelhaft erscheint mir ihre Existenz auch bei Coleopteren, die Flöhe dagegen haben noch Reste davon erhalten.

Außer den Cercis finden wir jedoch an dem elften Segment bei Ephemeriden und deren Larven, sowie bei Thysanuren und den Larven zygopter Odonaten ein unpaares, meist ähnlich wie die Cerci gegliedertes Organ, das sog. Terminalfilum (Fig. 148, 149).

Segmentalorgane.

Bevor wir diesen kurzen Überblick über die Segmentierungs- und Gliederungsverhältnisse der Insekten schließen, wollen wir noch mit einigen Worten der sog. Segmentalorgane gedenken, die ein Erbstück von Wurmahren sind und in den verschiedenen Reihen der Arthropoden nach verschiedenen Richtungen Modifikationen und Reduktionen erfahren haben. Wie aus den oben angefügten Tabellen ersichtlich, sind bei den einzelnen Reihen der Crustaceen und Arachnoideen nur mehr an wenigen Segmenten Organe vorhanden, welche auf Nephridien zurückzuführen sind, z. B. die Antennen- oder die Schalendrüsen der Crustaceen und die verschied. gelagerten Ausführungsgänge der Gonaden. Wir haben daher allen Grund, für die Urformen der Arthropoden, also, nach unserer Ansicht, für die Trilobiten noch die Existenz zahlreicher Segmentalorgane anzunehmen. Da drängt sich nun die Frage auf: Was ist bei den Insekten aus diesem alten Erbe geworden?

Wir haben gewisse Gründe, die Ausführungsgänge der männlichen und der weiblichen Geschlechtsdrüsen auf Nephridien des neunten Abdominalsegmentes, also des 18. Metamers, zurückzuführen, denn die Verschiebung der weiblichen Genitalöffnung auf das achte abdominale bzw. das 17. Segment ist wohl eine sekundäre, durch die ektodermale Einstülpung bedingte Erscheinung. Wenn die drei Paare großer Speicheldrüsen aus Segmentalorganen des Mandibel-, Maxillar- und Labialsegmentes, also der Metamere 4, 5, 6, hervorgegangen sind, so müßten wir uns nur mehr nach Derivaten der Nephridien im Bereiche des Thorax und der prägenitalen Region des Abdomens umsehen. Hier finden wir aber typischerweise gerade die segmentalen paarig angelegten Tracheen (Fig. 180), die wohl bisher meist als neue Erwerbung der „Tracheaten“, als einfache Einstülpungen des Ektoderms betrachtet worden sind. Die Schule Lang (Zürich) vertritt jedoch die Ansicht, daß die Tracheen aus Nephridialorganen abzuleiten seien (Lehmann 1925). Ich bin sehr gern geneigt, mich dieser Denkweise anzuschließen, denn es hat sich gezeigt, daß die Tracheen erst sekundär die Rolle eines Luftröhrensystems angenommen haben, denn sie sind z. B. bei amphibiotischen Tieren, wie Ephemeriden, ursprünglich, bevor das Insekt das Wasser verläßt, mit Flüssigkeit gefüllt, in der sich Gasblasen bilden (Berlese 1909—1924), die jedenfalls aus CO₂ oder anderen Endprodukten des Stoffwechsels bestehen und nicht aus Atemluft. Dies spricht wohl dafür, daß die Tracheen ursprünglich Exkretionsorgane waren. Schließlich sind sie es ja auch noch heute in gewissem Sinne, denn die Atmung besteht ja bei den

Insekten in der durch rhythmische Kontraktionen durch die Stigmen ausgetriebenen „verbrauchten“ Luft, welche dann automatisch durch das

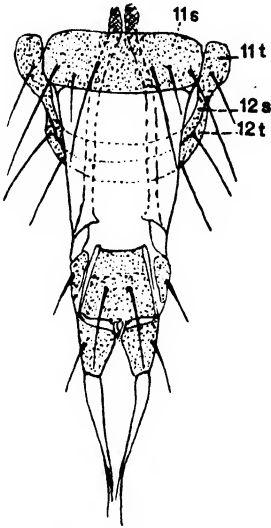


Fig. 179.

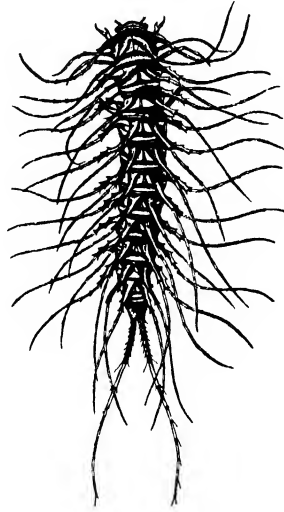


Fig. 181.

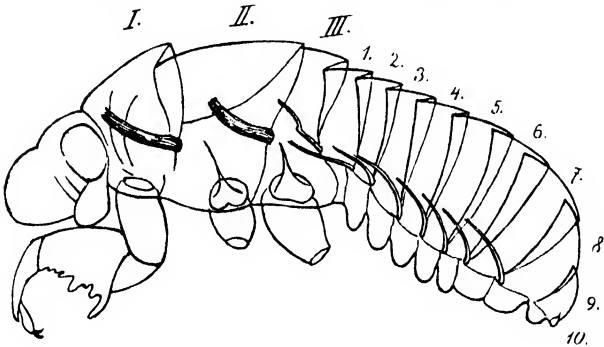


Fig. 180.

Fig. 179.

♂ Geschlechtsorgan von *Acerentomon* (Protura). Ventralansicht, stark vergr. (Aus Handlirsch.) 11t, 11s 11. Segment, 12t, 12s 12. Segment. An das 11. Sternit schließt sich das gegliederte, am Ende zweiästige Begattungsorgan (welches in beiden Geschlechtern sehr ähnlich ist und vielleicht den Cercis entspricht).

Fig. 180.

Eine leere Nymphenhaut der Singicade *Tibicen haematodes* Scop., von innen gesehen. Vergr. (Nach Handlirsch.) I—III Thoraxsegmente, 1—10 Abdominalsegmente. Die zehn von den Stigmen ausgehenden Tracheenstämme ragen in den Hohlraum der Nymphe hinein.

Fig. 181.

Larve von *Cnemidotus caesus* Duft. (Coleoptera, Halipidae). Mit auffallenden coenogenetischen provisorischen dorsalen Kiemenanhängen. Vergr. (Nach Schiödt.)

Einströmen frischer Luft ersetzt wird. Da die Tracheen bei den Insekten typischerweise an den Segmenten 8—17 durch Stigmen geöffnet sind, also gerade an Segmenten, welche keine anderen

auf Nephridien zurückführbaren Organe besitzen, findet der Gedankengang der Züricher Schule wohl eine starke Stütze. Ich zweifle nicht daran, daß die bei Thysanuren nachgewiesenen „Labialnieren“ Segmentalorgane sind, die bei „höheren“ Insekten durch Speicheldrüsen ersetzt und vielleicht bei vereinzelt Collemboles (z. B. *Sminthurus*, *Actaetes*) in ein sehr dürftiges cephalcs Tracheensystem verwandelt wurden, welches durch ein sog. Kopfstigmenpaar ausmündet. Der Prothorax, also das siebente Metamer, scheint nie ein eigenes Stigmenpaar zu besitzen, denn in jenen Fällen, wo ein solches angeführt wird, wie z. B. bei Raupen, besitzt das nächstfolgende Segment, das achte (= Mesothorax), keine Stigmen. Es handelt sich also offenbar nur um eine sekundäre Verlagerung: Einer neuen Untersuchung bedarf vielleicht die Frage bei *Japyx*, wo neben den zwei Hauptstigmen des Thorax noch zwei „Nebestigmen“ vorkommen sollen, so daß die Gesamtzahl elf Paare betragen würde.

Irrtümlich ist auch die Angabe, daß der Floh um ein Stigmenpaar mehr besitze als normal.

Eine wirkliche Vermehrung der Stigmenzahl bzw. der Hauptstämme des Tracheensystems (abgesehen natürlich von den mannigfachen und oft sehr reichen Verzweigungen im Innern des Körpers) kommt also nicht vor, dagegen, wie wir sehen werden, in sehr vielen Reihen parallel und stets mit allgemeiner höherer Spezialisierung verbunden, eine oft sehr weitgehende und bis zu völligem Schwunde führende Verringerung der Zahl. Diese Tatsache spricht entschieden für die Richtigkeit der Ableitung des Tracheensystems von alten ererbten Organen und nicht für eine Neuerwerbung, bei der ja kaum einzusehen wäre, warum nicht auch an anderen Stellen im Bedarfsfalle Luftlöcher und Tracheen entstehen sollten, etwa so wie die vielen Kiemenanhänge bei manchen sekundär wasserbewohnenden Larven (Wassermotten: *Nymphula*, Trichopteren, Coleopteren: *Cnemidotus* u. a.) (Fig. 181) entstanden sind.

Für die Ursprünglichkeit des Tracheensystems spricht wohl auch die auffallend konstante Lage der Stigmenpaare. Sie liegen immer seitlich, am Thorax zwischen Flügel und Bein, am Abdomen über den Beinderivaten, also ursprünglich in jenen Teilen der Segmente, die zwischen Tergit und Sternit sich einschieben und entweder weichhäutig bleiben oder die sekundären, als Pleurite (Episternum, Epimerum) bezeichneten Sklerite enthalten. Verschiebungen kommen wohl vor, doch dürften sie nicht auf einer „Wanderung“ der Stigmen beruhen, sondern auf einer sekundären Verschmelzung der betreffenden Pleurite mit den Tergiten oder Sterniten, bzw. auf einem Übergreifen der ster-nalen oder tergalen Skleritbildung in die Stigmengegend. So erkläre ich mir wenigstens das sehr häufig zu beobachtende Hinaufrücken aller oder einzelner Stigmenpaare in die Tergite, welches bei Hemipteren, Coleopteren u. a. zu beobachten ist.

Über die Ausgestaltung des Stigmenapparates (im weiteren Sinne) in den verschiedenen Gruppen ließe sich ein eigenes Buch schreiben. Wir können hier aber nur einige wenige Angaben machen, um die auffallendsten Fälle in Erinnerung zu bringen, und verweisen im übrigen auf das sehr ausführliche fünfte Kapitel.

Sehr häufig sind die normalerweise ganz offenen, entweder mehr schlitzartigen, kreisrunden oder elliptischen und von einem steifen Rahmen umgebenen Luftlöcher oder Stigmen durch besondere kleine Muskeln mit Hilfe eines verschieden gebauten Hebelapparates von innen

verschießbar, oder es stehen an ihrem Rande reusenartige Haargebilde, die entweder das Eindringen von Staub oder von Wasser verhindern können. Solche Reusen finden sich bei Wasserkäfern und bei Wasserrwanzen sehr schön ausgebildet. In diesen beiden Gruppen kommen auch noch allerlei andere Modifikationen des Atmungsapparates vor, wie z. B. der dichte Anschluß der Vorderflügel an den Seiten des Hinterleibes, durch den der Raum zwischen diesen beiden Teilen zu einem Luftreservoir wird, in welches die Luft teils (Schwimmkäfer) durch eine geringe, willkürlich geschaffene Öffnung am Hinterende eingelassen wird, teils aber (Nepiden, Belostomiden) durch eigene Atemröhren gelangt, die durch zwei mehr oder weniger lang ausgezogene Lamellen, welche an der Basis die Stigmen des achten Segmentes tragen und sich aneinanderlegen, erzeugt werden (Fig. 182, 183). Aus diesem Reservoir kann die Luft bis zu den Thorakal-

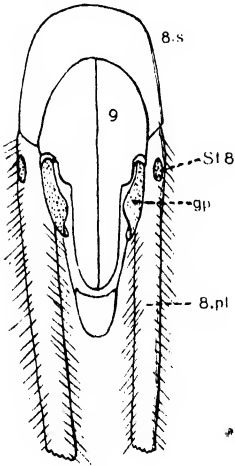


Fig. 182.



Fig. 183.

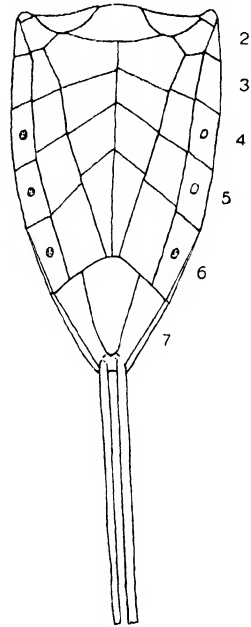


Fig. 184.

Fig. 182.

Endsegmente einer *Belostoma* ♂ (Hemiptera). Vergr. (Original.) 8.s 8. Sternit, 8.pl die Pleurite des 8. Segmentes mit den Stigmen St 8, die in normaler Stellung an der Basis des von den beiden Pleuriten gebildeten Atemrohrs liegen. 9 Sternit des 9. Segmentes mit den Gonopoden gp.

Fig. 183.

Nepa cinerea L. (Hemiptera), Mit Atemrohr. $\times 1.5$. (Aus Brauer.)

Fig. 184.

Nepa cinerea L. ♂, Unterseite des Hinterleibes. Vergr. (Original.) Man sieht die 3 Paare sogen. falscher Stigmen und am Hinterende die Atemröhre, die dem 8. Segment angehört.

stigmen nach vorne geleitet werden, denn die übrigen abdominalen Stigmen sind mehr oder minder reduziert oder stark verändert. Letzteres ist z. B. bei *Nepa* der Fall, deren mittlere Abdominalstigmen von einer mit feinsten Löchern versehenen Siebplatte bedeckt sind und nach der Ansicht mancher Autoren nicht funktionieren (Fig. 184, 185). Bei *Notonecta* liegen zu beiden Seiten des Abdomens tiefe, mit dichtem Haarfilz ausgekleidete Rinnen, durch welche Luft, die bekannt-

lich durch Emporstrecken der Hinterleibsspitze an die Wasseroberfläche aufgenommen wird, nach vorne gelangen kann. Bei den Jugendformen dieser Wasserwanzen erfolgt die Atmung wieder in anderer Weise.

Auch bei verschiedenen aquatischen holometabolen Larven, welche nicht durch Kiemen atmen, finden wir eigenartige Bildungen, die geeignet sind, den letzten hier meist allein übriggebliebenen Abdominal-

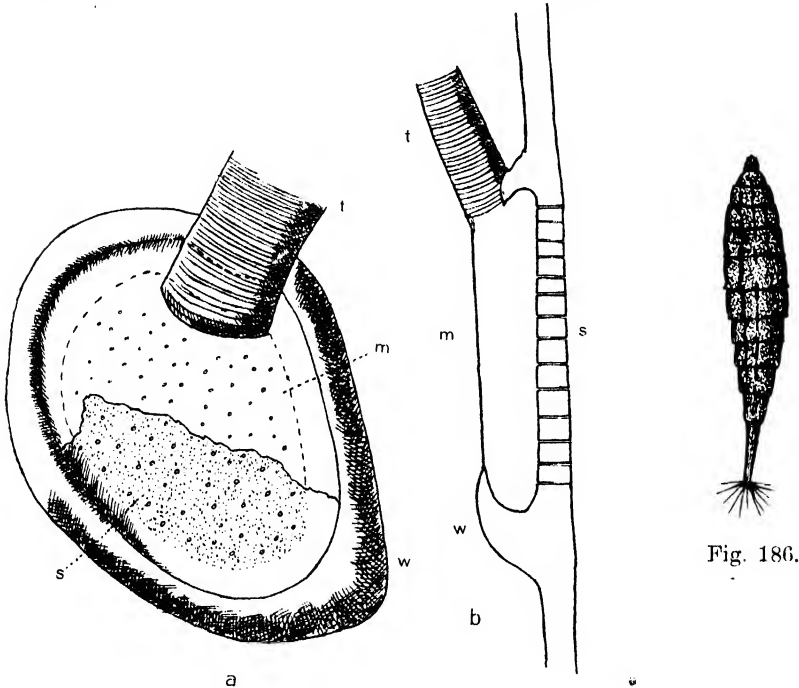


Fig. 185.

Fig. 185.

Ein sogenanntes „falsches Stigma“ von *Nepa cinerea* L. Vergr. (Original.) *a* Von innen gesehen. Die Siebplatte *s* ist von einem Chitinwall *w* umgeben, über den innen eine feine Membran *m* ausgespannt ist. In den Hohlraum zwischen Sieb und Membran führt ein starker Tracheenstamm *t*. *b* Schematischer Längsschnitt durch das ganze Organ.

Fig. 186.

Larve von *Stratiomys* (Diptera). (Aus Brauer.) Die letzten Stigmen liegen am Ende des lang ausgezogenen achten Abdominalsegmentes.

stigmen Luft zuzuführen, bzw. diese Stigmen an die Wasseroberfläche emporzuheben. Ich erinnere nur an die rohrartig verlängerten Endsegmente der Stratiomyiden (Dipteren) (Fig. 186), der Dytisciden (Coleopteren) oder der Culiciden (Fig. 187) und der bekannten Rattenschwanzlarven von *Eristalis* (Syrphidae) (Fig. 188). Bei den Dipteren ist übrigens die Beschränkung der Atmung auf die letzten abdominalen Stigmen sicher nicht durch das Leben im Wasser entstanden, denn sie findet sich bei vielen, gewiß nicht von aquatilen Vorfahren abzuleitenden Formen, auch bei Cyclorrhaphen und vielen Orthorrhaphen, bei welchen allerdings auch oft noch ein thorakales Stigmenpaar erhalten bleibt. Zu erwähnen wäre dann auch noch die Ausstattung der thorakalen Stigmen

bei den Culicidenpuppen mit eigenartigen trompetenförmigen Gebilden, die an die Oberfläche des Wassers emporreichen, unter der die Puppe schwimmt.

Reduktion der Stigmenzahl ist übrigens eine sehr häufige Erscheinung, die sich in verschiedenen Biocoenosen wiederholt. So verlieren z. B. die meisten Cocciden ihre Abdominalstigmen. Völligen Schwund

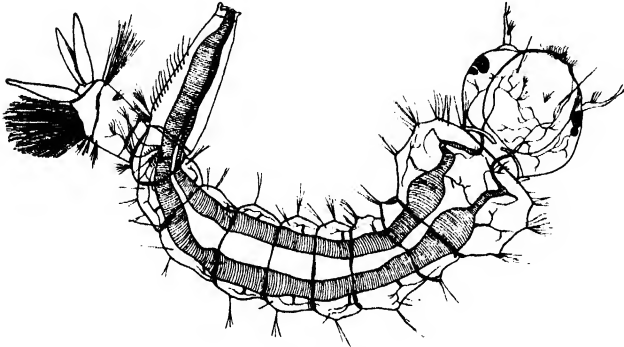


Fig. 187.

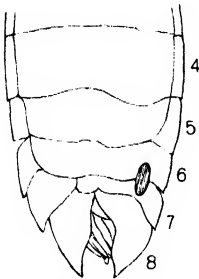


Fig. 189.

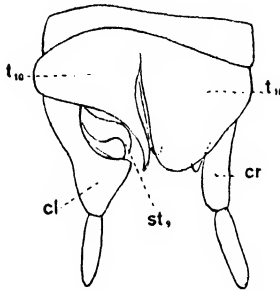


Fig. 190.

Fig. 187.

Larve von *Culex annulatus* Schr. (Diptera). Vergr. (Aus Brauer.) Man sieht die Hauptstämme der Tracheen, die von dem Stigma am Ende der Atemröhre ausgehen.

Fig. 188.

Larve von *Eristalis* (Syrphidae). Vergr. (Aus Brauer.) Das Hinterende mit langem Atemrohr.

Fig. 189.

Corixa Linnei Fieb. Eine Wasserwanze. Oberseite des männlichen Abdomens mit der auffallenden Asymmetrie, die jedenfalls mit dem rechts gelegenen „Strigil“, einem Zirporgan, zusammenhängt. Vergr. (Nach Handlirsch.)

Fig. 190.

Hinterende des Körpers von *Embia sabulosa* End. ♂. Dorsalansicht. Vergr. (Nach Enderlein.) t_{10} 10. Tergit, st_9 Anhang des 9. Sternites, cr rechter, cl linker Cercus. Ein Beispiel auffallender Asymmetrie.

des Tracheensystems finden wir aber recht selten: Außer den Collembolen, die ja, wie erwähnt, auf einem sehr frühen oligomeren Stadium stehen geblieben sind, fehlt das Tracheensystem auch einigen Proturen und vielleicht einzelnen sehr reduzierten parasitischen Formen. Bei *Campodea* sind nur thorakale Stigmen vorhanden, ebenso bei vielen Cocciden. Auch die Strepsipteren ♀ haben nur ein Stigmenpaar.

Daß das Tracheensystem nicht ausschließlich der Atmung dient, sondern nebenbei auch andere Funktionen übernehmen kann, ist ja bekannt. Ich brauche diesbezüglich nur an die blasenartigen Erweiterungen zu erinnern, die als förmliche Luftsäcke namentlich bei gut fliegenden Formen verbreitet sind. Aber auch bei den Tympanalorganen, die an den Beinen oder an der Basis des Abdomens liegen, spielen die Tracheen eine gewisse Rolle; namentlich bei letzteren sind so wie bei den Trommeln der Singzikaden auch die ersten Stigmenpaare des Abdomens beteiligt.

Asymmetrie.

Schließlich sei hier noch mit einigen Worten der Asymmetrien gedacht, die in einzelnen Fällen den ursprünglich streng bilateral symmetrischen Bau recht auffallend stören. Es sind kleine, weniger auffallende Asymmetrien, übrigens recht verbreitet, namentlich bei den Mandibeln und bei den männlichen Genitalien, z. B. vieler Käfer; stärkere dagegen kommen nur vereinzelt vor, so z. B. bei den bekannten Larven und Puppen von *Ptychoptera* (Diptera), wo ein langes asymmetrisches Atemrohr des Thorax vorhanden ist, oder bei den Cercis von *Embia* (Fig. 190), bei den Hinterleibern männlicher *Corixa*-Arten (Fig. 189) (Wasserwanzen), die ein einseitiges Zirporgan besitzen (die einen Arten links, die anderen rechts), endlich bei den Thysanopteren (Fig. 43), deren Kopf durch die Reduktion einer Stechborste (Mandibel) ganz asymmetrisch geworden ist. Bei der Bettwanze erzeugt das symbiontische Organ (Ribagas Organ) eine kleine Asymmetrie des Hinterleibes. Sehr auffallend sind die durch die Stridulationsapparate bedingten Ungleichheiten der Vorderflügel bei den Locustodeen und Gryllodeen. Bei Blattarien, Phasmiden, Mantiden, aber auch bei Hemipteren bilden sich oft recht beträchtliche Unterschiede der Flügel aus, indem sich diese Organe stets in gleicher Weise übereinanderlegen. Bei Collembolen sind die beiden Fühler oft sehr verschieden gestaltet.

Ein Rückblick auf die gesamte Morphologie der Insekten ergibt die wohl merkwürdig erscheinende Tatsache, daß die Natur das Wunder einer nach Millionen zählenden Art-differenzierung eigentlich mit recht bescheidenen Mitteln erzielt hat, denn, was sie in der Gruppe der Insekten an Organen wirklich Neues geschaffen hat, ist sehr wenig. Alles war schon bei den Vorfahren da und wurde nur in der mannigfaltigsten Weise abgeändert, durch Beifügung kleiner Details verschleiert, so daß es oft recht schwer fällt, die Urzustände zu erschließen. In den meisten Fällen sehen wir eine Tendenz zu Reduktionen des alten Erbgutes; es schwinden Flügel, Beine, Mundorgane, Fühler, Augen, Tracheen und Darm; es verwischt sich die Segmentierung, als wäre das Endziel der Evolution ein einfacher Brutschlauch. So weit haben es aber bis jetzt glücklicherweise erst wenige Insekten gebracht.

Beispiele aus der Literatur.

Es ist nicht möglich, die morphologischen Publikationen hier auch nur mit annähernder Vollständigkeit zu bringen, denn fast alle größeren systematisch-deskriptiven Arbeiten enthalten Angaben, und oft sehr wichtige, über die in diesem Kapitel behandelten Gegenstände. Manches davon wird der Leser im III. Bande dieses Handbuches finden. Ältere Arbeiten konnten nur ausnahmsweise zitiert werden.

- Adolph, G., Über Insektenflügel. Nova Acta XLI. 1880.
 — Die Dipterenflügel. Nova Acta XLVII. (6) 1885.
 Amans, P., Comparaison des organes de la locomotion aquatique. Ann. Sc. Nat. (7) VI. 1888.
 Audouin, J. v., Recherches sur le thorax des anim. articulés. Ann. Sc. Nat. I, 1824.
 Banks, N., Notes on the mouth parts and thorax of Insects. Amer. Nat. XXVII, 1893. Proc. Ent. Soc. Wash. VI, 1904. 149.
 Beauregard, H., Les Insectes Vesicants. Paris 1890.
 Becher, E., Zur Kenntnis der Mundteile der Dipt. Denkschr. Ak. Wien. XLV. 1882.
 Becker E., Zur vergl. Anat. des Kopfskelettes der Collembolen. Mosk. Journ. Zool. 1903.
 Becker, R., Zur Kenntnis der Mundteile und des Kopfes der Dipterenlarven. Z. Jb. Anat. XXIX, 1910.
 Beecher, C. E., The Morphol. of *Triarthrus*. Amer. Journ. Sc. XVI, 1896.
 Bengtsson, S., Zur Morphologie des Insektenkopfes. Zool. Anz. XXIX, 1905, 457.
 Bergroth, E., On the Thorax of Gerridae. Ent. M. M. (2) XIII. 1902.
 Berlese, A., Ricerche sugli organ. genit. degli Ortott. Atti Acc. Linc. (3) XI. 1882.
 — Monogr. dei Myrientomata. Redia. VI. 1909.
 — Gli Insetti. Milano 1909—1924.
 Bervoets, R. E., Note sur l'origine du labre des insectes. Ann. Soc. Ent. Belg. LVII. 1913.
 Bethune-Baker, G. T., Claspings Organs in Insects. Proc. E. S. Lond. 1914. CXX.
 Bezzi, M., Riduzione scomparsa delle ali nelle Ditteri. Natura VII. 1916. Nachtr. Ann. Mag. N. H. (9) IX, 1922.
 Bischoff, W., Über die Deutung der Mundhaken der Cyclorrhaphen. Arch. f. Nat. LXXXVIII. 1922.
 — Die Kopfbildung der Dipterenlarven. I. Arch. f. Nat. LXXXVIII. 1922. III. XC. 1924.
 Börner, C., Über die Gliederung der Laufbeine der Atelocerata. Sb. Ges. N. Fr. Berlin 1902.
 — Die Mundgliedmaßen der Opisthogoneata. Sb. Ges. N. Fr. 1903.
 — Über die Beingliederung der Arthropoden. (3). Sb. Ges. Nat. Fr. 1903. 292.
 — Kritische Bemerkungen über einige Untersuchungen Verhoeffs. Zool. Anz. XXVI. 1903. 290.
 — Zur Klärung der Beingliederung der Ateloceraten. Zool. Anz. XXVII. 1904. 226.
 — Zur Systematik der Hexapoden. Zool. Anz. XXVII. 1904.
 — Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insekten und ihre phylogen. Bedeutung. Zool. Anz. XXXIV. 1909. 100.
 — Die Gliedmaßen der Arthropoden. Handb. Morph. Wirbellos. IV. (5) 1920.
 Boas, I. E. V., Studien über die Verwandtschaft der Malakostraken (Spaltfußtheorie). Morph. Jahrb. VIII. 1883.
 Böttcher, G., Die Genitalien bei *Sarcophaga*. D. Ent.-Zeit. (1912) 1913.
 Bohls, F., Mundwerkzeuge der Physopoden. Göttingen 1891.
 Bordage, E., Sur le mode de formation de la suture femoro-trochant. chez les Arthrop. C. R. Soc. Biol. Paris V (10) 1899. Ann. M. N. H. III (7).
 Bordas, L., Les organes males des *Nepa*. C. R. Soc. Biol. LVIII. 1905.
 Brauer, Fr., Zweifl. des Kais. Mus. III. Larven. Denkschr. Akad. XLVII. 1883.
 — Über das Segment médiane Latreilles. Sber. Akad. Wien. LXXXV. 1883.
 — Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders. Z. Anz. 1888.
 Brauer, F., u. Redtenbacher, J., Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders. Zool. Anz. XI. 1888.
 Breitenbach, W., Beitrag zur Kenntnis des Baues des Schmetterlingsrüssels. Jen. Ztschr. XV, 1882.
 Brues, Ch. F., The structure and significance of vestig. Wings. Biol. Bull. IV. 1903.
 Brullé, A., Rech. sur les transformations des appendices dans les articulés. Ann. Sciences Natur. II (3) 1844.
 Bruntz, L., Les reins labiaux des Thysanures. Arch. zool. exp. (4) II, 1904.
 Bugnion, E., et Popoff, Les pièces buccales des Hémiptères. Arch. zool. Exp. (5) VII. 1911.
 Burgess, E., Anat. of the head in the Psocidae. Proc. Bost. Soc. XIV, 1878.
 Butler, H., The labium of the Odonata. Tr. Am. Ent. Soc. XXX, 1904.
 Carazzi, D., La borsa di Berlese (*Acanthia*). Int. Monatsschr. Anat. Phys. XIX. 1902.
 Carpenter, G. H., Insects. London 1899.

- Carpenter, G. H., On the relationship between the classes of Arthropoda. Proc. R. Irish. Ac. 1903. 320.
- Chatin, J., Origine et valeur des différentes pièces du labium chez les Orthopt. C. R. 1879.
- Morphol. comp. des pièces maxillaires etc. des Insectes broyeur. Paris 1884.
- Rech. morph. sur les pièces mandib. etc. der Hymen. Paris 1887.
- Sur la dualité du labre des Insectes. Bull. Soc. Philom. (7) XII. 1888.
- Détermination de la pièce directrice dans la mâchoire des Insectes. C. R. CXXIII. et Ann. Mag. N. H. (6) XVIII. 1896.
- La mâchoire des Insectes. Paris 1897.
- Cholodkowsky, N., Über Geschlechtsapparate der Lepidopteren. Zool. Anz. III, 1880. VII. 1884. Ztschr. wiss. Zool. XLII. 1885.
- Zur Morphologie der Insektenflügel. Zool. Anz. 1886/87.
- On the morphol. and phylog. of Ins. Ann. N. H. (6) X. 1892.
- Zur Morphologie der Pediculiden. Zool. Anz. XXVII. 1903.
- Zur Kenntnis der Mundwerkzeuge der Pediculiden. Zool. Anz. XXVIII. XXIX. 1904/5.
- Chopard, L., Recherches sur la conformation et le développement des derniers segm. abdom. chez les Orthopt. Rennes 1920.
- Comstock, J. H., Manual for the study of Insects. 1895.
- The wings of Insects. Ithaca 1918.
- Comstock, J. H., and Koehi, The skeleton of the Head of Insects. Amer. Nat. XXVI. 1902. 13.
- Comstock, J. H., and Needham, J. G., The wings of Insects. Amer. Nat. XXXII. 1898, XXXIII. 1899.
- Crampton, G. C., A contr. to the comp. morphology of the thoracic sclerites of Insects. Proc. Ac. N. Sc. Phil. 1909. 3.
- The ground plan of a typical thoracic segment in winged Insects. Zool. Anz. XLIV. 1914. 56.
- Notes on the thoracic sclerites of winged Insects. Ent. News. XXV, 1914.
- The thoracic sclerites and the syst. posit. of *Grylloblatta*. Ent. News XXVI, 1915.
- The phylogenetic Origin and the Nature of the Wings of Insects according to the paranotal Theory. Journ. N. Y. ent. Soc. XXIV. 1916.
- The nature of the veracervix or neck-region in Insects. Ann. Ent. Soc. Amer. X, 1917, 187.
- A phylogenetic study of the larval and adult head in Neuroptera, Mecoptera, Diptera and Trichoptera. Ann. Ent. Soc. Amer. X, 1917. 337.
- A phylogenetic Study of the lateral head, neck and prothoracic Regions in some Apterygota. Ent. News XXVIII. 1917. 398.
- A phylogenetic study of the terga and wing basis in Embiids, Plecoptera, Dermaptera and Coleoptera. Psyche XXV. (1) 1918. 4.
- Genitalia of higher Insects. Psyche XXV. 1918. 47.
- Genitalia of lower Insects. Bull. Brookl. Ent. Soc. XIII, 1918. 49.
- A phylogenetic study of the mesothoracic terga in Hymenoptera, Diptera, Trichoptera and Lepidoptera. Psyche XXVI (3) 1919. 58.
- Genitalia of Sawflies. Proc. E. S. Wash. XXI. 1919. 129.
- A comparison of the genitalia of male Hymenoptera, Mecoptera, Neuroptera, Diptera, Trichoptera, Lepidoptera, Homoptera and Strepsiptera with those of lower Insects. Psyche. XXVII. 1920. 34.
- Some anatomical details of the remarkable winged Zoraptera. Proc. Ent. Soc. Wash. XXII. (5) 1920, 98.
- A comparison of the external anatomy of the lower Lepidoptera and Trichoptera. Psyche XXVII. 1920. 23.
- A phylogenetic study of the venation of the Homoptera etc. with notes on Hymen. and Coleoptera. Ent. News XXXII. 1921. 97.
- The phylogenetic origin of the mandibles of Insects and their arthropodan relatives. Journ. N. Y. Ent. Soc. XXIX. (2) 1921. 63.
- A further comparison of the wings of Zoroptera, Psocids and Aphids. Canad. Ent. 1921.
- The origin and homologies of the „Superlinguae” or „Paraglossae” (Paragnaths) of Insects and related Arthropods. Psyche XXVIII. 1921. 84.
- A comparison of the terminal abdom. structures of Insects and Crustacea. Ent. News XXXII, 1921. 257.
- Crampton, G. C., and Hasey, The basal sclerites of the legs of insects. Zool. Jahrb. Anat. LXIX. 1916.

- Cummings, B. F., On some points in the anat. of Mouth parts of Mallophaga. Proc. Zool. Soc. Lond. 1913.
- Dahl, F., Beitr. zur Kenntnis des Baues u. der Funktionen der Insektenbeine. Arch. f. Nat. L, 1884.
- Davis, H., Notes on the pygidia and cerci of Ins. Journ. micr. Soc. Lond. II, 1879.
- De la Torre Bueno, J. R., Life histories of N. Am. Waterbugs. Can. Ent. XXXVIII, 1906.
- Deegener, P., Entwicklung der Mundwerkzeuge von *Hydrophilus*. Z. Anz. XXV, 1902.
- Demoll, R., Mundteile der solitären Apiden. Ztschr. wiss. Zool. 1908.
- Die Mundteile der Wespen, Tenth. u. Urocer. Ztschr. wiss. Zool. XCH, 1909.
- Desguin, E., La composition segmentaire du thorax des Insectes. Ann. Soc. Ent. Belg. LII, 1908.
- Dewitz, H., Über Bau und Entwicklung des Stachels und der Legeseide. Ztschr. wiss. Zool. XXV, 1875.
- Über die Führung an den Körperanhängen der Ins. Berl. Ent. Zeit. XXVI, 1882.
- Dewitz, J., Der Apterismus der Insekten, seine künstliche Erzeugung und seine physiologische Erklärung. Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt. (1, 2) 1902.
- Dogs, W., Metamorphose der Respirationsorgane von *Nepa*. Mitt. N. Ver. Greifswald XL, 1909.
- Dürken, B., Die Tracheenkiemenmuskulatur der Ephemeriden unter Berücksichtigung der Morphologie des Insektenflügels. Ztschr. wiss. Zool. LXXXVII, 1907.
- Die postembryonale Entwicklung der Tracheenkiemen und ihrer Muskulatur bei *Ephemerella ignita*. Zool. Jahrb. An. XLIV, 1923, 439.
- Eaton, A. E., A revisional Monogr. of recent Ephemeridae. Tr. Linn. Soc. Lond. (2) III, 1888.
- Enderlein, G., Segmentale Apotome der Insekten. Zool. Anz. XXXI, 1907.
- Escherich, K., Die Forstinsekten Mitteleuropas. 1914.
- Feuerborn, H. J., Der Dipterenflügel nicht meso- sondern metathorakal? Eine neue morphogenetische Deutung des Dipteren thorax. Zool. Jahrb. Anat. XLII, 1921.
- Das Labialsegment, die Gliederung des Thorax und die Stigmenverteilung der Insekten in neuer Beleuchtung. Zool. Anz. LIV, 1922.
- Das Problem der segmentalen Gliederung des Insektenthorax. 3.—9. Beitr. Zool. Anz. LXII, 1925 — LXXI, 1927.
- Förster, E., Vergl. anat. Unters. über den Stachelapparat der Ameisen. Zool. Jahrb. Anat. XXXVI, 1912.
- Folsom, J. W., The segmentation of the Insect head. Psyche VIII, 1899, 391.
- The Anat. of the mouth parts in *Orchesella*. Bull. Mus. C. Zool. XXXVI, 1899, 87.
- The segmentation of the insect head. Psyche VIII, 1906.
- The development of the mouth parts of *Anurida*. Bull. Mus. Comp. Zool. XXXVI, 1900.
- Entomology. Philad. 1906.
- Frey, R., Über die Mundteile der Mycetophil. Sciard. Cecidom. Acta Soc. Fenn. XXXVII, 1913.
- Studien über den Bau des Mundes der Dipteren. Ibid. XLVIII, 1921.
- Ganglbauer, L., Systemat. Coleopterol. Studien. Münchn. Col. Ztschr. I, 1903.
- Garmann, H., Mouth parts of Thysanoptera. Bull. Essex Instit. XXII, 1890.
- Geise, O., Mundteile der Rhynchoten. Arch. f. Nat. XLIX, 1883.
- Genthe, K. W., Die Mundwerkzeuge der Mikrolepid. Z. Jb. Syst. X, 1897.
- Gerstäcker, A., Morphol. der Orth. amphibiot. Festschr. Ges. n. Fr. Berl. 1873.
- Gerstfeld, G., Über die Mundteile der saugenden Insekten. Dorpat 1853.
- Giardina, A., Sul significato morfol. del labbro super. degli Insetti. Monit. Zool. Ital. X, 1899.
- Göldi, E. A., Zur vergleichenden Morphologie der Mundgliedmaßen bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. XXXIX, 1912.
- Insekten, in: Handb. der Morphol. von Lang. IV, 1914.
- Goodrich, E. S., On the relation of the Arthropod head to the Annelid prostomium. Qu. J. micr. Sc. XL, 1897.
- Grosse, F., Beitr. zur Kenntn. der Mallophagen. Z. w. Zool. XLII, 1885.
- Grünberg, K., Die Homologie des Trochanters bei Chilop. u. Ins. Sber. Ges. N. Fr. Berlin. 1903.
- Die blutsaugenden Dipteren. Jena 1907.
- Gryse, J. J. de, The Morphogeny of certain types of respiratory systems in Insect larvae. Tr. Roy. Soc. Canada. (3) XX (V) 1926, 483.

- Haase, Fr., Abdominalanhänge bei Hexapoden. Sber. Ges. N. Fr. 1889. Morph. Jahrb. XV. 1887.
- Hagen, H. A., Kiemenüberreste bei einer Libelle. Zool. Anz. III. 1880.
- Kurze Bemerkung über das Flügelgäuder. W. Ent. Z. 1886.
- Spaltung eines Flügels, um das doppelte Adernetz zu zeigen. Zool. Anz. XII. 1889.
- Handlirsch, A., Wie viele Stigmen haben die Rhynchoten? Verh. z. b. Ges. Wien, XLIX. 1900.
- Zur Kenntnis der Stridulationsorgane der Rhynchoten. Ann. Hofmus. Wien. XV. 1900. Vergl. ebenda: Heymons.
- Neue Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane. Verh. z. b. Ges. L. 1901.
- Zur Morphologie des Hinterl. der Odonaten. Ann. Hofmus. Wien. XVIII, 1903. XIX, 1904.
- Funktionswechsel einiger Organe. Verh. z. b. Ges. 1907.
- Die systematischen Grundbegriffe. Schröders Handb. III, 61, 1914.
- Terminologie des Hautskelettes. Ibid. III, 108, 1914.
- Die fossilen Insekten. Leipzig, Engelm., 1906/8.
- Morphologie der Arthropoden und Morphologie der Insekten, in: Kükenthals Handb. der Zool. 1926/27.
- Hansen, F., On the structure and habits of *Hemimerus*. Ent. Tidskr. 1894.
- Hansen, H. J., Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundteile bei Crustaceen und Insekten. Zool. Anz. XVI. 1893.
- Henneguy, L. F., Les insectes. Paris 1904.
- Heymons, R., Entwicklung der ♀ Geschlechtsorgane von *Phyllodromia*. Z. wiss. Zool. LIII. 1891.
- Über die Entwicklung des Ohrwurmes. Sb. Ges. N. Fr. Berlin. 1893.
- Embryonalentw. der Dermapt. u. Orthopt. Jena 1895.
- Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anh. Abh. Berl. Ak. 1895.
- Zur Entwicklungsgeschichte der Apterygoten. Sber. Ak. Berl. LI, 1896.
- Über die abdominalen Körperanhänge der Insekten. Biol. Cbl. XVI, Morph. Jahrb. XXIV, 1896.
- Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anh. Abh. Preuß. Ak. 1896. I.
- Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma*. Z. wiss. Zool. LXII. 1897.
- Über die Zusammensetzung des Insektenkopfes. Sb. Ges. N. Fr. 1897.
- Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Biol. Cbl. VI, 1899.
- Beitr. zur Morph. u. Entw. der Rhynchoten. Nova Acta LXXIV. 1899.
- Mundteile der Rhynchoten. Ent. Nachr. XXII. 1896.
- Die Entwicklungsgeschichte von *Machilis*. Verh. Deutsch. Z. Ges. XV. 1905. 123.
- Hoffmann, R. W., Über den Ventraltubus von *Tomocerus*. Zool. Anz. XXVIII. 1905.
- Über die Morphologie der Kauwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus*. Ztschr. wiss. Zool. LXXXIX (4) 1908.
- Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Collembolen. Zool. Anz. XXXVII. 1911. 353.
- Hollis, W. A., The homol. of a mandibul. palp in certain Ins. Journ. Anat. Physiol. VI. 1872.
- Holmgren, N., Reduktion des Kopfes der Dipterenlarven. Z. Anz. XXVII. 1904.
- Zur Morphologie des Insektenkopfes. I. Ztschr. wiss. Zool. XVI. 1904. 439. I. Zool. Anz. XXVII. 1904. III. Zool. Anz. XXXII. 1907. 73.
- Vergleichendes über Kopfbau der Crust. u. Hexap. Arch. Zool. Stockh. XIII. (5) 1920.
- Hosford, R., Segmentation of the head of Insects. Kans. Univ. Bull. VIII. 1913.
- Houlbert, C., Les Insectes. Paris 1920.
- Imhof, O. E., Mécanisme de la fermeture des ailes des Hemipt. Bull. S. Ent. Fr. 1901.
- Sur les antennes et les ailes des insectes. Arch. Sc. phys. nat. (4) XIV. 1902.
- Zur Kenntnis des Baues der Insektenflügel. Z. wiss. Zool. LXXXIII. 1905.
- Janet, Ch., Essai sur la constitution morphol. de la tête de l'Insecte. Paris 1899. Proc. 4. Intern. Congr. Zool.
- Anat. de la tête du *Lasius*. Limoges 1905.
- Constitution métamerique de l'Insecte. Bull. Soc. ent. Suisse. XII. 1916.
- Jordan, K., Anatomie u. Biologie der Physopoden. Z. wiss. Zool. XLVII. 1888.
- Contrib. to the morphol. of Lepid. Nov. Zool. V. 1898.
- Jourdain, S., Appareil buccal des *Pulex*. Bull. Soc. Ent. Fr. 1899.

- Karny, H., Über die Reduktion der Flugorgane bei Orthopteren. Zool. Jahrb. Allg. Zool. XXXIII. 1912.
- Kellogg, V. L., The Mouth parts of Lepidopt. Amer. Nat. XXIX. 1895.
- Mouth parts of the nematoc. Diptera. Psyche. VIII. 1899.
- The development and homol. of the mouth parts of Insects. Amer. Nat. XXXVI. 1902.
- Kieffer, J. J., Über die sogen. pedes raptorii der Dryiniden. Z. wiss. Insektenb. I. 1905.
- Kirkaldy, G. W., The stridul. Organs of Waterbugs. J. Queck. Microsc. Club. (2) VIII. 1901.
- Klapalek, Fr., Geschlechtsteile der Plekopteren. Sber. Ak. Wien. CV. 1896.
- Über die Gonopoden der Insekten. Zool. Anz. XXVII. XXVIII. 1904.
- Zur Morphologie der Genitalanh. bei Trichopt. Bull. Ak. Prag. VIII. 1904.
- Kleuker, F., Über endoskelettale Bildungen bei Insekten. Göttingen 1883.
- Klinkhardt, V., Beitr. z. Morph. des männl. Genit. der Rhopalocera. Erlangen 1900.
- Klunzinger, C. B., Über die Gliederung u. Gelenke der Crustac. u. Insekten. Verh. Deutsch. Zool. Ges. XX/XXI. 1911.
- Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
- Vergl. morphol. Unters. an Coleopt. Arch. f. Nat. 1901.
- Komarek, J., Die Morph. u. Phys. der Haftscheiben der Blepharoceriden. Sb. Böhm. Ges. Cl. 1914.
- Kraepelin, K., Über die Mundwerkzeuge der saugenden Ins. Z. Anz. 1882.
- Die system. Stellung der Puliciden. Hambg. 1884.
- Krüger, E., Über die Entwicklung der Flügel, besonders der Käfer. Göttingen 1898.
- Entwicklungsgeschichte des Insektenflügels. Verh. Naturw. Ver. Hamburg (3) VIII. 1901.
- Kulagin, N., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Platygyaster*. Ztschr. wiss. Zool. LXIII. 1897.
- Kopfbau von *Culex* u. *Anopheles*. Z. wiss. Zool. LXXXIII. 1905.
- Langer, K., Über den Gelenksbau bei den Arthrozoen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. 1860.
- Lauterborn, R., Tracheenkiemen bei *Taeniopteryx*. Zool. Anz. XXVI. 1903.
- Lehmann, F. E., Über die Entwicklung des Tracheensystems. Jena 1925.
- Leydig, F., Zu den Begattungszeichen der Insekten. Arb. Zool. Institut Würzburg. N. 1891.
- Lucas, R., Beitr. z. K. der Mundwerkzeuge der Trichopt. Arch. Nat. LIX. (1) 1893.
- Mc. Donough, J., Genitalia of Lepidoptera. Canad. Ent. XLIII. 1911. 181.
- Mac Gillivrey, A. D., A Study of the wings of the Tenthredinoidea. Proc. U. S. Nat. Mus. XXIX. 1906.
- The Lacinia in the Maxilla of the Hymenopt. Ann. Ent. Soc. Amer. V, 1911.
- Marlatt, C. L., The hemipterous mouth. Proc. E. S. Washingt. III. 1896.
- Mouth parts of Insects. Proc. Amer. Assoc. XLIV. 1896.
- Martin, J., Origine et formation des faux stigmates chez les Nepidae. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 1895.
- Martin, J. F., The thoracic and cervical Sclerites of Insects. Ann. Ent. Soc. Amer. IX. 1916. 35.
- Martini, E., Bemerkungen zu Feuerborns neuer Theorie über den Thoraxbau der Insekten. Zool. Anz. LV. 1922.
- Die Eidonomie der Flöhe als Beweis für ihre stammesgeschichtliche Herkunft. Zbl. Bakter. u. Paras. LXXXVIII. 1922.
- Martynow, A. B., Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten. Ztschr. f. Morph. u. Ökol. IV. 1925.
- Mayr, G., Feigeninsekten. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1885.
- Meijere, J. C. H. de, Über zusammenges. Stigmen bei Dipterenlarven. Tidskr. Ent. XXXVIII. 1895.
- Die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Z. Jb. Morph. XV. 1902.
- Über das letzte Glied der Beine bei den Arthropoden. Zool. Jahrb. XIV. 1901.
- Diptera in Bronns Klassen u. Ordn. V (3) 1916.
- Beiträge zur Kenntnis der Dipteren-Larven und -Puppen. Zool. Jahrb. Syst. XL. 1917.
- Meinert, Fr., Om Orden Diploglossata. Vid. Medd. nat. Foren. 1880.
- Sur la conformation de la tête et sur l'interprétation des organes buccaux. Ent. Tidskr. 1880.
- Trophi Dipterorum. Kopenh. 1881. Die Mundteile der Dipteren. Zool. Anz. V. 1882.
- De eucephale Myggelarver. Vid. Selsk. Kopenh. (6) III. 1886.

- Meinert, Fr., Om Mundbygningen hos Insekterne. Öv. Dansk. Vid. Selsk. Förh. 1897.
- Metcalf, Z. P., The Wing venation of the Jassidae and Fulgoridae. Ann. Ent. Soc. Amer. VI. 1913.
- Miall, L. C., and A. Denny, The structure and life history of the cockroach. London 1886.
- Morgan, A. H., Genitalia of Mayflies. Ann. Ent. Soc. Amer. VI. 1913. 371.
- Mueller, A., Vergl. anat. Darst. der Mundteile der Ins. Villach 1881.
- Nassonow, N. V., Untersuchungen zur Naturgeschichte der Strepsipteren. Übers. von Hofeneder. Innsbr. 1910.
- Needham, J. G., A genealogic study of dragonfly wing venation. Proc. U. S. Nat. Mus. XXVI. 1903.
- Newell, A. G., The comparative morphology of the genitalia of Insects. Ann. Ent. Soc. Amer. XI. 1918. 109.
- Oudemans, A. C., Neue Ansichten über die Morphologie des Kopfes von Suctorien. Nov. Zool. XVI. 1909.
- D'Orchymont, La nervation alaire des Coléoptères. Ann. Soc. Ent. Fr. LXXXIX. 1920.
- Packard, A. S., On the structure of the ovipositor. Proc. Bost. Soc. XI. 1868.
- The caudal styles of Insects. Am. Nat. IV. 1871.
- The number of Segments in the head of Insects. 3. Rep. U. S. Ent. Comm. 1880.
- Note on the epipharynx in mandib. Insects. Psyche V, 1889.
- Textbook of Entomol. Lond. 1898.
- Palmén, J. A., Über paarige Ausführungsgänge der Geschlechtsorgane bei Insekten. Helsingfors 1884.
- Patch, Ed. M., Homol. of the wing veins of Aphid., Psyllid., Aleurod. etc. Ann. Ent. Soc. Amer. II (2) 1909.
- Pawlowsky, E., Stech- u. Saugapparat der Pediculiden. Z. wiss. Insektenb. II, 1906.
- Peterson, A., Morphol. stud. on the head and mouthparts of Thysanoptera. Ann. Ent. Soc. Amer. VIII. 1915.
- The head Capsule and Mouthparts of Diptera. Illin. Biol. Mon. III, 1916.
- Petersen, W., Beitr. zur Morph. der Lepid. Mem. Akad. Petersb. IX, 1900. XVI. 1904.
- Peytoureau, S. A., Rech. sur l'anat. d'armure génit. des Lépidoptères. C. R. CXVIII. 1894.
- Contribution à l'étude de la morphologie de l'armure génitale des Insectes. Bordeaux 1895.
- Philipschenko, J., Anat. Stud. über Collembolen. Ztschr. wiss. Zool. LXXXV. 1907.
- Beitrag zur Kenntnis der Apterygoten. Ztschr. wiss. Zool. LXXXVIII. 1907. CII. 1912.
- Pierce, W. Dw., The comparative morphology of Strepsiptera. Proc. U. S. Nat. Mus. LIV. 1918.
- Poljanec, A., Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei ♂ Lepidopteren. Arb. Z. Inst. Wien. XIII. 1901.
- Priesner, H., Die Thysanopteren Europas. 1926.
- Prell, H., Das Chitinskelett von *Eosentomon*. Zoologica XXIV, XXV. 1911—14.
- Raw, F., The ontogenesis of Trilobites, and their significance. Amer. Journ. Sc. XIV. 1927.
- Raymond, P. E., The appendages of Trilobites. Mem. Connect. Acad. XII. 1920.
- Redtenbacher, J., Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten. Annal. Hofmus. Wien. I, 1886.
- Reh, L., Asymmetrie und Symmetrie im Tierreich. Biol. Cbl. XIX. 1899.
- Reuter, E., Über die Palpen der Rhopaloceren. Acta Soc. Fenn. XXII. 1896.
- Riley, C. V., The embryological development of the skeleton of the head of *Blatta*. Amer. Nat. XXXVIII. 1904. 776.
- Rimsky-Korsakow, M., Über das Spinnen der Embiden. Z. Anz. XXIX. 1905. XXXVI. 1910.
- Rousseau, E., Larves des Insectes aquatiques. I, 1921.
- Rüschkamp, F., Der Flugapparat der Käfer. Zoologica XXVIII. (75) 1927.
- Schiödt, J. C., De Metamorphosi Eleuterator. Nat. Tidskr. I—XIII. 1861—1883.
- Nogle nye hovedsaetninge af Rhynchoternas morfologi. Nat. Tidskr. (3) VI. 237. 1869/70.
- Sharp, D., Cambridge nat. hist. Insects. Bd. 5. 6. London 1897—99.
- Silvestri, F., Einige Bemerkungen über den sog. Mikrothorax der Insekten. Zool. Anz. XXV. 1902. 619.

- Silvestri, F., Nuova contr. alla conosc. dell'*Anajapyx*. Ann. Labor. Portici V. 1905.
- Descr. di un nuovo genere d'Insetti rappresentante un nuovo ordine. Boll. Lab. Zool. Portici 1907.
- Smith, J. B., A contribution toward the knowledge of the mouthparts. Tr. Amer. Phil. Soc. XIX. XX. 1896.
- Snodgrass, R. E., The Hypopyg. of Tipulidae. Tr. Am. Ent. Soc. XXX. 1904.
- The hypopyg. of Dolichopodidae. Proc. Calif. Ac. (3) III. 1904.
- Revis. of Mouthparts of Corrod. and Malloph. Tr. Am. Ent. Soc. XXXI. 1905.
- A compar. study of the Thorax in Orthoptera, Euplexoptera, and Coleoptera. Proc. E. S. Wash. IX. 1908.
- The thoracic tergum of the insects. Ent. News. 1909.
- The thorax of the insects and the articulation of the wings. Proc. U. S. Nat. Mus. XXXVI. 1909.
- The anatomy of the honey-bee. U. S. Dep. Agr. Ent. Techn. ser. No. 18. 1910.
- The thorax of the Hymenoptera. Proc. U. S. Nat. Mus. XXXIX. 1911.
- Spuler, A., Zur Phylog. u. Ontog. des Flügelgeädters der Lep. Ztschr. wiss. Zool. LIII. 1892.
- Stange, O., Über die Rückbildung der Flügel u. Halterenscheiben bei *Melophagus*. Z. Jb. 1907.
- Sternfeld, R., Mouth parts of *Ephemera*. Zool. Jb. XXIV. 1908.
- Stitz, H., Genitalapparat der Mikrolepid. Z. Jb. An. XIV. 1900/1901. XV. 1901/2.
- Genitalapparat der Lepidopteren. Zool. Anz. XXVII. 1904.
- Genitalien der Trichopteren. Zool. Jb. An. XX. 1904.
- Zur Kenntnis der Genitalapparate der Panorpaten. Z. Jb. An. XXVI. 1908.
- Zur Kenntnis des Genitalapparates der Neuropteren. Z. Jb. An. XXVII. 1909.
- Stokes, A. C., The pygidium of the common Flea. N. Y. Micr. Soc. XII.
- Storch, O., Über Bau und Funktion der Trilobitengliedmaßen. Ztschr. wiss. Zool. CXXV. 1925.
- Strindberg, H., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Mallophagen. Ztschr. wiss. Zool. 1916.
- Stummer-Traunfels, R., Unters. über die Mundwerkzeuge der Thysanuren u. Collembolen. Sber. Akad. Wien. C (1) 1891.
- Taylor, L. H., The thoracic Sclerites of Hemipt. Ann. Ent. Soc. Amer. XI. 1918.
- Tillyard, R. J., The Biology of Dragonflies. Cambridge 1917.
- On the morphol. and syst. Posit. of Micropterygidae. Proc. L.-S. N. S. W. XLIV. 1919.
- The mouth parts of Micropterygoidea. Tr. E. S. Lond. 1923.
- The Insects of Australia and New Zealand. Sydney 1925.
- Tower, W. L., The Origin and developm. of the Wings of Coleoptera. Z. Jb. Anat. XVII. 1903.
- Turner, A. O., Observ. on the Structure of some Austral. Lepidoptera homoneura. Tr. E. S. London 1921.
- Uzel, H., Monographie der Ordnung Thysanoptera. Königgrätz 1895.
- Studien über die Entw. der apterygoten Ins. Berl. 1898.
- Vayssière, A., Recherches sur l'organisation des larves des Ephemères. Ann. Sc. Nat. (6) XIII. 1882.
- Van der Weele, H. W., Morphol. u. Entwickl. der Gonapophysen der Odonaten. Tidskr. Ent. 1906.
- Verhoeff, K. W., Vergl. Unters. über die Abdominals. der ♂ Col. D. Ent. Z. 1893.
- Id. der ♀ Coleopt. Ibid. 1893.
- Vergl. Unters. der Abdominals. weibl. Hemipteren. Ent. Nachr. XIX. 1893.
- (Morphol. des Abdom. der Col.) Ent. Nachr. 1893, 1894. Ent. Ztschr. 1893, 1894. Arch. f. Nat. 1894—1896, Zool. Anz. 1894.
- Zur Morphol. der Segmentanhänge. Z. Anz. XIX—XXI. 1893—95.
- Cerci und Styli der Tracheaten. Z. Anz. XXI. 1895.
- Über Dermapteren. Über den Mikrothorax. Zool. Anz. XXV. 1902. 181.
- Über die Interkalarsegm. der Chilopoden. Arch. f. Nat. LXIX. (6) 1903.
- Zur vergl. Morph. der Coxalorgane der Tracheaten. Zool. Anz. XXVI. 1903.
- Beitr. zur vergl. Morphol. des Thorax der Insekten. Nova Acta Leop.-Carol. LXXXI. 1903.
- Zur vergl. Morphol. der Japygiden. Arch. Nat. LXX. 1904.
- Zur vergl. Morph. u. Syst. der Embiden. Nova Acta LXXXII. 1904.
- Über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insekten. Nova Acta. LXXXIV. 1904.
- Über Tracheatenbeine. Z. Anz. XXVI. Abh. Leop.-Carol. Ak. LXXXI. 1905.

- Verhoeff, K. W., Vergl. morphol. Stud. über coxopleurale Körperteile. Nova Acta. LXXXVI. 1906.
- Voß, Fr., Über den Thorax von *Gryllus domesticus*. Ztschr. wiss. Zool. LXXVIII. 1905. 1.—4. Teil, C. 1912. 5. Teil.
- Vergl. Unters. über die Flugwerkzeuge der Ins. Verh. D. Zool. Ges. 1913. 1914.
- Wahl, Br., Über die Kopfbildung cyclorrhapher Dipterenlarven. Arb. zool. Inst. Wien. 1914.
- Walcott, C. D., Appendages of Trilobites. Smith. Misc. Coll. LXVII. 1918.
- Walker, E. M., Genitalia of *Grylloblatta*. Can. Ent. LI. 1919. 131.
- Walter, A., Beitr. z. Morph. der Lep. I. Mundteile. Jen. Ztschr. XVIII. 1885.
- Walton, L. B., The basal segment of the Hexapod leg. Amer. Nat. XXXIV, 1900.
- Wandolleck, B., Über die Fühlerformen der Dipteren. Z. Jb. Syst. VIII. 1895.
- Über die Gliedmaßenatur der Styli. Verh. Deutsch Zool. Ges. XII.
- Zur vergl. Morph. des Abd. weibl. Coleopteren. Z. Jb. Morph. XXII. 1905.
- Waterhouse, Ch. O., The labium and submentum in certain mandibulate Insects. Lond. 1895.
- Weber, H., Zur Gliederung des Insektenthorax. Krit. Bemerk. zu Feuerborns Hypothese. Zool. Anz. LVII. 1923.
- Das Grundschema des Pterygotenthorax. Zool. Anz. LX. 1924. 17. 57.
- Das Problem der Gliederung des Insektenthorax. 1.—5. Mitt. Zool. Anz. LX. 1924—LXX. 1927. (Literatur!)
- Der Thorax der Hornisse. Zool. Jahrb. Anat. XLVII. 1925. 1.
- Das Thoraxskelett der Lepidopteren. 1926?
- Weber, L., Beitr. zum Bau der Copulationsorg. ♂ Staphyliniden. Festschr. Ver. Cassel 1911.
- Weinland, E., Über die Schwinger der Dipteren. Ztschr. wiss. Z. LI. 1891.
- Wesché, W., Mouth parts of Nemocera. J. R. Micr. Soc. 1904.
- The Labial and Max. Palpi in Diptera. Tr. Linn. Soc. IX, 1904.
- The proboscis of the Blowfly. Journ. Queck. Micr. Cl. X, 1908.
- Genitalia of Diptera. Tr. Linn. Soc. (2) IX. 1906.
- Willem, V., et H. Salbe, Le tube ventral et les glandes cephal. des *Sminthurus*. Ann. Soc. Ent. Belg. XLI. 1897.
- Witlaczil, E., Zur Morphol. u. Anat. der Cocciden. Z. wiss. Zool. XLIII. 1885.
- Wolter, M., Mundteile der Orthopt., spez. d. Ephemeriden. Greifsw. 1883.
- Woltereck, R., Wurm Kopf, Wurm rumpf u. Trochophora. Zool. Anz. XXVIII. 1904.
- Woodworth, C. W., Note on the respiration of *Aleurodes citri*. Can. Ent. 1901.
- The wing veins of Insects. Univ. Calif. Publ. 1906.
- The leg tendons of Insects. Amer. Nat. XLII. 1908.
- Young, B. J., Attachment of the Abdomen in Dipt. Corn. Univ. Exp. Stat. 44. 1921.
- Zander, E., Beitr. zur Morph. des Stachelappar. der Hymen. Z. w. Z. LXVI, 1899.
- Beitr. zur Morph. der ♂ Geschlechtsorg. der Hymen. Z. w. Z. LXVII. 1900.
- Beitr. z. Morph. der ♂ Geschlechtsorg. der Trich. Z. w. Z. LXX. 1901.
- Der Stilplan des männlichen Genitalapparates der Hexapoden. Erlangen 1903.

Vierzehntes Kapitel.

Größe und Gestalt der Insekten.

Die Trachten¹⁾.

Von Dr. Anton Handlirsch.

Die Größe der Insekten ist eine sehr verschiedene und bewegt sich in ebenso weiten Grenzen wie etwa bei Wirbeltieren. Die kleinsten bis jetzt bekannt gewordenen Arten sind Hymenopteren aus der Gruppe der Mymarinen (Fig. 1), die nur eine Länge von 0,2 mm erreichen, dann gewisse Coleopteren aus der Familie der Trichopterygiden mit etwa 0,25 mm. Dem stehen Riesenformen aus der Reihe der Phasmoden mit einer Körperlänge von über 30 cm gegenüber und Schmetterlinge, wie z. B. *Erebus*, eine Eule, deren Flügel ausgespannt fast 30 cm erreichen; auch unter den Saturniden, Cossiden, Hepialiden, Sphingiden und Rhopaloceren gibt es zahlreiche Arten von beträchtlichen Dimensionen. Die Gruppe der Coleopteren weist unter den Cerambyciden (*Titanus*), besonders aber unter den Lamellicorniern (*Dynastes*, *Goliathus*, *Megasoma*), riesige Formen auf. Unter den Hemipteren treffen wir gleichfalls ganz ansehnliche Tiere, wie z. B. *Belostoma*, *Fulgora* und Cicadiden wie *Pomponia* mit gegen 20 cm Flügelspannweite. Auch unter den Locustodeen und Acrydiern sind sehr große Tiere zu finden, und selbst manche Blattarien haben eine Länge von 10 cm (*Megaloblatta*). Die überwiegende Mehrzahl der heute lebenden Insekten erreicht jedoch nur eine bescheidene Größe, ja die sogenannten „kleinen Tiere“, die man mit unbewaffnetem Auge kaum recht erkennen kann, geben mancher artenreichen Insektengruppe das Gepräge.

Nicht so standen die Verhältnisse in früheren Erdperioden. Zur Zeit der ersten Entfaltung des Insektenreiches im Carbon Europas

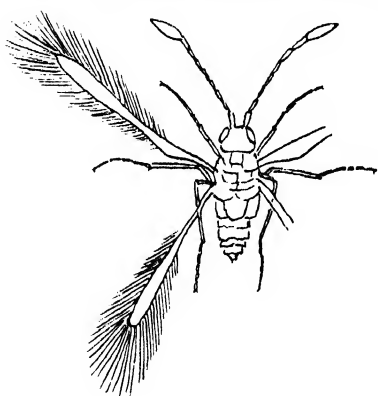


Fig. 1.

Alaptus sp. (Hymenoptera). Stark vergr. Nach Sharp. Eines der kleinsten Insekten, etwa 0.3 mm lang.

¹⁾ Man vergleiche auch die Abschnitte Systematik, Palaeontologie und Biologie dieses Handbuches.

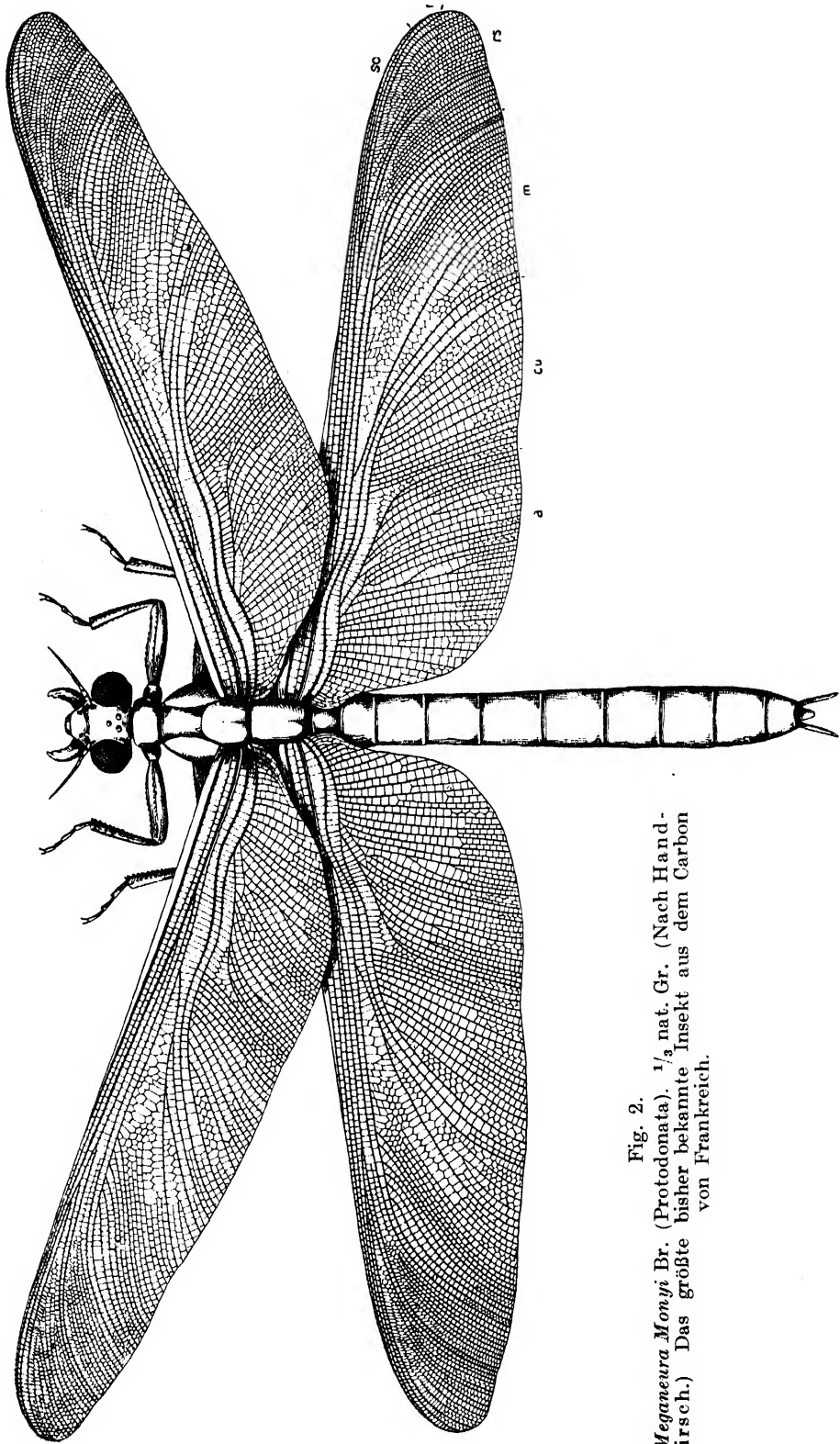


Fig. 2.
Meganeura Monyi Br. (Protodonata). $\frac{1}{3}$ nat. Gr. (Nach Hand-
 lirsch.) Das größte bisher bekannte Insekt aus dem Carbon
 von Frankreich.

und Amerikas scheinen nur ansehnliche Formen gelebt zu haben, welche die heute als Riesenformen betrachteten oft noch weit übertrafen. Es gab damals Vorfahren unserer Libellen (Fig. 2) mit einer Flügelspanne von etwa dreiviertel Metern, und auch die Ur-Insekten oder Palaeodictyopteren waren fast alle nach unseren heutigen Begriffen große Tiere, ebenso die massenhaft vorhandenen Schaben, Urheuschrecken usw. Erst am Schluß der Carbonperiode und im Perm beginnt ein Rückgang der Größe. In gewissen Schichten des Mesozoikums, im Lias oder unteren Jura, finden wir dann viele ziemlich kleine Insekten aus verschiedenen Ordnungen, im Malm oder oberen Jura nimmt die Größe bei den gleichen Gruppen wieder zu, und erst im Tertiär scheinen die Größenverhältnisse im Durchschnitt auf jenes Maß gekommen zu sein, auf dem sie heute stehen. Man kann also nicht einwenden, es seien eben fossil nur größere Formen zu finden, denn, wenn solche dagewesen wären, müßten in den Carbonschiefern oder Mergeln ebensogut kleinere Tiere zu sehen sein, wie in den analogen Gesteinen des Mesozoikums oder Känozoikums.

Die Sache erklärt sich aber ganz zwanglos, wenn man sich auf meinen phylogenetischen Standpunkt stellt und die alte wirklich naive Denkweise aufgibt, wonach aller Anfang klein gewesen sein muß. Wenn man bei der Ableitung der Insekten nicht an solche reduzierte Geschöpfe denkt wie etwa an Proturen, Collembolen, *Campodea*, *Scolopendrella* u. dgl., sondern an die mächtigen carbonischen Palaeodictyopteren bzw. an die gleichfalls meist recht ansehnlichen Trilobiten, so wird man sicher die geringe Größe nicht mehr als etwas Ursprüngliches ansehen. Tatsächlich zeigt eine Revision der Insektengruppen recht klar, daß alle sehr kleinen Formen höher spezialisiert sind, während die meisten von den Gruppen, die wir als tiefstehend betrachten dürfen, der zwerghaften Elemente entbehrt. So die Ephemeriden, Perlarien, Odonaten, Embidarien, Blattarien, Mantodeen, Orthopteren, Phasmodeen, Dermapteren, Thysanuren. Vorwiegend von geringer Größe sind dagegen die hochspezialisierten Proturen, Collembolen, Thysanopteren, Corrodentien, Mallophagen, Siphunculaten und unter den Hemipteren die Aphididen, Psylliden, Aleurodiden, manche Gruppen der Jassiden, wie z. B. die Typhlocybinen. Unter den Wanzen finden wir sehr kleine hauptsächlich unter den hochspezialisierten Dipsocoriden und Anthocoriden, einzelne Gattungen auch in verschiedenen anderen Familien, z. B. die Micronekten unter den Wasserwanzen, einige Tingitiden, Capsiden, Lygaeiden usw. Auch bei den Holometabolen sind die zwerghaften Gruppen meist sehr hoch spezialisiert, wie z. B. die Flöhe, die Chalcididen, Mymariden unter den Hymenopteren, die Coniopterygiden unter den sonst meist großen Netzflüglern, die Nepticulinen unter den Schmetterlingen, die Trichopterygiden, Hydroscaphiden, manche Gruppen der Clavicornier und Staphyliniden unter den Käfern, die Ceratopogonen und einige Genera der Acalyptraten, einige Phoriden und Chironomiden unter den Dipteren. Auch unter den Holometabolen finden sich, wie bei den Heterometabolen, gerade in den tieferstehenden Gruppen meist größere Elemente und keine Zwergformen. Ich erinnere diesbezüglich an die Megalopteren, unter denen sogar Riesen wie *Chauliodes* vorkommen, an die Raphididen, die Panorpaten, an die Hepialiden unter den

Lepidopteren, die Tenthrediniden und Siriciden unter den Hymenopteren und bemerke noch, daß unter den jurassischen Prohemerobiiden (Neuropteren) und besonders den Kalligrammiden wahre Riesenformen zu finden sind, welche selbst die größten heute lebenden *Palpares* übertreffen.

Nach Mell (1922) sind in manchen Lepidopterengruppen, z. B. bei Sphingiden, die stammesgeschichtlich älteren Formen meist größer als jüngere.

Dazu kommt aber noch ein weiteres Moment, welches meistens wenig beachtet wird: die augenscheinlichen Beziehungen zwischen Körpergröße und Klima, die ja wohl noch lange nicht mit genügender Schärfe festgestellt sind. Versuchsweise habe ich mich vor Jahren mit diesem Thema beschäftigt und bin durch umfangreiche Zählungen bzw. Messungen zu dem Ergebnisse gekommen, daß im allgemeinen warmes oder heißes Klima eine Größenzunahme, kälteres dagegen eine Abnahme mit sich bringt. Natürlich nicht bei allen Gruppen, sondern nur bei solchen, die nicht von Natur aus zur Zwerghaftigkeit verdammt sind. Trichopterygier, Mymariden, Läuse und Proturen sind überall klein. Aber bei jenen Gruppen, die zur Bildung stattlicher Formen geeignet sind, finden wir solche doch vorwiegend in wärmeren Gebieten, und die Tropen sind besonders reich an Rieseninsekten. Man muß sich jedoch immer vor Augen halten, daß auch in den Tropen viele Zwergformen vorkommen.

Mit diesen Ergebnissen meiner umfangreichen Zählungen und Messungen (Beitr. zur Exakten Biol. 1913) stimmt es nun gut überein, daß im Carbon, wo Wälder von Baumfarnen, riesige Schachtelhalme und Bärlappbäume lebten, auch besonders große Insekten zu finden sind. Dann kam am Schlusse der Periode die Abkühlung der „permischen Eiszeit“ mit einer sichtlichen Reduktion der Insektengröße und einem Aussterben der alten Urtypen. Es kamen die Holometabolen, die mehr zur Bildung kleiner Formen neigen, und die nächstjüngere gut bekannte Insektenfauna aus dem Lias, aus einer Zeit, in der die mächtigen Riffkorallen der Trias in unseren Breiten wieder schwanden, besteht aus fast lauter kleinen Formen — kleiner als ihre Verwandten, die heute bei uns leben. In den Lagunen der Koralleninseln des warmen Jura-meeres in Deutschland treten dann wieder allgemein größere und sogar sehr große Typen auf. Die Neuropteren, Eleanen, Panorpaten sind hier doppelt so groß als ihre nahen Verwandten im Lias gleicher Breiten.

Ich glaube nicht, daß man durch sehr reiches Futter die Größe eines Insektes sofort wesentlich über das normale Maß treiben kann, aber es gelingt sehr leicht, durch spärliches Futter kleine Individuen zu erzielen. So konnte ich die Raupen des Ligusterschwärmers durch stete Dunkelheit veranlassen, ihre Fraßperiode zu verkürzen und sich vorzeitig zu verpuppen. Die so gezogenen Schmetterlinge erreichten etwa zwei Drittel der normalen Größe. Popovici-Basnosanu (1910, 1913) fand gleichfalls einen Einfluß der Nahrungsme. ge auf die Größe von Bienen, außerdem aber eine gewisse Korrelation zwischen Lebensraum (Zellen) und Individuengröße. Es ist bekannt, daß sich die Größe parasitischer Schlupfwespen sehr oft nach jener des Wirtes richtet oder sonst nach dem Futterquantum. All dies reicht aber nicht aus zur Erklärung des Riesen- oder Zwergwuchses, den wir als Art- oder Gruppencharakter antreffen. So macht Jensen-Haarup (1908) darauf aufmerksam, daß in vielen Fällen sicher nicht Nahrungsmangel bzw. Überfluß die ver-

schiedene Größe der Individuen einer Art bedinge. Man finde z. B. unter räuberischen Coleopteren, wie etwa *Cicindela*, kaum Größenunterschiede zwischen den Individuen, obwohl hier das Futter sicher nicht immer in großer Menge vorhanden ist. Dagegen zeigen coprophage und phytophage, namentlich xylophage Käfer, die stets Überfluß an Futter haben, oft beträchtliche Schwankungen in der Individuengröße. So konnte er unter *Hylecoetus*-Exemplaren, die alle aus demselben homogenen Holzstamme kamen, Größenunterschiede bis zum 60- oder 70fachen finden.

Nach Beobachtungen von Standfuß werden bei Lepidopteren Individuen, welche länger zu ihrer Entwicklung brauchen, größer, und, wo zwei Generationen im Jahre auftreten, verringert sich die Größe. Auch andere Erklärungsversuche, wie etwa jener von der vorwiegend insularen Verbreitung der Riesenformen, haben versagt, denn, von wenigen Ausnahmen abgesehen, treffen wir gerade die riesigsten Insekten nicht auf kleineren Inseln, sondern auf Kontinenten oder großen Inseln, wie etwa Java, Neuguinea u. dgl., die nicht mehr als „Inseln“ im Sinne eines engen Gebietes zu zählen sind. Da auch teleologisch in diesem Falle nichts zu machen ist, müssen wir uns auf die Registrierung der Tatsachen beschränken. Bergmanns Regel, die für Warmblüter gelten mag, versagt hier vollkommen, und wenn es sich herausstellen sollte, daß die kleinen Formen einen relativ kürzeren Darm haben als die großen, so wäre damit nicht mehr gewonnen, als eine Verschiebung des Problems, und wir hätten dann zu untersuchen, welche Ursachen die verschiedene Darmlänge erzeugen.

Es ist kaum wahrscheinlich, daß eine der erwähnten Erscheinungen, sei es nun die Größendifferenz zwischen Individuen einer Art oder die bedeutendere Größe tropischer bzw. carbonischer oder jurassischer Formen sowie die Entstehung riesiger Formen überhaupt mit verschiedenem Chromosomenbestande, also etwa mit Triploidie, Tetraploidie oder dgl. zusammenhängt. Es sprechen dagegen das gleichzeitige Auftreten der Erscheinung in sehr verschiedenen Verwandtschaftsreihen und die zahlreichen Zwischenstufen zwischen größeren und kleineren Formen. In einzelnen Fällen könnte ja vielleicht dieser Faktor herangezogen werden, doch fehlt es bis jetzt, soviel mir bekannt, an Untersuchungen.

Vor nicht geringeren Schwierigkeiten stehen wir bei dem Versuche einer Erklärung der verschiedenen Gestalten, in denen uns das Millionenvolk der Insekten entgegentritt, Gestalten von einer solchen Mannigfaltigkeit, wie sie nur in wenigen anderen Tiergruppen zu finden ist. Da auch die Lebensweise und der Aufenthalt der Insekten äußerst verschiedenartig ist, lag es ja begreiflicherwise nahe, die Formenmannigfaltigkeit als eine Folge des verschiedenen Lebens oder Milieus hinzustellen und auf diese Weise eine Erklärung der Gestalten zu versuchen. Es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß sehr oft eine Beziehung zwischen Gestalt und Umwelt besteht, doch ist es notwendig zu prüfen, ob nicht ebenso häufig die Lebensweise von der Körperform abhängig ist wie diese von jener. Wir wollen jedoch nicht ein für allemal auf eine Erklärung der Gestalten verzichten, sondern vorerst als Vorarbeit den schüchternen Versuch einer Klassifikation wagen, die ja immer einer Erklärung vorangehen muß. Diese Klassifikation der Gestalten ist ja zum Teil schon durch die Systematik geliefert, denn sehr viele Gruppen haben ein bestimmtes, ihnen eigenes Gepräge, eine

typische Gestalt, die man am besten mit dem Namen der Gruppe belegt. Eine solche typische Gestalt haben z. B. die Perlarien, Ephemeriden, Odonaten, die Heuschrecken, die meisten Blattarien, Embiodeen, Mantodeen usw. Auch die überwiegende Zahl der Käfer stimmt in den Grundzügen ihres Baues überein, so daß sich der Habitus „Käfer“ leicht einprägt. Zu diesem Käferhabitus trägt wohl in erster Linie die Umwandlung der Vorderflügel in Flügeldecken bei, welche die Hinterflügel und das Abdomen überdecken. Fehlen einmal diese Flügeldecken, oder sind sie sehr reduziert, so erhält das Tier schon einen fremden Ausdruck und sieht in seiner Gestalt etwa einer Wespe oder einem Ohrwurme ähnlicher als einem Normalkäfer.

Natürlich kann man in so großen formenreichen Gruppen, wie die Coleopteren, allerlei Unterabteilungen schaffen, wie etwa den Bockkäfer-, Rüsselkäfer-, Laufkäfer-, Blattkäfertypus usw. Es wird aber fast immer in den betreffenden Gruppen Arten geben, die nicht dem Typus entsprechen und entweder ein ganz fremdartiges Aussehen haben oder einem Typus zufallen, welcher einer anderen Gruppe angehört. Es kann z. B. ein Rüsselkäfer bockkäferartig aussehen. Es gibt sogar einzelne Gruppen, in denen sich die Habitusbilder vieler anderer gar nicht näher verwandter Gruppen wiederholen, wie z. B. die Heteromeren-Käfer, unter welchen sich der Habitus oder die Tracht der Carabiden, Rhynchophoren, Cerambyciden, Chrysomeliden, Malacodermen u. a. wiederfindet. Ähnlich verhalten sich z. B. unter den Lepidopteren die Syntomiden. Man nennt solche Gruppen fälschlich „mimetische“, da man früher öfter meinte, es handle sich wirklich um eine Nachahmung, wovon aber keine Rede sein kann, ebensowenig wie bei den Beuteltieren, die im Habitus allerlei andere Säugetiertypen wiederholen, aber sicher nicht nachahmen.

Da sich das Gepräge, der Habitus, die Tracht — wie wir es wohl am besten nennen werden — nicht nur in der Gestalt des Körpers und seiner Anhänge ausdrückt, sondern auch in der Beschaffenheit des Integumentes und seiner Bekleidung mit Haaren, Borsten, Dornen, Schuppen u. dgl. und nicht in letzter Linie in den Farben und Zeichnungen, so bietet sich eine Fülle von Merkmalen, welche bei einer Einteilung der Trachten Berücksichtigung finden wollen. Da es sich uns hier nicht um eine erschöpfende Behandlung des Stoffes handeln kann, sondern um den Versuch einer Orientierung in der Fülle der Erscheinungen, so können natürlich nur die wichtigsten und auffallendsten Fälle besprochen werden.

Wir haben in dem Abschnitte „Körperbau“ den Versuch gemacht, die Gestalt eines ursprünglichen Insektes zu rekonstruieren. Aus dieser Urgestalt sind durch exzessive Streckung, Depression, Kompression, Verkürzung und starke Wölbung ebenso vielerlei Hauptformen entstanden, und dies nachweisbar stets in mehreren oder sogar vielen Entwicklungsreihen, so daß auch in der Gestalt, so wie sonst in der Morphologie der Insekten die Konvergenzerscheinungen eine große Rolle spielen. Selbstverständlich kann ein solches exzessives Wachstum auch nur einen Teil des Tieres betreffen, sei es das Abdomen oder den Thorax oder auch nur Gliedmaßen. Dadurch kommen schon eine Menge verschiedener Gestalten zuwege.

Exzessive Streckung des ganzen Körpers und der Beine führt zu jener Gestalt, die wir hauptsächlich bei Stabheuschrecken (Phasmodeen) sehr allgemein verbreitet und wirklich oft zur Karrikatur ver-

zerzt finden (Fig. 3, 1). Man bezeichnet hier die Stab- oder Zweigform als eine Schutz Einrichtung, welche das auf Pflanzen lebende Tier den Blicken der Feinde entziehe. Wie ich schon an anderer Stelle ausführte, dürften aber die Vorfahren der Phasmiden nicht auf Zweigen, sondern auf der Wasseroberfläche gelebt haben, nach Art unserer Gerriden, unter denen es ja auch lange, dünne und langbeinige Formen gibt. Die Stabform ist aber unter den Insekten auch sonst sehr verbreitet. Unter den Orthopteren findet sie sich bei Locustiden (Fig. 3, 2) und Acry-

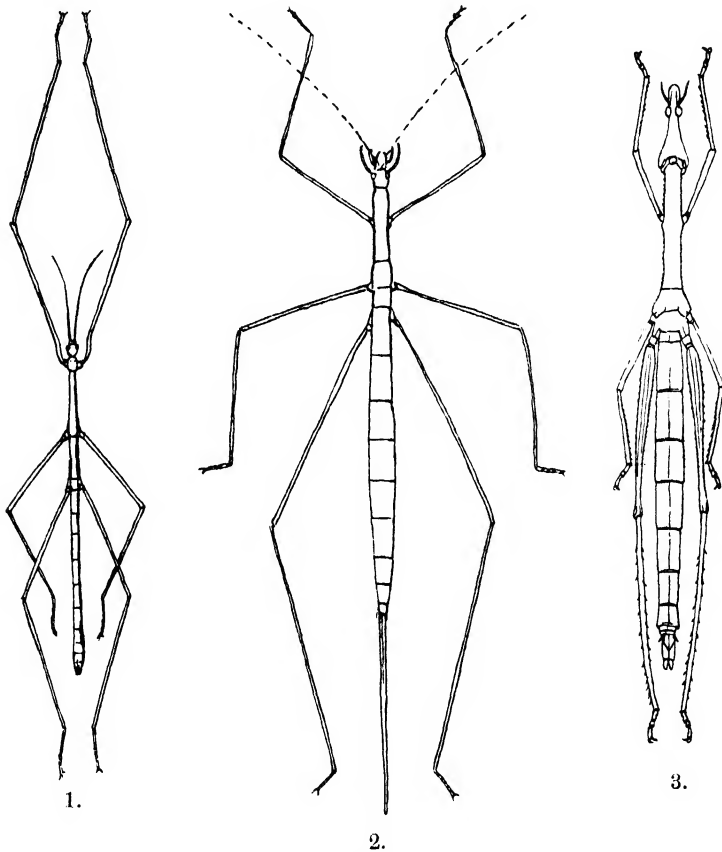


Fig. 3.

Beispiele stabförmiger Geradflügler. 1. *Clitumnus serrulatus* Br. (Phasmida). $\frac{2}{3}$ n. Gr. (Nach Redtenbacher.) 2. *Phasmodes ranatiformis* Westw. (Locustoidea). Nat. Gr. (Nach Caudell.) 3. *Proscopia latirostris* Br. (Acrydiodea). $\frac{1}{2}$ n. Gr. (Nach Brunner.)

diodeen (Proscopinen) (Fig. 3, 3), dann in verschiedenen Reihen der Mantodeen. Unter den Hemipteren (Fig. 4) finden wir ausgesprochene Stabformen bei den Hydrometriden, Reduviiden (Emesinen), bei Coreiden, Colobathristiden, bei Berytiden, bei Lygaeiden, Capsiden, Hydrometriden und selbst bei Nepiden (*Ranatra*) — überall selbständig entstanden. Unter den Dipteren sind manche Tipuliden, Asiliden und einzelne acalyptere Musciden typisch stabförmig und zugleich langbeinig. Wir sehen also, daß die Stabform keineswegs mit dem Leben auf Zweigen verknüpft ist, sondern bei Tieren vorkommt, die am Boden,

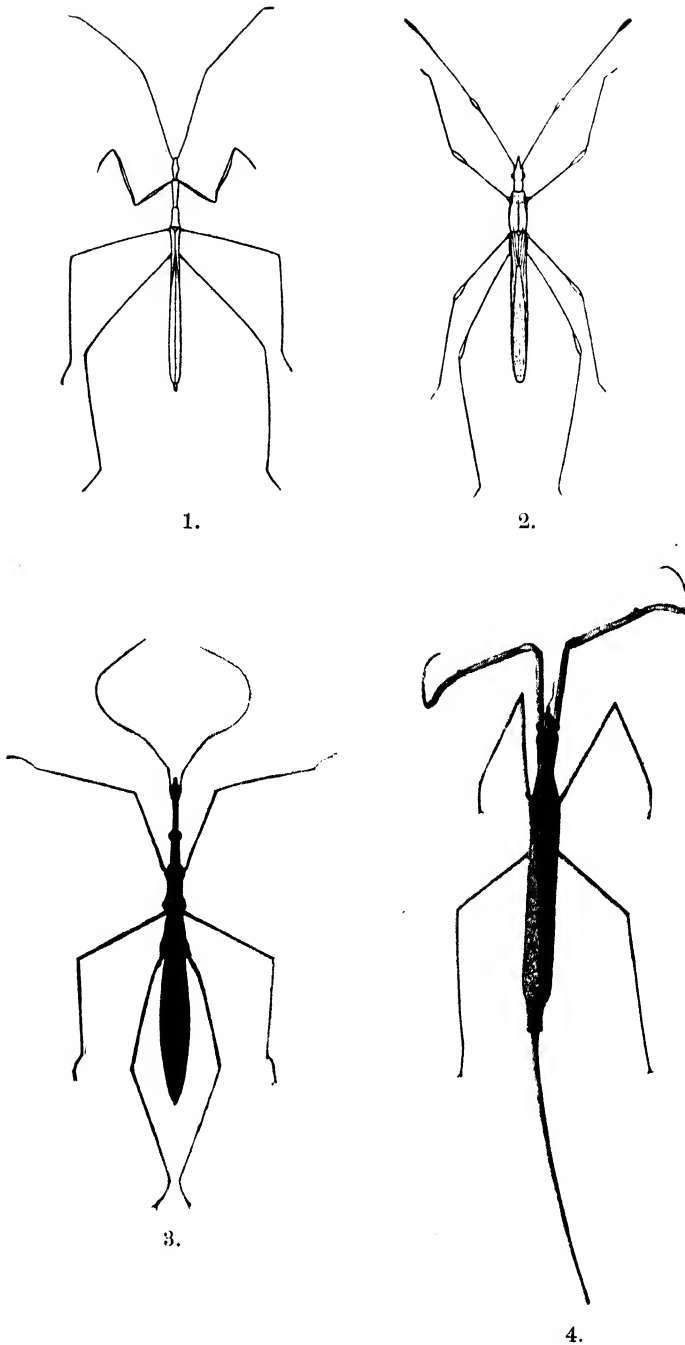


Fig. 4.

Beispiele stabförmiger Wanzen (Heteroptera). 1. *Emesa mantiformis* M. R. (Reduviidae). Nat. Gr. (Nach Muls. u. Rey.) 2. *Neides tipularius* L. (Berytidae). Vergr. (Nach Jensen-Haarup.) 3. *Hydrometra stagnorum* L. (Hydrometridae). Vergr. (Aus Brauer.) 4. *Ranatra linearis* L. (Nepidae). Nat. Gr. (Aus Brauer.)

auf dem Wasser, unter dem Wasser, an Mauern usw. vorkommen, bei Räubern und bei Pflanzenfressern, aber oft bei Tieren mit reduziertem Flugvermögen.

Bloß besonders verlängerten und schmalen Hinterleib finden wir bei normalem Bau anderer Organe wieder in verschiedenen Gruppen, vor allem sehr allgemein bei den Odonaten, aber auch bei vielen Hymenopteren (*Pelecinus* usw.) und manchen Dipteren, meistens bei guten oder sogar ausgezeichneten Fliegern. Dagegen finden wir sehr oft, aber nicht immer ein Zusammentreffen besonders verlängerter Beine oder Fühler mit minder gut entwickeltem Flugvermögen.

Den auffallenden Verlängerungen stehen die Verkürzungen gegenüber, die so weit gehen können, daß die Breite des Tieres kaum mehr von der Länge übertroffen wird. Solche Kurzformen (Fig. 5)

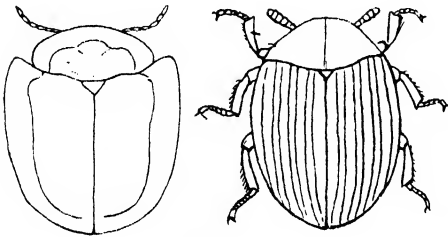


Fig. 5.

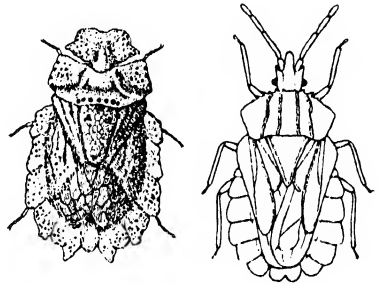


Fig. 6.

Fig. 5.

Beispiele für stark verkürzten Körper. Links der flache „Schildkäfer“ *Cassida australica* Boh., rechts der stark gewölbte, fast halbkugelige „Pillenkäfer“ *Byrrhus pilula* L. Vergr. (Aus Handlirsch.)

Fig. 6.

Beispiele für depressen, verbreiterten Körperbau. Zwei Baumwanzen, links: *Phloea corticata* Dr., rechts: *Aradus dilatatus* Duf. Vergr. (Aus Handlirsch.)

zerfallen wieder in zwei, allerdings durch zahlreiche Zwischenformen verbundene Typen: in die flachen, scheiben- oder schildartigen und in die gewölbten, halbkugeligen.

Die ersteren finden wir sehr häufig bei Wanzen, z. B. bei den bekannten Aradiden (Fig. 6) oder Rindenwanzen, von denen manche Arten unter Baumrinde zu finden sind. Da aber ganz ähnliche Gestalten auch bei sehr vielen außen auf Pflanzen oder auf der Erde lebenden Arten vorkommen, darf man nicht ohne weiteres von einer Beziehung zwischen Gestalt und Wohnraum sprechen. Flache, mehr oder minder schildartige Typen finden sich u. a. bei Pflanzenläusen, Wasserwanzen, bei Tingitiden, Pentatomiden (*Phloea*!), (Fig. 6), Termitaphiden (Fig. 7), Lygaeiden unter den Landwanzen, dann bei vielen Käfern, insbesondere unter den Cassididen (Fig. 5) oder Schildkäfern, allerlei Clavicorniern und Silphiden, also unter carnivoren und phytophagen Tieren, die teils frei, teils verborgen leben.

Ähnlich verhält es sich mit den kurzen gewölbten Typen, als deren bekannteste Repräsentanten die Coccinelliden oder Marienkäferchen gelten können, freilebende Raubtiere mit gut ausgebildetem Flugvermögen. Unter den Coleopteren ist diese Gestalt sehr ver-

breitet und findet sich in den verschiedensten Entwicklungsreihen, z. B. bei Chrysomeliden, Byrrhiden (Fig. 5), Sphaeriiden, Sphaeritiden, Dytisciden, Hydrophiliden, Dermestiden, Rhynchophoren, Tenebrioniden u. a. Auch bei Hemipteren finden wir sie recht verbreitet, besonders bei den Schildwanzen oder Scutellerinen und Plataspinen, unter denen es Arten gibt, die einer Coccinellide sehr ähnlich sehen. Gleiches gilt auch für gewisse Homopteren aus der Fulgoridenreihe, z. B. *Hemisphaerius*, und es ist wohl kein Zufall, daß sowohl bei Scutelleriden (z. B. *Steganocerus*, *Sphaerocoris*) als bei *Hemisphaerius* auch in der Zeichnung sich die Coccinellidentracht wiederholt.

Sowohl schildartige als hemisphärische Gestalten finden wir übrigens auch bei Blattarien (*Prosoplecta coccinella* Sauss.) und bei man-

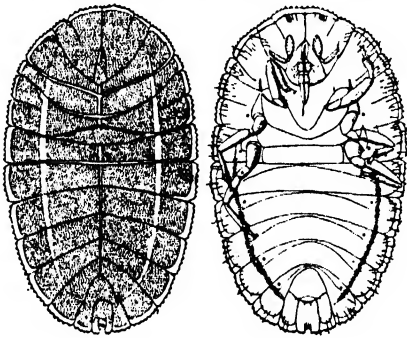


Fig. 7.

Fig. 7.

Termitaphis mexicana Silv. (Hemiptera). Vergr. (Nach Silvestri.) Beispiel für auffallend flache, depressive Körperform. Auch ein Beleg für die Veränderung der Gestalt durch Termitophilie.

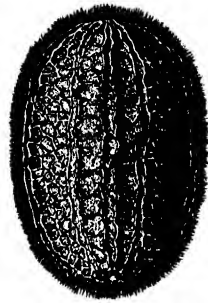


Fig. 8.

Fig. 8.

Larve von *Microdon* (Syrphidae). Vergr. (Nach Wheeler.) Ein Beispiel für limaci-forme Gestalt und Veränderung durch myrmecophile Lebensweise.

chen Larven vor (z. B. *Microdon*) (Fig. 8), außerdem in übertriebener Weise bekanntlich bei den an Zweigen festsitzenden beerenartigen Schildläusen (*Kermes*). Wir finden sie in den verschiedensten Biocoenosen.

Ein recht häufig auftretendes Habitusbild, das sich manchmal mehr den schlanken, manchmal mehr den gedrungenen Typen nähert, zeichnet sich hauptsächlich durch die zylindrische, drehrunde Gestalt des Tieres aus, meist in Verbindung mit kürzeren Beinen (Fig. 9). Wir finden es in sehr typischer Ausbildung bei den Coleopteren, und zwar bei Bostrychiden, Anobiiden, vielen Rhynchophoren, Lymexyliden, Cerambyciden u. a., minder ausgeprägt bei manchen Hymenopteren, wie z. B. Cephiden und Siriciden, also auffallenderweise besonders bei Tieren, die wenigstens als Larven im Holze leben und dort Gänge fressen, welche mehr oder minder cylindrischen Querschnitt besitzen. In diesem Falle bin ich wohl geneigt, eine kausale Beziehung zwischen dem Lebensraume der Larve und Puppe und der Körperform gelten zu lassen, obwohl ja auch unter den freilebenden Formen viele einen zylindrischen Körper haben. Es ist gewiß nicht uninteressant, daß selbst unter Heterometabolten solche zylindrische Typen zur Entwicklung gelangen, wenn auch ausnahmsweise, wie z. B. bei der Gryllotalpide *Cylindra-*

cheta, welche von der Erde aus Gänge in unterirdische Pflanzenteile bohrt (Fig. 9, 4).

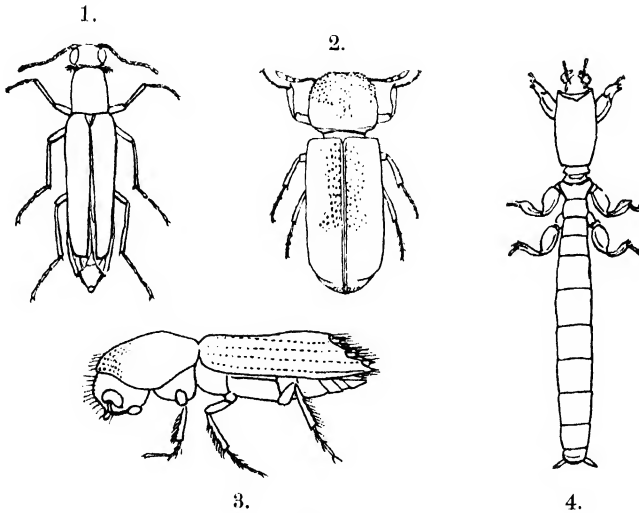


Fig. 9.

Beispiele zylindrischer Gestalt bei Tieren, die Gänge in Pflanzengeweben anfertigen. Links drei Käferarten: 1. *Lymexylon navale* L. (Lymexylidae). Vergr. (Nach Reitter.) 2. *Sinocalon restitum* Lesne (Bostrychidae). Vergr. (Nach Lesne.) 3. *Xyleborus amphicranoides* Haged. (Scolytidae). Vergr. (Nach Hagedorn.) Rechts: 4. *Cyllindracheta Spegazzinii* (Hgl. Tos. Eine Maulwurfgrille. Nat. Gr. (Aus Giglio Tos.)

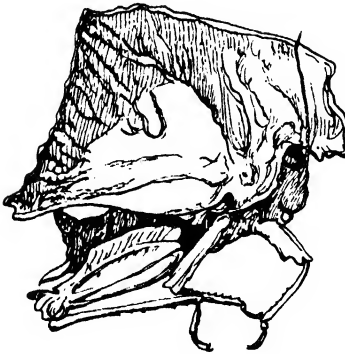


Fig. 10.

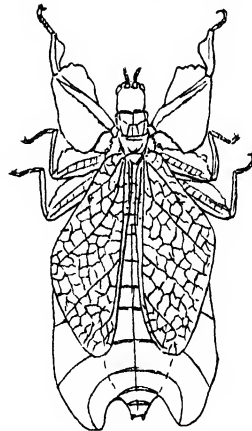


Fig. 11.

Phyllotettix foliatus Hanc. (Acrydiodea). Vergr. (Nach Hancock.) Ein Beispiel für komprimierte Körperform und atelische Bildung.

Fig. 11.

Phyllium frondosum Redt. $\frac{2}{3}$ nat. Gr. (Aus Handlirsch.) Ein Beispiel für flache, depressive Gestalt und atelische Verbreiterungen der Beine und des Hinterleibes.

Relativ gering ist die Zahl jener Insekten, deren Körper sich in vertikaler Richtung stärker entwickelt hat, also seitlich zusammengedrückt oder komprimiert erscheint. In geringerem Maße sehen wir

diesen Bau bei den meisten Locustiden und Acrydiodeen, wenigstens in bezug auf den Thorax, ebenso bei Panorpaten, Trichopteren, vielen Lepidopteren und den tieferstehenden Dipteren, dann namentlich bei Suctorien oder Flöhen; exzessiv ausgebildet nur bei den Thoraxen mancher Acrydier, namentlich aus der Verwandtschaft von *Tetrix* (Fig. 10), und bei den bekannten Membraciden (Homopteren). Es ist auch hier vielleicht kein Zufall, daß diese drei Gruppen zu den guten Springern gehören. Der Parallelismus geht in diesem Falle soweit, daß Ähnlichkeiten entstehen, welche es ermöglichen, daß das erste Tier in einer Monographie der Membraciden — eine Tettrigide ist (Fairmaire).

Da, wie wir schon wiederholt betont haben, der ursprüngliche Insektenkörper schon etwas depreß war, dürfen wir uns nicht wundern, wenn auch in der Richtung der Abflachung in vielen Gruppen ein orthogenetisches Fortschreiten eintrat, auch ohne besondere Verkürzung des Körpers. So begegnen wir exzessiv flachen Typen schon bei Perlarien, dann in der Reihe der Blattarien, Dermapteren, Phasmodeen (Fig. 11) (*Phyllium*!), ferner bei vielen Hemipteren und Coleopteren. Es finden sich aber nirgends Anhaltspunkte für Beziehungen zu einer speziellen Lebensweise. Nur in einigen Fällen, wie z. B. bei den ektoparasitisch lebenden Mallophagen und Pediculiden sowie bei dem ähnlich lebenden Käfer *Platypsyllus*, dann bei Polyceteniden (Wanzen), bei *Hemimerus*, der Dermaptere *Arixenia* und etwa noch bei den Hippobosciden (Dipteren) könnte man versucht sein, an solche Beziehungen zu denken. Der Floh, der ein ähnliches Leben führt, ist jedoch kompreß. Im allgemeinen scheinen flachere Formen des Körpers unter den minder guten Fliegern häufiger vorzukommen als unter den guten.

Abgesehen von den eben besprochenen Gestalten, die hauptsächlich auf verschiedenem Wachstume in den drei Dimensionen beruhen, gibt es aber, wie schon erwähnt, eine Fülle von komplizierteren Trachten, bei deren Zustandekommen recht verschiedene Faktoren im Spiele sind, so daß eine kausale Analyse wenig Aussicht auf Erfolg hat. Wir haben bereits einige von diesen charakteristischen Gestalten genannt, so die Käfer-, Heuschrecken-, Libellengestalt u. a., bei denen das typische Merkmal deutlich in die Augen springt, wie z. B. bei dem Käferhabitus die Flügeldecken, bei den Libellen der schlanke Hinterleib und die vier einander ähnlichen genetzten Flügel, bei den Heuschrecken die dachartig liegenden Flügel und die Sprungbeine. Es kann aber ein solches Habitusbild unter Umständen nur in einer bestimmten Stellung gelten, wie etwa jenes der Libellen, das sich bei den fliegenden (oder ausgespannten) Myrmeleoniden wiederfindet, nicht aber bei den ruhenden. Es kann ferner ein Bild auch nur vorgetäuscht werden; z. B. das Käferbild durch gewisse Scutelleriden und einzelne Fliegen (*Celyphus*), bei denen der schildartig vergrößerte Mesothorax die eigentlichen Flügel verbirgt und derart an ihre Stelle tritt, daß das Bild „Käfer“ mit voller Charakteristik hervortritt, namentlich dann, wenn dieser Schild eine die Flügeldeckennaht vortäuschende Linie oder Kante trägt, wie z. B. bei *Elvisura irrorata* Spin., bei *Solenostethium*, oder wenn er käferähnliche Zeichnungen trägt, wie bei *Scutellera*, *Sphaerocoris* u. a. Wanzen.

Wir finden das typische Käferbild außer bei den meisten Käfern auch bei vielen Blattarien und bei Heteropteren (Baumwanzen) sehr verbreitet, außerdem aber auch bei Homopteren (Ci-

caden), z. B. bei den bereits erwähnten Issinen (*Hemisphaerius*) und bei einigen anderen. Selbst unter den Dipteren gibt es käferartige, z. B. *Stegana* und andere Acalypteren, ebenso unter den Corrodentien (*Sphaeropsocus* aus dem Tertiär) und sogar unter Hemerobiiden: *Psectra*. Aber ich glaube nicht, daß wir in irgendeinem dieser Fälle berechtigt sind, von einer „Nachahmung“ der Käfer durch die anderen Insekten zu sprechen,

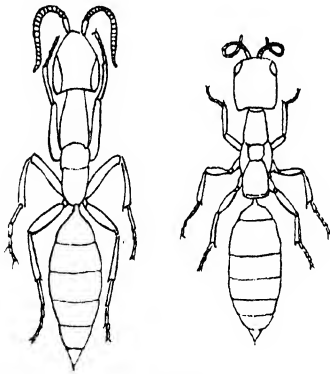
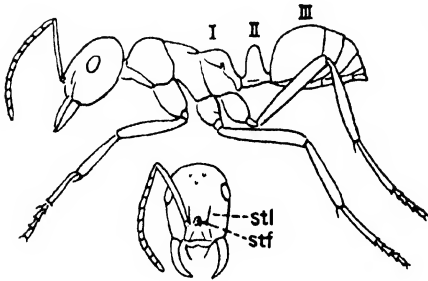


Fig. 12.

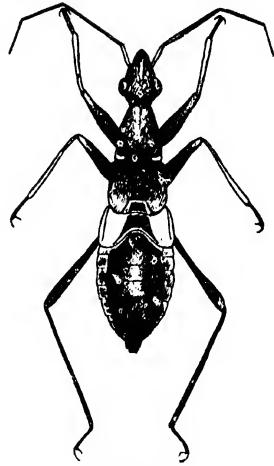
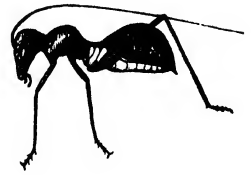
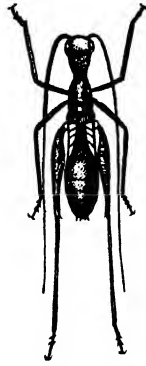


Fig. 13.

Fig. 12.

Oben eine Ameise: *Polyergus lucidus* Mayr ♀. Vergr. (Aus Handlirsch.) I. II. III. Die drei ersten Abdominalsegmente. Unten links *Mystrocnemis erythrothorax* Kieff. ♀, rechts *Scleroderma domestica* Latr. ♀, zwei Hymenopterenformen, deren Ameisenähnlichkeit durch die Verwandtschaft mit Ameisen erklärt wird.

Fig. 13.

Oben: *Eurycorypha* (*Myrmecophana*) *fallax* Br. Eine Heuschreckenlarve. Unten: *Nabis lativentris* Boh., eine Wanzenlarve. Bei beiden Formen kommt die Ameisenähnlichkeit durch lichte Zeichnung an den Seiten des Körpers zustande. Vergr. (Nach Heikertinger.)

selbst dann nicht, wenn ein ganz bestimmter Käfertypus wieder erscheint, wie z. B. der Coccinelliden- oder der Chrysomeliden- bzw. der Buprestidentypus bei den Schaben oder bunten Scutelleriden, der Histeriden- oder der Lamellicorniertypus bei Cydniden, der Schwimmkäfertypus bei Wasserwanzen. Aber gerade deshalb ist es wertvoll, diese Fälle zu registrieren, weil sich aus dem Studium größerer Mengen doch vielleicht ein Anhaltspunkt für einen oder den anderen

Faktor gewinnen lassen wird, denn in manchen Fällen ergeben sich anscheinend doch Beziehungen zwischen Gestalt und Umwelt, wie z. B. bei den erwähnten Wassertieren oder bei den Sandtieren (Cydniden). Es ist dadurch natürlich noch nicht gesagt, ob die Form oder der Aufenthalt als bestimmender Faktor zu betrachten ist.

Ein anderes sehr verbreitetes Trachtbild ist jenes der Ameise, und zwar der flügellosen Arbeiterin (Fig. 12). Es beruht in erster Linie auf der starken Einschnürung zwischen einem kurzen Abdomen und einem infolge der Flügellosigkeit + — verschmälerten Thorax, an dem vorne wieder ein relativ großer Kopf mit schlanken Fühlern sitzt. Die mehr oder weniger schlanken Beine gestatten lebhafte Bewegung. Dieses Bild, diese



Fig. 14.

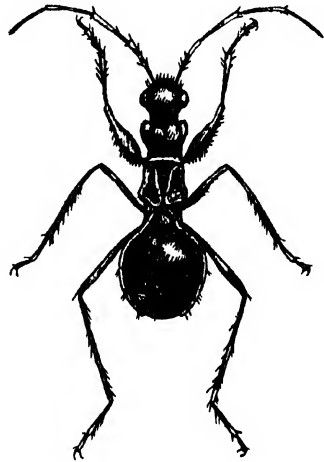


Fig. 15.

Heteronotus sp. Vergr. (Nach Fowler.) Eine Membracide von ganz phantastischer Gestalt. Der Auswuchs des Prothorax soll eine Ameise vortäuschen.

Fig. 15.

Eine ameisenähnliche Baumwanze *Myrmoplasta mira* Gerst., bei welcher die Ähnlichkeit tatsächlich in der Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen begründet ist. Vergr. (Nach Heikertinger.)

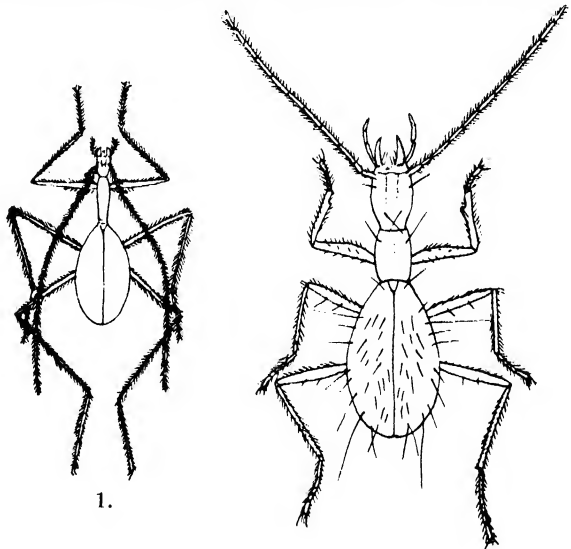
Tracht, tritt uns nun in mehr oder weniger genauer Ausführung bei sehr verschiedenen Insekten entgegen, doch sind es oft wieder nur „vorgetäuschte“ Verhältnisse, die uns an Ameisen erinnern; dunkle Zeichnungen auf hellem Grunde erzeugen bei manchen Capsiden (Wanzen) das Ameisenbild; lichte Flecken an den Seiten des Abdomens täuschen eine Einschnürung vor, durch welche sowohl bei der berühmten Heuschrecke *Myrmecophana* als bei der nicht minder berühmten Wanze *Nabis lativentris* Boh. im Jugendstadium eine Ameise „imitiert“ wird (Fig. 13). Ja, es gibt sogar Cicaden aus der Membracidengruppe (*Heteronotus*), bei denen die ganze „Ameise“ durch einen Auswuchs des Prothorax

zur Darstellung gelangt (Fig. 14), genau so wie bei einer verwandten Form ein Anker oder dgl. Wenn auf diese Weise das Bild: „Ameise“ aus ganz fremdem Materiale dargestellt werden kann, so dürfen wir uns nicht wundern, wenn es unter Verwandten der Ameisen relativ häufig zu finden ist: bei Heterogynen wie *Methoca*, *Myrmosa* u. a. Mutilliden, bei Sclerogibbiden, Bethyiden, Dryiniden, dann bei allerlei Ichneumoniden, z. B. *Pezomachus*, bei Cynipiden, Proctotrupiden, Chalcididen usw., denn hier ist schon der Anteil, den das Bild der Hymenopterenatur der betr. Insekten verdankt, gegeben, und die Ähnlichkeit kann leicht durch Flügellosigkeit gesteigert werden.

Es gibt aber auch wirklich und auffallend ameisenähnlich geformte Arten unter den Baumwanzen (Coreidae (Fig. 15), Capsidae, Lygaeidae, Anthracoridae, Reduviidae, Pyrrhocoridae), unter den Käfern (Staphyliniden, Silphiden, Cleriden u. a.), ja selbst unter den Fliegen finden sich einzelne, ebenso unter Spinnen. Die meisten

Fig. 16.

Zwei durch das Leben in Höhlen ameisenähnlich gewordene Käfer. Vergr. (Nach Absolon.) 1. *Anthroherpon Apfelbecki* Abs. (Silphidae). 2. *Scotoplanetes Arens torffianus* Müll. (Carabidae).



1.

2.

dieser ameisenähnlichen Tiere haben mit Ameisen gar keine nähere ökologische Beziehung, aber von manchen Forschern wird behauptet, daß viele von den myrmecophilen Käfern auch myrmecoid seien. Es mag ja sein, daß auch von den echten Ameisengästen einige halbwegs ameisenähnliches Aussehen besitzen, aber wir finden mindestens ebenso ameisenähnliche Typen unter anderen, nicht myrmecophilen Käfern, z. B. den Anthiciden, und besonders unter Höhlenkäfern (Fig. 16). Diese Tatsache (die schon von mir im ökologischen Teile erwähnt wurde) hat neuestens Heikertinger veranlaßt, die sogenannte „Myrmecoidie“ der Coleopteren geradezu als ein Produkt der subterranean Lebensweise zu deuten. Für die meisten mehr oder vielmehr weniger ameisenähnlichen Coleopteren mag dieser Faktor mitbestimmend gewirkt haben, doch darf man hier nicht generalisieren, denn erstens sind auch die Ameisen selbst keine ursprünglich subterranean Tiere und zweitens gibt es unter anderen Myrmecoiden sehr viele und sehr auffallende Formen, die nie subterranean leben oder lebten. Die ursprünglichen Ameisen waren vermutlich Raubparasiten nach

Art der Scoliidn und deren Verwandten, unter denen Flügellosgkeit des weiblichen Geschlechtes mit Verkleinerung des Thorax keine seltene Erscheinung ist. Dieses Merkmal fällt uns, als von dem gewöhnlichen Insektentypus abweichend, naturgemäß zuerst auf und ist uns infolge der Häufigkeit der Ameisenarbeiterinnen so geläufig, daß wir alle anderen halbwegs solchen Ameisen ähnlichen Insekten sofort als myrmecoid bezeichnen. Bei einer Analyse dieser myrmecoiden Formen müssen wir zunächst festzustellen trachten, worauf das myrmecoiden Aussehen im einzelnen Falle beruht, und da wird sich zeigen, daß gar mancher Faktor mitwirkt, der auch sonst bei allerlei nicht myrmecoiden Insekten verschiedenster Verwandtschaft und Bio-coenose vorkommt, ohne uns aufzufallen und ohne uns die Frage nach seiner Entstehung aufzudrängen. Das Zusammenspiel mehrerer dieser einzelnen Faktoren bei einer Art „Nichtameise“ ist es, was uns so merkwürdig erscheint, während wir uns nicht darüber wundern, daß die Ameise selbst „ameisenähnlich“ aussieht.

Eine der Myrmecoidie analoge Erscheinung ist die gleichfalls sehr verbreitete Vespoidie, das wespenähnliche Aussehen (Fig. 17).

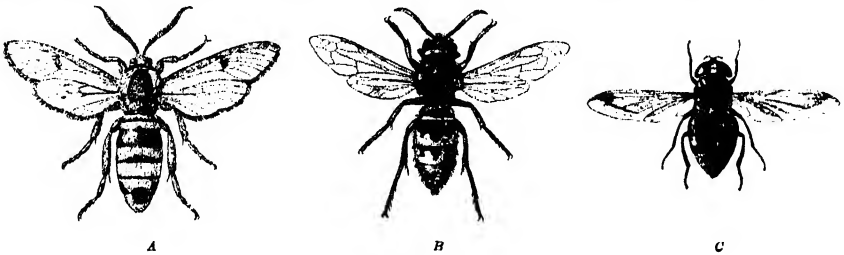


Fig. 17.

Beispiele für wespenähnliches Aussehen. A. Der „Bienenschwärmer“ *Trochilium apiforme* Cl. (Lepidoptera). B. Die „Hornisse“ *Vespa crabro* L. (Hymenoptera). C. Die Schwebfliege *Volucella inanis* L. (Diptera). Nat. Gr. (Aus Berlese.)

Unter „Wespe“ meinen wir dabei zunächst die Arten der Gattung *Vespa* und ihre näheren Verwandten, die bei uns in Europa vorkommen und uns als mittelgroße kräftige Tiere mit gelben Zeichnungen auf dunklem Grunde bekannt sind. Im Gegensatze zur Ameisenähnlichkeit, die hauptsächlich in der Körperform gesucht wird, denkt man hier sehr wenig an die Gestalt, sondern hauptsächlich an die Zeichnung, an welcher besonders die gelben Querbinden des Hinterleibes beteiligt sind. So kommt es, daß sogar Käfer wie die *Clytus*-Arten, bei denen die gelben Binden nicht über den Hinterleib, sondern über die Flügeldecken ziehen, als vespoid bezeichnet werden, was entschieden zu weit geht. Daß das echte Wespenaussehen bei den Hymenopteren in verschiedenen Reihen wiederkehrt, ist wohl leicht begreiflich, da dort die vier häutigen Flügel und die Wespentaille, die Einschnürung zwischen Thorax und Abdomen, allgemein üblich ist.

Wir finden daher sowohl unter den Bienen und Grabwespen als unter den Heterogynen und sogar verschiedenen Ichneumonoiden Holz- und Blattwespen sehr ähnliches Aussehen, denn die schwarz-gelbe Zeichnung kommt in keiner Gruppe so allgemein verbreitet vor, als gerade bei den Hautflüglern. Sie kommt aber auch in vielen anderen Gruppen vor, sogar unter alten Heterometabolen, wie Odonaten, Blattarien, Perlarien, Ephemeriden u. a., wo allerdings die

Wespengestalt fehlt. Dagegen tritt bei Dipteren außer der sehr häufigen Wespenzeichnung auch eine mehr oder weniger wespenähnliche Gestalt auf, und das wieder in verschiedenen Reihen, von den orthorhaphen Nematoceren bis hinauf zu den Syrphiden, bei letzteren sogar besonders häufig. Auch bei Lepidopteren spricht man von wespenähnlichen Formen bei *Trochilium apiforme* Cl., dem Bienenschwärmer und bei Syntomiden. Ja, selbst unter den Cicaden gibt es eine *Tettigonia*-Art, die täuschend wespenähnlich aussieht und nicht nur in der Färbung, sondern auch der Form des Körpers und den Flügeln von ihren Verwandten abweicht und eine Wespe „imitiert“ (*Tettigonia vespiformis* Fab.).

Freilich muß man auch mit dem Ausdrucke Vespoidie sehr vorsichtig sein, denn die Ähnlichkeit ist oft eine recht oberflächliche. Von anderen Hymenopterenbildern, die sich in fremden Gruppen wiederholen, wie etwa jenem der Pompiliden, der Ichneumoniden, Braconiden u. dgl., will ich hier nicht weiter reden, denn sie sind schon im ökologischen Teile (Band II) erwähnt. Desgleichen kann das berühmte „bienenartige“ Aussehen mancher Fliegen, namentlich von *Eristalis tenax* L. und das „hummelähnliche“ nur kurz erwähnt werden, welches sich, so wie das wespenähnliche in ganz verschiedenen Reihen der Dipteren (Syrphiden, Asiliden, Musciden), bei Käfern (*Emus hirtus* L.) und bei Schmetterlingen findet. Es handelt sich in allen diesen Fällen um interessante Parallelismen oder Konvergenzen, zu deren Erklärung die Mimikry-Selektionslehre nicht ausreicht; um die zufällige Kreuzung von einander vermutlich ganz unabhängiger Kausalreihen. Daß in allen diesen hymenopteroiden Reihen gestachelte oder wehrhafte Formen stehen, ist ein Zufall, denn es ist erwiesen, daß die nicht wehrhaften Typen von ihrem Aussehen keinen Gewinn haben.

Es gibt aber auch zahllose analoge Parallelismen, die von den Forschern (welche ja noch meist der teleologischen Richtung huldigen) wenig beachtet werden, da keine Zweckmäßigkeit dabei zu ermitteln ist. Zu solchen Habitusbildern gehört z. B. das mückenartige Aussehen, das sich außer bei den Dipteren auch bei Colcopteren (z. B. *Petria*), bei Hemipteren (z. B. Emesiden, viele Capsiden, Berytiden, Reduviiden), Neuropteren u. a. findet. Auch der Mottenhabitus findet sich außer bei Lepidopteren bei Trichopteren und selbst bei Homopteren. Der bunte Tagfalterhabitus mit seinen stark flächenhaft entwickelten Flügeln wiederholt sich in verschiedenen Lepidopterengruppen (Castniiden, Uraniiden u. a.), ebenso treffen wir in verschiedenen Reihen den Sphingidenhabitus mit seinem dicken Leib und schmalen Flügeln. Falterhabitus wiederholt sich dann zum Teil bei Homopteren, Neuropteren und selbst bei Orthopteroiden.

Daß sich auch unter den Larvenformen gewisse Habitusbilder, wie z. B. die Raupe, Made, der Engerling u. a. in verschiedenen Gruppen wiederholen, wurde schon im Abschnitte der über die Metamorphosen handelt, hervorgehoben.

Ganz unabhängig von den oben besprochenen Haupttypen der Tracht begegnen wir aber in sehr vielen Verwandtschaftsreihen Gestalten und Farbenkleidern, welche gänzlich aus dem normalen Rahmen herausfallen und durch ihr phantastisches übertriebenes Aussehen die Aufmerksamkeit der Forscher und der Laien auf sich ziehen. Da man bei den meisten dieser Bildungen keinerlei bestimmte Funktion oder, wie die Teleologen sagen, keinen Zweck

ermitteln kann, hat man solche Erscheinungen als atelische oder hypertelische bezeichnet. Um nur einige wenige von den zahllosen Beispielen zu nennen, erinnere ich an die bandartigen Hinterflügel der Nemopteriden (Neuroptera), die sich auch bei gewissen Schmetterlingen der Zygaenidenreihe wiederholen, an die vielen „geschwänzten“ Hinterflügel oder geschweiften Vorderflügel von allerlei Faltern, an

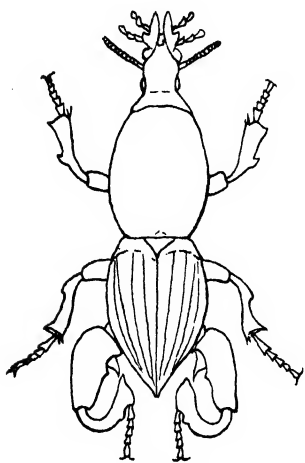


Fig. 18.

Hydrocephalus armatus
Desm. ♂. Ein Bockkäfer
von ganz auffallender Ge-
stalt, die vielleicht mit seiner
subterranean Lebensweise in
Beziehung steht.

die merkwürdigen Hinterbeine vieler Hemipteren (Coreiden, Pentatomiden) und Coleopteren (Lamellicornier, Cerambyciden, Chrysomeliden usw.), an die abenteuerlichen Thoraxformen mancher Mantiden oder Hemipteren, an Käfertypen, wie *Mormolyce* oder an die Dynastiden mit ihren Hörnern, an den merkwürdigen Bockkäfer *Hypocephalus* (Fig. 18), an die Stirnauswüchse der *Fulgora*-Arten oder die Thoraxauswüchse der Membraciden, an die merkwürdigen Köpfe mancher Fliegen wie z. B. *Diopsis*, an die stacheligen Formen, die wir z. B. bei den Phyllomorphen (Hemipteren), bei Phasmiden, Locustiden, bei Chrysomeliden (Hispinen) u. a. finden, an Gebilde wie die netzartigen Lappen und Flügel der Tingitiden (Hemiptera) und zahlloses andere.

Solche hypertrophische Bildungen sind nicht an bestimmte Lebensweisen oder Umweltfaktoren gebunden, kommen aber dort besonders häufig vor, wo das Insektenleben an üppigsten gedeiht: in den warmen Gebieten.

Es ist auch kaum zu verkennen, daß die auffallend laubartigen Formen, die sich namentlich bei Phasmodeen, Mantodeen, Locustodeen, aber auch bei Acrydiern, Homopteren und Lepidopteren finden, die sogenannten „Blattnachahmer“ (Fig. 19), besonders in den Tropen vorkommen. Es ist nicht uninteressant, daß solche Flügel schon bei Heuschrecken im Jura auftreten, wo es noch keine Laubblätter gab.

Wenn wir die Faunen der Termiten- und Ameisennester oder der Höhlen betrachten, so werden wir sofort bemerken, daß sie eine Reihe von Typen enthalten, die fremdartig aussehen und aus dem normalen Rahmen der betreffenden Gruppe, welcher sie angehören, herausfallen. Ich erinnere nur an die physogastrischen Formen (Fig. 20, 21) bei den Termitophilen, an die Termitoxenien u. dgl. parasitische Fliegen, an *Termitaphis*, an die oft recht abenteuerlich aussehenden myrmecophilen Staphyliniden oder an die blinden Höhlensilphiden. Es drängt sich hier wohl die Ansicht auf, daß eben aberrante Lebensbedingungen das Gleichgewicht gestört haben und Formen hervorbrachten, deren Gestalt und Organisation nicht ohne weiteres teleologisch zu erklären ist.

Wir sehen also in der Insektenwelt zwar eine Unzahl in allen möglichen Details von einander verschiedener Gestalten und Trachten. Diese lassen sich aber doch in eine ziemlich bescheidene Zahl größerer Kategorien einteilen, welche, wie wir gezeigt haben, nicht mit den systematischen

Gruppen identisch sind. Die äußerlich auffallenden, den sog. „Habitus“ bedingenden Merkmale haben in der Regel keinen besonders hohen systematischen Wert. Wir haben aber auch gesehen, daß keineswegs immer eine evidente Beziehung

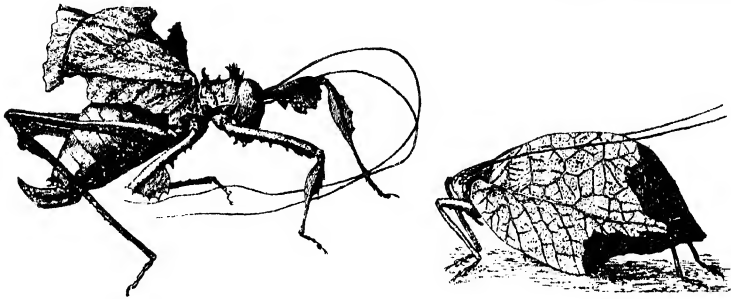


Fig. 19.

Zwei phantastisch geformte Heuschrecken, die auch als blattähnlich bezeichnet werden können. Etwas verkleinert. (Nach Berlese.) Links: *Acridoxena Hewaniana* White. Rechts: *Pterochroza maculifolia* Brunner.

zwischen dem Aussehen einerseits und dem Leben bzw. den Umweltfaktoren andererseits nachzuweisen ist. Aber es gibt immerhin eine Anzahl Beispiele, welche für die

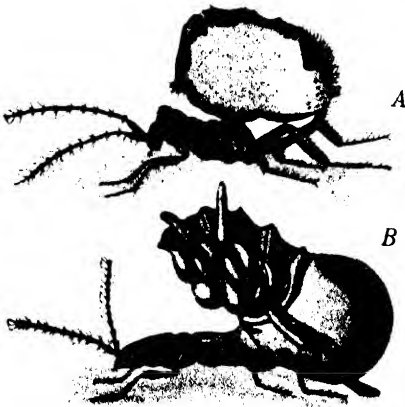


Fig. 20.

Fig. 20.

Physogastre, termitophile Staphyliniden. A *Corotoca*, B. *Spirachtha*. Vergr. (Nach Schiödte.)

Fig. 21.

Termitoxenia Heimi Wasm. (Phoridae), $\times 28$. (Nach Wasmann.) Beispiel für ein hermaphroditisches (zwitteriges) Insekt, zugleich für Physogastrie infolge des Lebens in Termitenbauten.

Existenz solcher Beziehungen zu sprechen scheinen. Wir haben schon oben auf die Ähnlichkeit zwischen gewissen Wasserwanzen und Wasserkäfern hingewiesen und auch erwähnt, daß sich zwischen manchen Erde oder Sand bewohnenden Käfern und Wanzen Übereinstimmungen des Habitus zeigen. Es ist ja hinlänglich bekannt, daß

gar manche Übereinstimmung der Farbe bei gänzlich verschieden gestalteten Tieren festzustellen ist, die unter ganz ähnlichen Bedingungen leben. Wir sprechen von „Wüstenfarben“, wir erwähnen die weißen, statt wie sonst, gelben Farben kaukasischer Hummeln, die Melanismen auf Korsika und sprechen sogar von einem „genius loci“, ohne aber bis jetzt die bewirkenden Faktoren feststellen zu können. Da fahle, sandartige Farbentöne auch bei außerhalb des Wüstengebietes lebenden Tieren vorkommen, ist vielleicht die Häufung solcher Tiere in der Wüste das Ergebnis einer Selektion. Dürfen wir denselben Gedanken aber auch etwa auf die durch gemeinsame, schon oft beschriebene Züge gekennzeichnete Höhlenfauna anwenden?

Ein sorgfältiges exaktes Studium aller dieser Fragen steht noch aus, aber wir sehen schon heute, daß weder die Selektions- noch die Mutationslehre noch der Neolamarckismus noch der Neovitalismus imstande sind, uns zu erklären, was wir bis jetzt nur staunend betrachten und registrieren können: die enorme Mannigfaltigkeit der Insektenwelt!

Literatur.

- Berlese, A., Gli Insetti. 1909—1924.
 Bogdanow, E. A., Zur Biologie der Coprophaga. Allg. Ztschr. Ent. VI. 1901.
 Brunner v. Wattenwyl, C., Betrachtungen über die Farbenpracht der Ins. 1897.
 Delboeuf, Nains et Géants. Brüssel 1890.
 Frings, C., Über einige Aberrationen aus der Bonner Gegend. Soc. Ent. VIII. 1893.
 Handlirsch, A., Konvergenzerscheinungen. Verh. z. b. Ges. 1904.
 — Beiträge zur exakten Biologie. Sber. Akad. Wien. CXXII. 1913.
 — Hypertelie und Anpassung. Verh. z. b. Ges. LXV. 1915.
 — Biologie in Schröders Handb. II, 1926. Vergl. auch den systematischen Teil in Band III, 1925 und den Abschnitt über postembr. Entwickl. in Band I, 1927.
 Heikertinger, F., Täuschende Ähnlichkeit mit Wespen und Bienen. Naturw. Wochenschr. n. s. XX. 1921.
 — Die metöke Myrmecoidie. Biol. Cbl. XXXIX. 1919.
 Hesse, R., Über die Grenzen des Wachstums. Jena 1927.
 Heymons, R., Insekten, in: Brehms Tierleben. 1915.
 Houlbert, C., La loi de la taille et l'évolution des Coléopt. Insecta 1914.
 Jacobi, A., Mimikry. Braunschweig 1913.
 Jensen-Haarup, A. C., Über die Ursache der Größenverschiedenheit bei den Coleopteren. Ztschr. wiss. Insektenbiol. IV. 1908.
 Kamensky, S. N., Fütterungsversuche der Seidenraupen. Arb. Kaukasischen Seidenraupenstation. IV. 1892.
 Mell, R., Biologie und Systematik der südchinesischen Sphingiden. Berlin 1922.
 Pictet, A., Les variations des Papillons provenants du changement d'alimentation et d'humidité. C. R. 6. Congr. Zool. 1904.
 Popovici-Basnosanu, A., Experimentelle Studien über *Osmia rufa*. Ztschr. wiss. Insektenbiol. VI. 1910.
 — Recherches expérimentales sur quelques Hyménoptères. Arch. Zool. Exp. LIII. 1913. (Nanisme et gigantisme expérimentale.)
 Prochnow, O., Die Färbung der Insekten. Schröders Handbuch. II. 1926.
 Rudow, F., Triumph der Züchtung. Insektenbörse. XV. 1898.
 — Über die Größenvariabilität der Insekten. Insektenbörse. XVII. 1900.
 — Weiterer Beitr. zum Größenverhältnis der Insekten verschiedener Breitengrade. 1900.
 Schopfer, Ed., Zwerghafte Falter. Iris X. 1898.
 Sharp, J., Insects, in: Cambridge Nat. Hist. V. VI. 1897—1899.
 Standfuß, Handb. der palaearkt. Großschmetterlinge. Jena 1896.

Fünfzehntes Kapitel.

Die Morphismen¹⁾.

Von Dr. Anton Handlirsch.

Stete Veränderung ist Naturgesetz. Wir nennen sie in der organischen Welt mit Vorliebe Entwicklung und trennen mit Recht die Entwicklung des Individuums, die Ontogenese, jenen Kreisprozeß, der schließlich normalerweise immer wieder zum Ausgangspunkte, zur Keimzelle, zurückführt, von der Phylogenese, welche sich mit der Veränderung der Lebewesen im Laufe der geologischen Perioden, besser gesagt, mit der allmählichen Änderung der ontogenetischen Kreisprozesse befaßt. Das oft gebrauchte Wort „Konstanz“ hat also nur relativen Wert, und wenn wir trotzdem von einer Konstanz der Arten und Sippen sprechen können, so beruht dies eben nur darauf, daß wir einerseits kleine Unterschiede unbeachtet lassen und naturgemäß die größeren Abänderungen — in der freien Natur wenigstens — im Laufe unseres kurzen Lebens nicht wahrnehmen können. Tatsächlich verändert sich jedes Individuum vom Keimstadium bis zu seinem Tode, und es gibt nicht zwei absolut gleiche Individuen. Das ist eine allgemein bekannte Sache, mit der wir uns hier nicht weiter zu befassen brauchen, da wir ja in diesem Kapitel weder die Entwicklungs- noch die Variationsgesetze behandeln wollen, sondern nur eine Reihe von Erscheinungen, welche, zunächst wenigstens, mit der allgemeinen Veränderlichkeit nichts zu tun haben: Die verschiedenen Gestalten oder Morphen, in denen eine systematische Einheit, sei es nun eine Art im weiteren oder engeren Sinne, erscheint, und die sich stets in typischer Weise wiederholen. Von den kleinen individuellen Variationen, die dabei mitlaufen, wollen wir hier absehen und auch eine neuerliche Erörterung der während der Ontogenese erfolgenden normalen Veränderungen können wir um so mehr übergehen, als diesen Fragen bereits zwei Abschnitte (Embryogenese und Metamorphosen) gewidmet wurden.

Über den Beginn und die Ursachen der geschlechtlichen Divergenz brauchen wir hier nicht zu sprechen, denn schon bei Einzelligen finden wir oft zweierlei Individuen, männliche und weibliche, die sich zur Fortpflanzung verbinden, und schon bei den primitivsten Vielzellern oder Metazoen ist eine Differenzierung der Keimzellen nach Geschlechtern allgemein, wenn auch vielleicht ursprünglich noch beide Sorten die Spermatozoen und die Eizellen, in einem und demselben zwitterigen

¹⁾ Man vergleiche auch die Abschnitte dieses Handbuches: Prochnow, Die Färbung, und Depdolla, Spermiogenese.

oder hermaphroditischen Individuum gezeugt wurden. Im Verlaufe der weiteren phylogenetischen Entwicklung ist es nun in den meisten Reihen zu einer mehr oder minder vollkommenen Scheidung von Individuen gekommen, welche entweder nur männliche oder nur weibliche Geschlechtszellen produzieren.

Bei den Arthropoden ist die geschlechtliche Sonderung wahrscheinlich schon bei den Urformen eingetreten, denn Zwitterbildung kommt in keiner der Klassen mehr bei ursprünglichen Formen vor, sondern höchstens bei sehr hochspezialisierten, die eine aberrante Lebensweise führen, wie z. B. bei den Cirripediern oder Rankenfüßern, oder bei der berühmten *Termitoxenia*-Fliege, ist also sicher eine sekundäre. Auch bei anderen Insekten werden „Zwitter“ beobachtet, aber sie haben immer, wie wir später zeigen werden, den Charakter des Abnormen an sich, denn jedes normale Insekt ist entweder männlich oder weiblich ausgebildet. Es wurde übrigens in neuerer Zeit bei einigen Formen, wie z. B. bei manchen Perlarien, Cocciden und vielleicht auch Dipteren, ein rudimentärer Hermaphroditismus beobachtet — vielleicht ein Atavismus?

Damit sind wir bei den ersten Morphen angelangt, denn der Unterschied zwischen Männchen und Weibchen liegt nie in der Verschiedenheit der von ihnen erzeugten Keimzellen allein, sondern in der Verschiedenheit des Gesamtorganismus (bzw. aller seiner Zellen), die sich in manchen Fällen äußerlich nur wenig, in den meisten Fällen jedoch sehr stark ausprägt, so daß die Zusammengehörigkeit der beiden Geschlechter nur durch Beobachtung oder Zucht festgestellt werden konnte. Für diesen sexuellen oder Geschlechtsdimorphismus könnten wir fast so viele Beispiele anführen, als es Insektenarten gibt; aber sein Grad ist, wie erwähnt, äußerst verschieden, und die Organe, in deren Verschiedenheit er zum Ausdrucke kommt, sind kaum alle zu nennen. Für gewöhnlich unterscheidet man zwischen primären und sekundären Geschlechtscharakteren, je nachdem, ob nur die Geschlechtsorgane mit den Kopulations- bzw. Legeapparaten verschieden erscheinen, oder auch andere Körperteile, die mit dem Geschlechtsleben nicht in direktem Zusammenhange zu stehen scheinen. Diese Trennung ist jedoch nicht streng aufrechtzuhalten, da ja viele Bildungen wie z. B. Sinnes- oder Bewegungsorgane indirekt auch der Paarung dienen können. Wenn, was ja wahrscheinlich ist, die gesamte sexuelle Differenzierung auf verschiedenem Chromosomenbestande beruht oder auf Geschlechtshormonen oder anderweitigen Beeinflussungen durch die Sexualsphaere, so kann man wohl annehmen, daß, wie eingangs erwähnt, eben der Gesamtorganismus bei Männchen und Weibchen verschieden reagiert und zu verschiedenen Ausbildungen der Körperteile führt, gleichviel ob sie diese oder jene Funktion ausüben. Manche von diesen Bildungen mögen, vom teleologischen Standpunkte betrachtet, nützlich erscheinen. Das gibt uns jedoch noch nicht das Recht, die ganze Frage in altdarwinischer Art im Lichte der Sexualektion zu betrachten, denn wir wissen heute ziemlich sicher, daß eine geschlechtliche Auswahl bei Insekten kaum in hinlänglich nennenswertem Grade vorkommt, um den Unterschieden einen Selektionswert zu verleihen.

Wir wollen nun die am häufigsten zu beobachtenden Geschlechtsunterschiede besprechen, dabei aber auf die eigentlichen Fortpflanzungsorgane nicht mehr eingehen, da diese schon in den Abschnitten über Körperbau und Anatomie behandelt wurden.

Zunächst sei der Unterschied in der Größe und Körperform erwähnt, der sich wohl bei der Mehrzahl der Arten nicht besonders bemerkbar macht, manchmal aber doch zu starken Divergenzen führt. Fast allgemein sind die Männchen — auch abgesehen von der durch Gravidität bedingten Vergrößerung des weiblichen Hinterleibes — kleiner und schlanker gebaut. Von dieser Regel gibt es nur wenige Ausnahmen, z. B. bei der Wanze *Lohita*, bei Käfern aus der Reihe der Dynastiden, bei den Ameisen der Gattung *Dorylus* und bei einigen Thynniden (Hymenoptera), bei Lucaniden u. a. Die Unterschiede in der Gestalt hängen meistens mit später zu besprechenden Reduktionserscheinungen der Bewegungs- und Sinnesorgane zusammen, wobei, von wenigen Ausnahmen abgesehen, immer das weibliche Geschlecht stärker beteiligt ist, so daß wir den männlichen Typus als den „normalen“

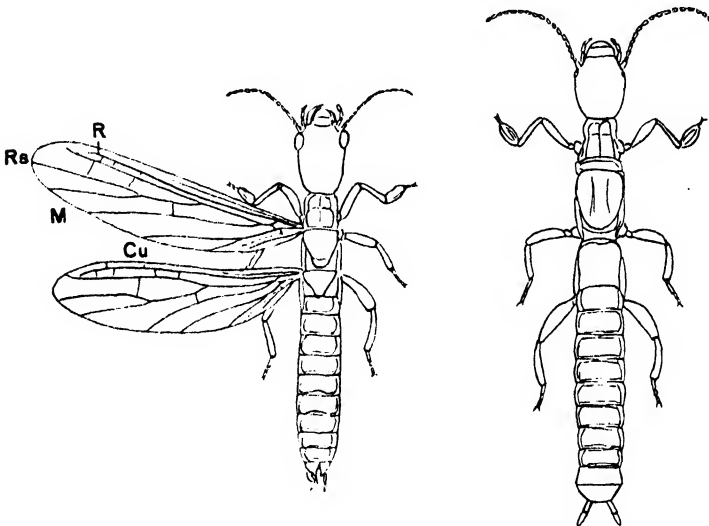


Fig. 1.

Geschlechtsdimorphismus bei *Embia sabulosa* End. (Embiidaria). Vergr. (Aus Handlirsch.) Links ein geflügeltes Männchen mit asymmetrischen Cercis und fester verbundenen Thoraxsegmenten. Rechts ein flügelloses Weibchen.

betrachten müssen. Eine der erwähnten Ausnahmen von dieser Regel finden wir wieder bei Hymenopteren, und zwar bei Feigeninsekten oder Blastophagiden, wo die Weibchen den normalen Typus geflügelter Chalcididen beibehielten, während bei den Männchen die Flügel und sogar zum Teile die Mittelbeine atrophierten. Eine scheinbare Vergrößerung der Männchen finden wir bei manchen Singcicaden, wo das Abdomen im Zusammenhange mit der Ausbildung der Zirporgane stark anschwillt und der Schallverstärkung dient, während das Weibchen die normale Form beibehält; Beispiel: *Cystosoma Saundersi* Westw. Auch Beispiele für geradezu zwerghafte Männchen kommen vor, wenn auch nie in jenem Grade, den wir von Crustaceen kennen.

Unter den Reduktionen sind die auffälligsten zweifellos jene der Flügel. Wir haben in einem anderen Kapitel schon der vielen Fälle gedacht, in welchen die Flugorgane verkümmern. Es kommt dies ja meistens in beiden Geschlechtern gleichzeitig vor, so daß es zur Charakteristik der betreffenden Gruppe (Species bis Ordnung) gehört

(Flöhe, Läuse usw.). Hier aber interessieren uns zunächst nur jene Fälle, in welchen die Reduktion auf ein Geschlecht beschränkt ist, also einen Sexualcharakter bildet, der wieder (von sehr vereinzelt Ausnahmen, wie z. B. den erwähnten Feigeninsekten abgesehen) dem weiblichen Geschlechte eigentümlich ist. Die Reduktion ist auch hier verschieden weit vorgeschritten und betrifft entweder nur einzelne oder alle Arten einer Gruppe. Beispiele für diese sexuell begrenzte Brachy- oder Apterie finden sich in den meisten Ordnungen, auch unter jenen, die zu den besten Fliegern gehören wie die Lepidopteren, Dipteren und Hymenopteren. Bei Odonaten und Ephemeriden sowie bei Panorpaten, Megalopteren und Raphidien kenne ich keine. Um nur einige zu bringen, verweise ich auf unsere bekannten Frostspanner, auf die Spinner *Orgyia antiqua* L. und *Pentophora morio* L., auf die Psychiden, die Leuchtkäfer, die Küchenschabe, auf die Mutilliden und Thynniden

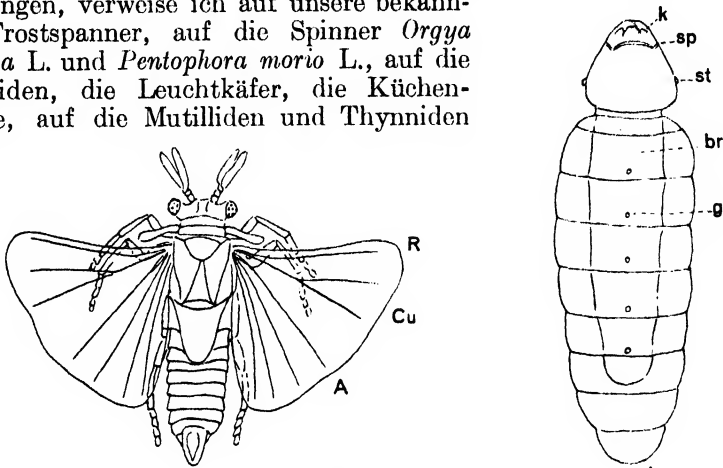


Fig. 2.

Geschlechtsdimorphismus bei Strepsipteren. Links ein Männchen mit Fühlern, Augen, Beinen und Flügeln; rechts ein Weibchen, bei dem alle diese Organe verschwunden sind. Vergr. (Nach Pierce u. Nasonow.) R Radius, Cu Cubitus, A Analadern, K Rudimente der Kiefer, sp Spalt zwischen Kopf und Thorax, Geburtsöffnung, s! Stigmenhöcker, br Brutraum, g Geschlechtsöffnungen.

unter den Hymenopteren, auf die *Microphysa*-Arten unter den Wanzen, auf die Cocciden, Embiden (Fig. 1), Strepsipteren (Fig. 2) u. a.

Bei manchen von diesen flugunfähigen Weibchen kommt es auch zu einer Reduktion der Beine und Fühler, wie z. B. bei den meisten Schildläusen, manchen Psychiden, allen Strepsipteren und der Diptere *Ascodipteron*. Solche, sei es durch Parasitismus an Pflanzen oder an Tieren oder sonst seßhaft gewordene weibliche Tiere verlieren auch oft die Lichtsinnesorgane und sinken in ihrer ganzen Organisation zu einem Brutschlauche herab, während die Männchen typische Normalinsekten bleiben. Hätten sich diese Reduktionen auch auf sie erstreckt, so wäre das Aussterben der betreffenden Arten oder Gruppen unvermeidlich gewesen. In diesem Sinne könnte also eine Selektion für die Existenz der stark dimorphen Typen verantwortlich gemacht werden, aber kaum in dem Sinne einer Steigerung der Rückbildungen, durch Überleben der am meisten verkümmerten Exemplare.

Im Gegensatz zu den oben besprochenen, auf ein Geschlecht beschränkten Reduktionserscheinungen, die nur ausnahmsweise das Männchen betreffen, finden wir aber auch sehr häufige Fälle, in denen das Weibchen den Normaltypus besser bewahrt, während das

Männchen in verschiedenen Richtungen zu Übertreibungen geneigt erscheint. In diese Kategorie von „sekundären“ Geschlechtsdifferenzen möchte ich die meisten Fälle rechnen, in denen die Augen der Männchen besonders vergrößert sind, während die Weibchen auf dem für die Gruppe typischen Zustand verharren. Beispiele finden sich schon bei manchen anisopteren Libellen, bei Hymenopteren (Honigbiene, *Meliturga*, einige Hummeln und andere Bienen), bei Coleopteren (Leuchtkäfer u. a.), bei Eintagsfliegen und besonders bei Zweiflüglern (Bibioniden [Fig. 3], Tabaniden, Syrphiden, Musciden usw.), wo man geradezu von holophthalmen Köpfen spricht. Teleologisch erklärt man diese Erscheinung damit, daß die Männchen gezwungen seien, die Weibchen aufzusuchen und daher bessere Sinnesorgane besitzen müssen; eine Erklärung, die hier ebenso unzulänglich ist, wie bei den Fühlerunterschieden, welche gleichfalls in verschiedenen Reihen auftreten. Sehr bekannt ist, daß bei vielen Bockkäfern die Fühler des Männchens besonders lang werden, daß bei Blatthornkäfern (Lamellicorniern), wie

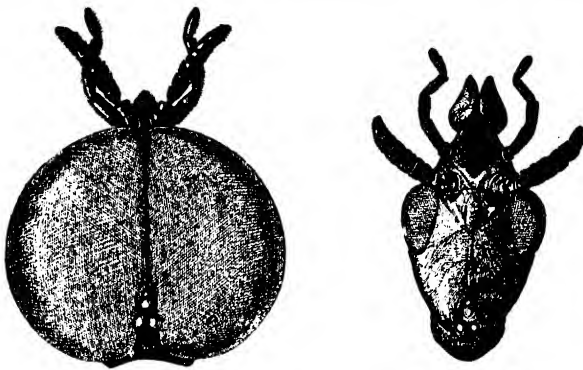


Fig. 3.

Geschlechtsdimorphismus bei einem Dipteron: *Bibio hortulanus* L. Der Kopf des ♂ (links) ist durch die enorme Vergrößerung der Augen gänzlich verändert im Vergleiche zu dem normal gebauten Kopfe des ♀ (rechts).

wir schon an unserem Maikäfer sehen, die blattartigen Erweiterungen der Glieder bei den Männchen viel größer sind und bei Nachtschmetterlingen die Fiederfortsätze viel länger als bei den zugehörigen Weibchen. Ich glaube berechtigt zu sein, diese Unterschiede auf eine exzessive Entwicklung der Organe des Männchens und nicht etwa auf eine Reduktion derselben bei den Weibchen zurückzuführen. Gleiches gilt wohl für die vielen merkwürdigen Gestaltungen, die wir in die Kategorie der atelischen stellen, weil uns ihre spezielle Funktion nicht bekannt ist und die Worte „Schmuck“, „Erkennungszeichen“ u. dgl. zu sehr antropomorphistisch klingen. Ich meine unter derartigen Bildungen z. B. die vielerlei Kopf- oder Thoraxauswüchse, die sich namentlich in der Gruppe der Lamellicornier (Fig. 4) sehr verbreitet finden und bei den Weibchen entweder fehlen oder sehr klein sind (Nashornkäfer, Herkuleskäfer), oder die enorm vergrößerten Mandibeln der Hirschkäfer oder der Netzflüglergattung *Corydalus*, ferner die merkwürdig veränderten Hinterbeine vieler Wanzen aus der Reihe der Pentatomiden (Tessaratominen) oder der Coreiden (siehe Kapitel 13, Fig. 95). Auch die merkwürdigen Auswüchse des Prothorax bei manchen Membraciden sind im männlichen Geschlechte oft stärker ausgeprägt. Bei

gewissen Rüsselkäfern (Brenthiden u. a.) haben die Männchen besonders lange Köpfe (Fig. 4), bei Canthariden wie *Cerocomia* geweihähnliche Fühler. Auch bei Wanzen der Plataspidengruppe finden wir merkwürdige Hörner an den männlichen Köpfen, bei Collembolen eigenartig gekrümmte Fühler usw.

Sehr bemerkenswert sind gewiß auch jene Unterschiede, die mit den Lautapparaten zusammenhängen und sich am deutlichsten bei den Heuschrecken und Cicaden darstellen, wo ja das Zirpvermögen fast nur auf das männliche Geschlecht beschränkt ist und oft starke Abweichungen der Flügel oder auch der Hinterleibsform bedingt. Es

ist noch nicht erwiesen, daß die Insektenmusik wirklich im Dienste der Sexualität steht. Bei anderen, speziell männlichen Auszeichnungen ist dies sicher der Fall, wie bei den Haftscheiben von *Dytiscus* (siehe Kapitel 13, Fig. 93), dem Kopulationsorgan der Hinterleibsbasis (siehe Kapitel 13, Fig. 174) von Libellen u. dgl. m.

Ganz sonderbar und teleologisch wohl kaum zu begreifen sind derartige Geschlechtsunterschiede, wie sie sich z. B. bei den aculeaten Hymenopteren sehr allgemein finden, wo das Weibchen zwölf, das Männchen dreizehn Fühlerglieder besitzt, was sicher im Grade des Riechvermögens kaum einen Ausdruck finden dürfte und auch als Erkennungszeichen ebensowenig in Betracht kommen kann, wie etwa eine etwas verschiedene Krümmung irgendeines Gliedes, eine etwas breitere oder schmalere Stirn, einige Zähne an den Schenkeln oder irgendeine andere weniger auffallende Differenz der Geschlechter.

All diese kleinen Dinge werden meist als ganz nebensächliche Erscheinungen betrachtet, da man sich lieber mit Sachen beschäftigt,

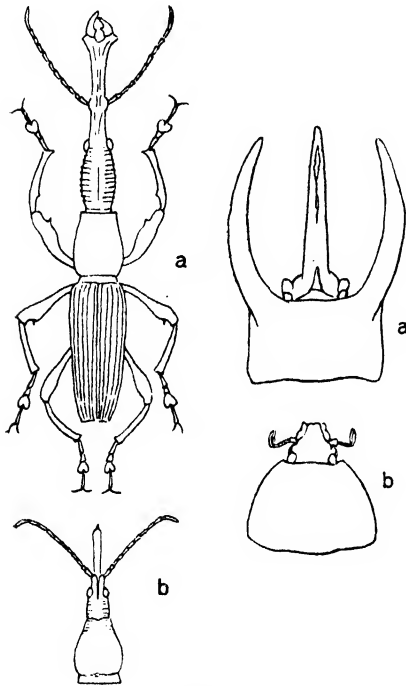


Fig. 4.

Geschlechtsdimorphismus bei Coleopteren. Links: *Eutrachelus Temminckii* Latr. (Brenthidae). a Männchen, b Weibchen. Kopf und Thorax. N. Gr. Rechts: *Chalcosoma atlas* L. (Dynastinae). Kopf und Thorax. a Männchen, b Weibchen, $\frac{2}{3}$ n. Gr.

welche man erklären zu können glaubt — wenn auch zunächst nur teleologisch. In diese letztere Gruppe fallen die verschiedenen merkwürdigen Sammelapparate, die bei honig- und pollensammelnden Bienen offensichtlich „zu diesem Zwecke“ entstanden sind. Der büstenartige behaarte Bauch der Megachiliden ist ebenso ein sekundärer Sexualcharakter, wie die mehr oder minder vollkommenen „Körbchen“ der Beinsammler, die z. B. bei der Honigbiene und bei Hummeln tatsächlich wunderbar kompliziert und vollkommen erscheinen. In diese Kategorie gehören auch die Wachsdrüsen an den Hinterleibern mancher weiblicher Bienen (Bombinen, Meliponinen, Apinen), denn auch sie wirken

im Dienste der Fortpflanzung. Der berühmte Giftstachel der aculeaten Hymenopteren, ein Derivat des alten Legebohrers der Terebrantien, ist ja bekanntlich auch eine der geläufigsten Auszeichnungen des weiblichen Geschlechtes. Da es sich bei diesen Bildungen nicht um ganz Neues handelt, sondern nur um Modifikationen schon früher vorhandener, allerdings anders funktionierender Organe, wird es vielleicht leichter sein zu entscheiden, ob der Unterschied zwischen Männchen und Weibchen auf Reduktion bei ersterem oder auf exzessiver Entwicklung bei letzterem beruht. Es ist zu beachten, daß bei den Männchen manchmal

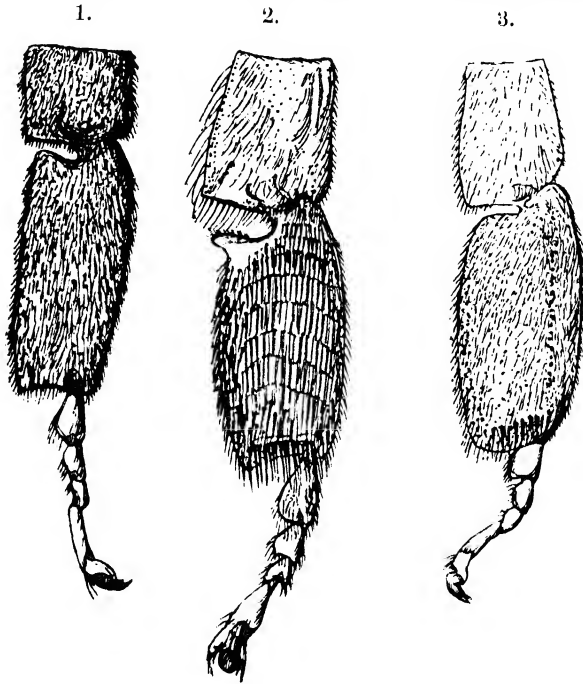


Fig. 5.

Beine der drei Morphen der Honigbiene. 1. Weibchen (Königin), 2. Arbeiterin, 3. Männchen (Drohne). Man beachte die Verschiedenheit des ersten Fußgledes, welches nur bei der Arbeiterin mit Sammelapparaten ausgestattet ist. Vergr. (Nach Zander.)

ganz deutliche Anklänge an die weiblichen Ausbildungen vorhanden sind, etwa eine stärker als normale Behaarung des Bauches, eine Vergrößerung des ersten Tarsengliedes oder selbst eine Abflachung der Hinterschienen. Bei „parasitisch“ gewordenen Bienen, also z. B. bei *Nomada*, *Stelis*, *Melecta*, *Psithyrus* u. dgl., erfolgt wieder eine Angleichung beider Geschlechter, ein Verhältnis, wie wir es auch noch bei den primitivsten Sammelbienen (z. B. *Prosopis*, *Colletes* u. dgl.) finden. Der sekundäre Sexualcharakter scheint also auch hier in einer exzessiven Entwicklung bei den Weibchen zu liegen. Wodurch diese bedingt oder ausgelöst wurde, ist eine andere Frage, die wir später noch streifen werden.

Ich brauche wohl nicht besonders zu betonen, daß auch in den verschiedenen Ausgestaltungen des Integumentes, die wir als Skulptur oder als Behaarung, Beborstung oder Toment bezeichnen, gar mancher Geschlechtsunterschied auftritt, nicht minder auf dem unerschöpflichen Gebiete der Farben und Zeichnungen, insbesondere jener der Flügel-

flächen. Wir haben dafür ja einige recht auffallende Beispiele in unserer heimischen Fauna: Aurorafalter, Citronenfalter. In beiden Fällen ist das Männchen greller, auffallender gefärbt. Bei anderen ist der Farbenton des Männchens ein dunklerer als jener des Weibchens, wie z. B. bei unserem Schwammspinner und vielen seiner Verwandten. Auch der Kohlweißling hat im weiblichen Geschlechte mehr dunkles Pigment als im männlichen u. dgl. m. Ganz besonders auffallend sind jedoch die Farbunterschiede bei vielen der bunten tropischen Tagfalter, z. B. bei *Troides*-(*Ornithoptera*)-Arten u. a. Man vergleiche hier das Kapitel über Farben von Prochnow in Band II.

Die weniger auffallenden Färbungsunterschiede zwischen ♂ und ♀ einer Art werden in der Regel nur in der deskriptiven Entomologie beachtet, doch ist es jedem Systematiker hinlänglich bekannt, daß völlige Farbgleichheit fast nur bei ganz einfärbigen Arten vorkommt, während bei den allermeisten „gezeichneten“ oder bunten Arten Geschlechtsunterschiede vorkommen, die allerdings oft so unscheinbar sind, daß sie sexualselektionistisch nicht in Frage kommen und eine teleologische Erklärung ausschließen. Sie werden daher meist ignoriert und als uninteressant betrachtet. Es wird wohl nicht immer leicht zu entscheiden sein, welche von den beiden Morphen in all diesen Fällen die ursprünglichere ist.

Durch die Erforschung der Geschlechtszellen und ihres Chromosomenbestandes sowie der intimen Vorgänge bei der Befruchtung ist wohl ein großer Schritt zur Erkenntnis der Ursachen geschlechtlicher Differenzierung gemacht worden. So lange wir aber nicht wissen, auf welche Faktoren die Unterschiede der Chromosomenzahl und -Beschaffenheit zurückzuführen sind, können wir uns kein abschließendes Urteil über die Geschlechtsbestimmung erlauben, noch weniger über die Ursachen der oft so weitgehenden sexualen Divergenz.

Ausgehend von der den Imkern seit langer Zeit bekannten und bereits im Altertum beobachteten Drohnenbrütigkeit der Honigbiene, die stets eintrat, wenn die Königin nicht mehr imstande war, befruchtete Eier zu legen, hat sich eine lawinenartig anschwellende Literatur über dieses Thema ergossen, die natürlich auch auf andere Zweige der Zoologie übergriff. Sie war nicht fruchtlos, denn wir wissen heute wenigstens das eine sicher, daß sich die einzelnen Insektengruppen in bezug auf die Geschlechtsverhältnisse recht verschieden verhalten. Schon das Zahlenverhältnis zwischen ♂ und ♀ ist sehr großen Schwankungen unterworfen und wechselt auch bei einer Art nach Zeit und Gegend. Normal dürfte die Zahl der ♂ und ♀ annähernd gleich sein, was darauf deutet, daß sie sich nach dem Gesetze der Wahrscheinlichkeit bzw. des Zufalls bewegt. Wir kennen aber sehr viele Insekten, bei denen ein Geschlecht weitaus überwiegt, während das andere oft außerordentlich selten wird und vielleicht sogar ganz ausfällt. Ein bekanntes Beispiel dafür ist die Rosengallwespe *Rhodites rosae* L., bei welcher nur ganz vereinzelt einmal ein Männchen auftaucht. Von manchen anderen Cynipiden kennt man überhaupt das männliche Geschlecht noch nicht. Auch unter den Orthopteroiden gibt es zahlreiche Arten, bei denen die Männchen sehr selten auftreten, z. B. die *Saga serrata* Fab. (Locustodea), oder viele Phasmiden, z. B. der südeuropäische *Bacillus Rossii* Fab. Diese Formen sterben aber keineswegs aus, denn sie können sich parthenogenetisch fortpflanzen, d. h. es kommt auch zur Entwicklung unbefruchteter Eier, aus denen, im Gegensatze zur europäischen Honigbiene,

nicht nur Männchen, sondern wieder ausschließlich oder vorwiegend Weibchen werden; gleiches gilt für verschiedene Lepidopteren, z. B. Psychiden, für Coleopteren, Cocciden (*Icerya*), usw. Die parthenogenetische Fortpflanzung ist daher bei Insekten eine recht häufige Erscheinung. Ich verweise diesbezüglich auf die eingehenden Erörterungen der Frage in Kapitel 11 dieses Handbuches und beschränke mich darauf, anzuführen, bei welchen Gruppen aus unbefruchteten Eiern nur Männchen hervorgehen (Arrenotokie), bei welchen nur oder vorwiegend Weibchen (Thelytokie) und bei welchen beide Geschlechter (Amphitokie).

Der erste Fall gilt, trotz der zahlreichen Einwände vieler Autoren, für die normale Honigbiene, für Wespen, Ameisen, Ichneumoniden, manche Cynipiden, dann für die Aleurodide *Trialeurodes vaporariorum* Westw. (Homoptera), für die Coccide *Icerya purchasi* Mask. in Kalifornien (wo neben den sehr häufigen Hermaphroditen auch reine Männchen auftreten, während die englische Rasse der Art fast nur aus Weibchen besteht). Zu gewissen Zeiten gehen aus unbefruchteten Eiern von Blattläusen auch Männchen hervor.

Der zweite Fall (daß aus parthenogenetischen Eiern Weibchen hervorgehen) findet sich auch bei Hymenopteren, und zwar bei Ameisen, bei der Cap-Rasse der Honigbiene, bei Tenthrediniden (*Nematus*, *Poecilosoma*), dann bei der erwähnten Gallwespe *Rhodites rosae* L., bei den Phasmiden (*Carausius morosus* Br., *Bacillus Rossii* Fab.). Ausschließlich Weibchen liefern die unbefruchteten Eier der Psychide *Solenobia triquetrella* F. R. und wahrscheinlich auch der anderen Lepidopteren. Merkwürdig ist, daß sich die Psychide *Solenobia pineti* Z. „an einigen eng begrenzten Fundorten“ rein parthenogenetisch (thelytok) fortpflanzt. Auch viele Blattläuse pflanzen sich durch Generationen nur parthenogenetisch (thelytok) fort. Hervorheben möchte ich auch noch, daß die thelytok-parthenogenetische Frühjahrsgeneration (siehe weiter unten) von *Neuroterus lenticularis* Ol. = *Spathogaster baccarum* L. (Cynipidae) im Sommer eine Geschlechtsgeneration zeugt, deren Eier, wenn sie unbefruchtet bleiben, nur Männchen liefern. Eigenartige Verhältnisse liegen bei *Halictus*-Arten vor, deren Frühjahrsgeneration nur aus ♀ besteht, welche sich parthenogenetisch fortpflanzen, aber ♂ und ♀ zeugen.

Die Parthenogenese kann bei einer Art eine nur zufällige oder eine regelmäßig eintretende Erscheinung sein. Sie ist oft bei den Rassen einer Art verschieden und scheint bei manchen Arten vorwiegend den nördlicheren Rassen eigen zu sein. Es wird daher auch das Zahlenverhältnis zwischen ♂ und ♀ in verschiedenen Gegenden verschieden, aber man kann trotzdem noch nicht ohne weiteres von einer direkten Wirkung äußerer Faktoren sprechen, wenn auch die Möglichkeit einer solchen als geschlechtsbestimmend nicht ganz zu leugnen ist.

Auf keinen Fall aber scheinen mir die Ansichten Dickels (1914) annehmbar, nach denen die Bestimmung des Geschlechtes bei der Biene und anderen sozialen Insekten durch ein der Nahrung beigegebenes Sekret der Muttertiere bestimmt werden soll — so überzeugend die Sache auch dargestellt wird.

Sollten wir einmal auch vollkommenen Einblick in die letzten Ursachen der Trennung der Arten in die zwei Geschlechtsmorphen gewinnen, so bleibt noch immer eine Reihe von ungelösten Problemen übrig, welche die oft so weitgehende Divergenz dieser Morphen betreffen. Die prächtigen Vererbungsexperimente an *Drosophila* zeigen uns die

geschlechtlich begrenzte Vererbung bestimmter Charaktere, erklären uns aber, glaube ich, bisher weder deren erste Entstehung, noch deren oft geradezu phantastische Steigerung, die ja nicht als plötzlich entstanden denkbar ist und daher immer wieder auf eine Selektion hinweist, für die jedoch meist kein Beweis zu erbringen ist, da die Zweckmäßigkeit mancher oder sogar vieler von den sekundären Sexualcharakteren mit Recht bezweifelt werden kann. Wir werden also wieder auf das Walten orthogenetischer Prozesse hingewiesen.

Die Art zerfällt aber nicht nur in die zwei besprochenen Morphen, die man als Geschlechter bezeichnet, sondern, ganz unabhängig von den überall mitlaufenden individuellen Abänderungen, die man als Fluktuationen oder Variationen kennt, und auch unabhängig von den als Rassen oder Subspecies u. dgl. angeführten Gliederungen, in verschiedenen Verwandtschaftsreihen in zwei oder mehrere typisch verschiedene Erscheinungsformen oder Morphen, welche gleichzeitig in einer Generation leben. Solche Morphen sind entweder auf ein Geschlecht beschränkt oder kommen auch in beiden vor. Man kann sie in zwei Kategorien verteilen, die, anscheinend wenigstens, ihrem Wesen nach sehr verschiedene sind.

Die eine dieser Kategorien, und zwar die weitaus auffallendere und bekanntere, sind die sogenannten Kasten bei den sozialen Insekten. Sie wurden schon in dem Abschnitte: Ökologie des zweiten Bandes besprochen, so daß wir uns hier kurz fassen können. Diese Kasten der Arbeiter und Krieger oder Soldaten zeichnen sich alle gegenüber den normalen Geschlechtstieren durch eine mehr oder minder weitgehende Reduktion der Geschlechtsorgane aus, so daß entweder gar keine oder höchstens ausnahmsweise eine beschränkte, vermutlich fast immer parthenogenetische Fortpflanzung stattfindet. Diese geschlechtlich degenerierten Arbeiter und Krieger oder Soldaten unterscheiden sich aber auch sonst durch verschiedene Merkmale, und dies oft in sehr bedeutendem Maße, von den Normaltieren, was sehr bemerkenswert ist, da sie sich ja normalerweise nicht fortpflanzen und ihre Charaktere daher nicht selbst vererben können, sondern nur mit Hilfe von Individuen, welche gerade diese Charaktere nicht zeigen. Das deutet wohl darauf hin, daß die Arbeiter und Soldaten aus normalen Eiern kommen, aus welchen eben unter gewissen Umständen normale Geschlechtstiere, unter anderen jedoch die geschlechtlich reduzierten Formen hervorgehen. Damit stimmt überein, daß bei der Hausbiene aus denselben befruchteten Eiern durch qualitativ und quantitativ (?) verschiedenes Futter und verschiedene Raumverhältnisse der Zellen willkürlich Königinnen (♀) oder Arbeiterinnen (♂) erzogen werden können. Es wären also die sexuell verkümmerten Individuen, die bei Vespiden und Apiden nur weiblichen Geschlechtes sind und stets ihre Flügel behalten, eigentlich sozusagen Ernährungsmorphen. Sie sind immer etwas, oft sogar beträchtlich kleiner als die normalen Weibchen von Vespiden, und auch bei *Bombus* trifft man sogar zeitweise Übergangsformen, die den normalen Weibchen ähnlicher sind und auch Eier legen können, die sog. kleinen Weibchen. Bei nordischen Hummeln scheinen echte ♂ zu fehlen. Bei der Hausbiene sind die morphologischen Divergenzen zwischen Königin und Arbeiterin bedeutender, da bei ersterer der sicher als Gen vorhandene Sammelapparat der Beine nicht zu jener vollen Entwick-

lung gelangt, die er bei den Arbeitern erreicht (Fig. 5). Infolgedessen ist die Bienenmutter auch im Gegensatz zur Hummelmutter nicht imstande, allein eine Kolonie zu gründen. Anscheinend ist diese mangelhafte Ausbildung der Beinapparate auch wieder ein Resultat bestimmter Fütterung.

Weniger klar sind die Verhältnisse bei den Ameisen, deren geschlechtlich reduzierte Kasten gleichfalls durchwegs weibliche Anlagen zeigen und, wie bei Bienen und Wespen, auch nicht begattungsfähig werden. Sie unterscheiden sich morphologisch von den normalen

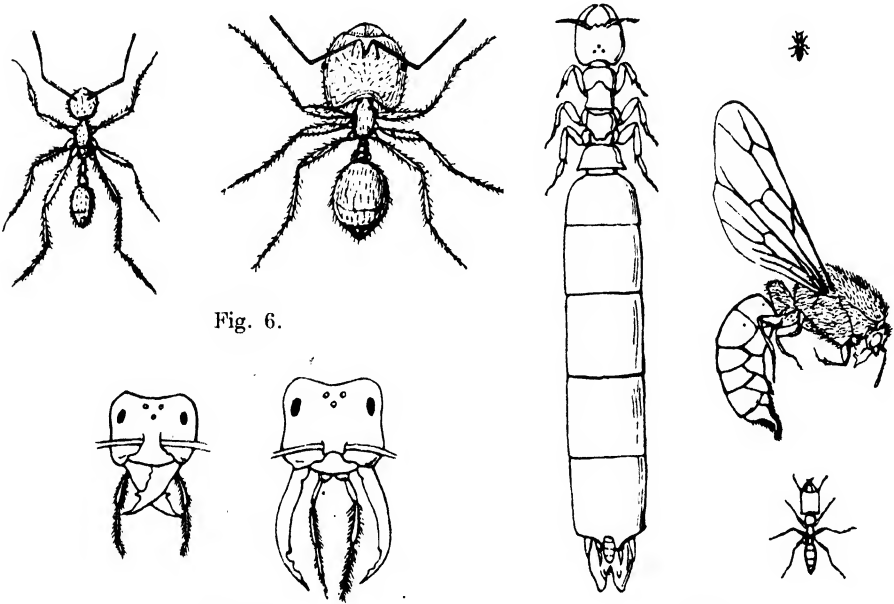


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 6.

Arbeiter und Soldat der Ameise *Pheidole pallidula* Nyl. Vergr. (Aus Escherich.)

Fig. 7.

Verschiedene Morphen der Ameise *Dorylus helvolus* L. Vergr. (Nach Emery.) Links das große flügellose Weibchen, rechts ein geflügeltes Männchen, über demselben ein kleiner, unten ein großer Arbeiter.

Fig. 8.

Kopf des Arbeiters (links) und des Soldaten (rechts) der Ameise *Myrmecocystus bombycinus* Rog. Vergr. (Nach Escherich.)

Weibchen in erster Linie durch den völligen Mangel der Flügel, anderen Thoraxbau, mächtiger entwickeltes Gehirn und andres mehr. Fast in jedem Ameisenstaat finden sich unter den Arbeiterinnen recht verschieden große Exemplare, und die ersten in einer neu gegründeten Kolonie sind meist ausgesprochene zwerghafte Hungerformen. Man kann also wahrscheinlich die normale Variation eines Arbeitervolkes, die ja außer in der Größe auch in etwas verschiedener Kopfform u. dgl. zum Ausdruck kommt, doch vermutlich in die Gruppe der Ernährungsvariationen stellen, wenn sie sich auch in späteren Stadien des Staates wiederholt (Fig. 7). Nicht so verhalten sich aber jene Ameisenvölker, bei denen unter den nicht geschlechts-

fähigen flügellosen Individuen zwei oder auch mehrere mehr oder weniger scharf geschiedene Kasten zu unterscheiden sind, die man als Krieger oder Soldaten zu bezeichnen pflegt (Fig. 6, 8). Sie unterscheiden sich von den normalen Arbeitern insbesondere durch mächtigere Köpfe mit besonders ausgebildeten Mandibeln, welche meist die normale Arbeit nicht mehr gestatten. Es gibt wohl bei manchen Arten Übergangsformen zwischen Arbeiter und Soldat, aber oft sind beide Typen scharf geschieden. Man muß also zur Erklärung wohl andere Faktoren heranziehen, als oben bei Bienen und Wespen, denn daß verschiedenes Futter allein solche Differenzen erzeugen könnte, erscheint mir wenig wahrscheinlich. In den Stammeltern eines solchen Volkes müssen also wohl verschiedene extreme Gene stecken, die bei den Nachkommen realisiert werden, denn an eine jedesmalige Eliminierung der unerwünschten Mittelformen durch die Ameisen selbst ist nicht zu denken. In dem Abschnitte Ökologie erörtere ich eine Erklärungsmöglichkeit für die

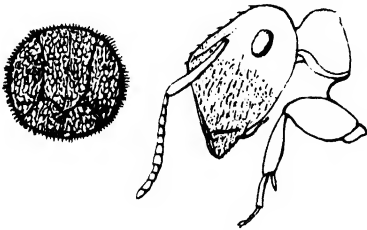


Fig. 9.

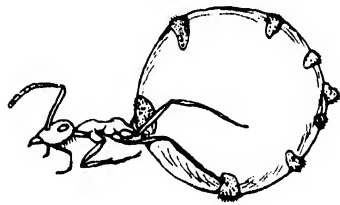


Fig. 10.

Fig. 9.

Eine Form des Soldaten, sogenannter „Torwart“, der Ameise *Colobopsis etiolata* Wheeler. Vergr. (Nach Wheeler.) Rechts der Kopf des Tieres von der Seite. Links die vordere Fläche des Kopfes, welche den kreisrunden Eingang des Nestes verschließt.

Fig. 10.

Als Honigbehälter dienender Arbeiter der Ameise *Myrmecocystus hortideorum* M. C. Vergr. (Nach Wheeler.)

starke Divergenz der Kasten durch Annahme von scoliidenähnlichen, nicht sozialen Stammformen mit dimorphen Weibchen. Vielleicht hatten schon solche Weibchen mehr als zwei Morphen; kommen doch noch heute bei manchen Ameisenarten dimorphe ♀ und ♂ vor, auch flügellose ♀ und Zwischenformen zwischen ♀ und ♂. Es kommen übrigens bei manchen Ameisen außer den normalen Soldaten oder Arbeitern auch ganz spezielle und sehr merkwürdige Morphen vor, wie z. B. der berühmte „Torwart“ bei *Colobopsis*-Arten (Fig. 9) oder die „Honigkrüge“ bei *Myrmecocystus mexicanus* Wasm. (Fig. 10). Letztere sind anscheinend von den Ameisen selbst ausgewählte Individuen. Außerdem gibt es noch abnormerweise Mittelformen zwischen Arbeiter und Königin im Stocke und Königinnen, die noch Flügel besitzen neben solchen, welche die Flügel bereits abgeworfen haben. Endlich werden auch durch Parasiten (*Mermis* oder Käfer) veränderte Individuen in verschiedener Zahl gefunden, so daß man von einem Polymorphismus im besten Sinne sprechen kann, der von jenem ganz verschieden ist, den wir bei vielen nicht sozialen Insekten finden und in das Kapitel Variation verweisen müssen.

Trotz mancher Übereinstimmung liegen bei den Termiten (Fig. 11) doch wieder andere Verhältnisse vor wie bei den Ameisen. Als heterometa-

bole Insekten haben die Termiten aktive, imaginiforme Larven, die sich bereits an den Arbeiten im Staate beteiligen können. Die ganz jungen Larven sind einander alle sehr ähnlich, und erst später tritt eine Differenzierung ein, indem die einen Exemplare Flügelstummel bekommen und größere Augen, während bei der Mehrzahl keine Spur von Flügeln auftritt und die Augen sich nicht entwickeln. Sowohl

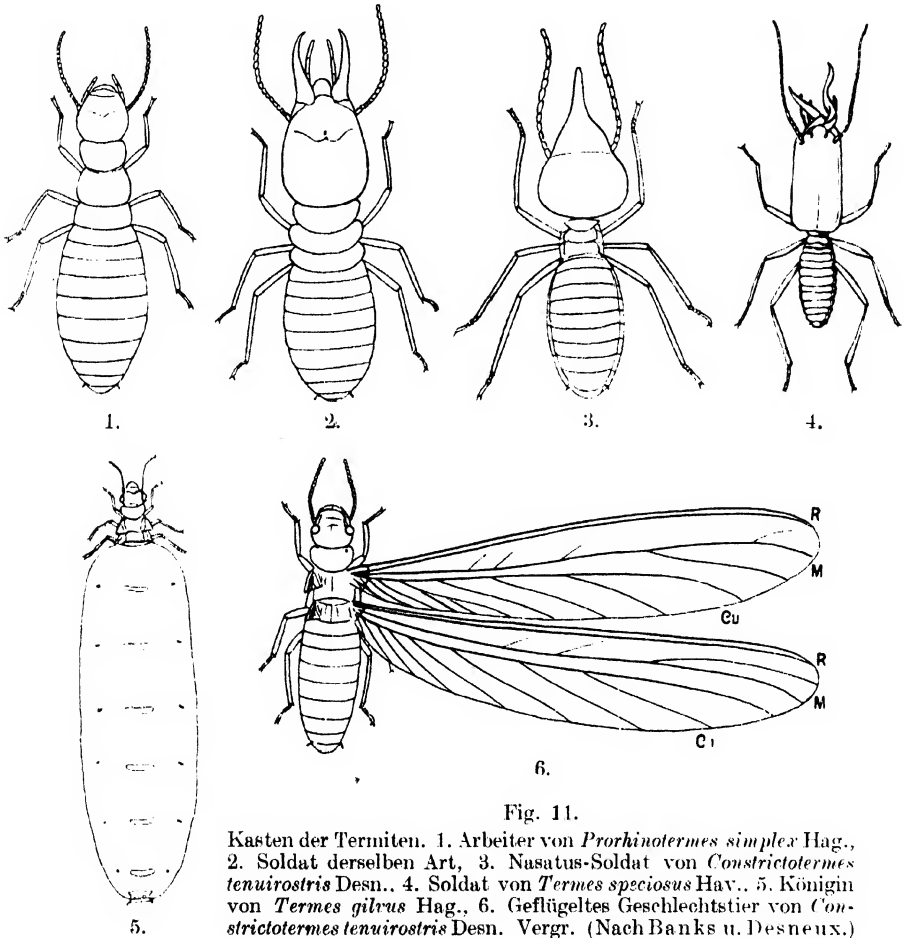


Fig. 11.

Kasten der Termiten. 1. Arbeiter von *Protrichotermes simplex* Hag., 2. Soldat derselben Art, 3. Nasatus-Soldat von *Constrictotermes tenuirostris* Desn., 4. Soldat von *Termes speciosus* Hav., 5. Königin von *Termes gilvus* Hag., 6. Geflügeltes Geschlechtstier von *Constrictotermes tenuirostris* Desn. Vergr. (Nach Banks u. Desneux.)

unter den mit Flügelstummeln versehenen Individuen, aus denen die Geschlechtsmorphen hervorgehen, als unter den völlig flügellosen, welche zu den nicht fortpflanzungsfähigen Kasten führen, finden sich männliche und weibliche Individuen; nicht, wie bei den Hymenopteren, nur weibliche. Die sexuell unvollkommen bleibenden Individuen bekommen nie Flügel. Sie zerfallen in zwei Gruppen, in die kleinköpfigen mit normalen Mandibeln versehenen Arbeiter und in die großköpfigen Soldaten oder Krieger, bei denen, wie bei den analogen Kasten der Ameisen, die Mandibeln ganz merkwürdige Formen annehmen. Bei *Eutermes*-Arten finden sich Soldaten mit einem retortenartig gebauten Kopf, dessen Fortsatz nach vorne gerichtet ist und angeb-

lich Giftdrüsen enthält, so daß er als Waffe dienen kann: die sogenannten „Nasuti“. Neben den völlig flügellosen Kasten, welche in großen Mengen vorhanden sind, und neben den Larvenformen finden wir in einem normalen Termitenbau auch noch das geschlechtsreif gewordene, fortwährend zeugende Elternpaar, König und Königin, eingemauert und der Flügel beraubt, außerdem zu gewissen Zeiten große Mengen junger geschlechtsreifer Männchen und Weibchen, die, mit Flügeln versehen, der Schwarmzeit harren. Manchmal sind auch sog. Ersatzkönige und -königinnen vorhanden, die als fortpflanzungsfähig gewordene, mit Flügelscheiden versehene oder auch ganz flügellose Larvenformen zu betrachten sind, sog. „neotenische Individuen“.

Der bekannteste Erklärungsversuch für die Kastenbildung bei den Termiten stammt von Grassi und Sandias (1893), welche alles auf verschiedene Fütterung und Darmparasiten zurückführen wollen. Diese Parasiten, die Trichonymphen, sind bei allen Exemplaren, welche Holz, Erde oder Termitenexkremente fressen, in großen Mengen im Darm vorhanden, der dadurch anschwillt und auf die Anlagen der Geschlechtsorgane drückt, die infolgedessen in der Entwicklung gehemmt werden. Das Unterbleiben der Flügelbildung sei eine Folge dieser Kastration. Werden aber die Jungen ausschließlich mit Speichel oder Sekreten gefüttert, so entwickeln sie sich normal, bekommen reife Geschlechtsorgane und Flügel. Es hänge also eigentlich von dem Willen der Termiten ab, ob ein Individuum zu der einen oder anderen Form werden soll. Neuerdings wird diese Theorie wohl angezweifelt (Bugnion [1903], Thompson [1917], Snyder [1914], Jucci [1920]), doch erscheint sie mir nicht widerlegt, wenn auch durch sie keineswegs alle Phänomene restlos erklärt werden können. Für die Differenzierung der zeugungsunfähigen Kasten in klein- und großköpfige fehlt uns hier ebenso die Erklärung wie bei den Ameisen. Denn eine willkürliche Eliminierung aller Zwischenformen wäre wohl schwer zu verstehen, ebenso eine Einwirkung von Drüsensekreten. Wenn auch im Termitenvolke stets fleißig geleckt wird, ist doch kaum anzunehmen, daß ein Unterschied zwischen arbeiterzeugenden und soldatenzeugenden Drüsensekreten besteht und daß die Sekrete nur fallweise verwendet werden.

Die Sache ist also noch nicht geklärt und wird vielleicht erst verständlich werden, wenn wir einmal über die weiter unten zu besprechenden, bei nichtsozialen Insekten auftretenden, mehr oder weniger scharf geschiedenen Morphen uns ein zureichendes Urteil werden bilden können.

Viel weniger beachtet als die bisher besprochenen Kategorien von Morphen sind jene gleichfalls innerhalb einer Generation zu findenden, welche teils auf ein Geschlecht beschränkt, teils in beiden Geschlechtern auftreten und gewöhnlich kurz als „**Formen**“ bezeichnet werden, weil man ja doch sieht, daß es sich in ihnen weder um gewöhnliche Variationen noch um Subspezies oder Rassen handelt, denn sie sind nicht geographisch von der Hauptform geschieden und unterscheiden sich von den gewöhnlichen Varianten dadurch ganz auffallend, daß nicht der Mittelwert am häufigsten ist und die Individuenzahl gegen beide Extreme abnimmt, sondern daß gerade die Mittelwerte sehr selten sind oder auch ganz fehlen, während die beiden Extreme in größerer, wenn auch oft in sehr verschiedener Zahl erscheinen.

Wohl zu den häufigsten von diesen Dimorphismen gehören die

innerhalb einer Art und Generation auftretenden brachy- bzw. makropteren Formen. Sie kommen meist bunt gemischt vor und leben ganz gleich. Sehr häufig sind diese Fälle besonders in den Ordnungen der Heteropteren und der Homopteren, und ich beschränke mich auf die Anführung einiger Beispiele, weil ja das Wesen der Sache immer das gleiche ist. Bei der bekannten, überall so häufigen „Feuerwanze“ *Pyrrhocoris apterus* L. finden sich bei uns vorwiegend Exemplare, deren Vorderflügel verkürzt und deren Hinterflügel stark reduziert sind, so daß sich die Tiere nur mit Hilfe der Beine verbreiten können. Ab und zu findet man aber mitten in den Scharen, die sicher

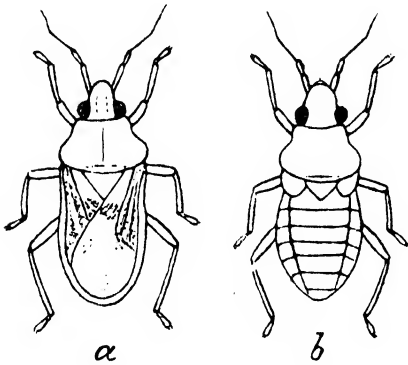


Fig. 12.

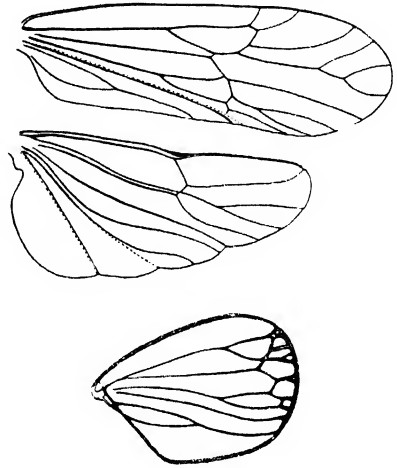


Fig. 13.

Fig. 12.

Makroptere und brachyptere Form bei Wanzen der Gattung *Hebrus*. Vergr. (Nach Jensen-Haarup.) a makropter, b brachypter.

Fig. 13.

Flügel der makropteren und der brachypteren Form von *Dicranotropis hamata* Boh. (Delphacinae-Homoptera.) Vergr. (Nach Handlirsch.)

von gleicher Sippe sind, einzelne Exemplare, deren Flügel voll ausgebildet und funktionsfähig sind, anscheinend aber kaum benützt werden. Die Normalform scheint also hier im Aussterben begriffen zu sein. Bei anderen Arten, wie z. B. bei manchen Capsiden und Nabiden, finden sich kurz- und langflügelige etwa in gleicher Anzahl, und bei manchen Delphacinen fand ich die langflügeligen noch in größerer Zahl. Die Erscheinung ist unter den Schnabelkerfen ungemein verbreitet, ich fand sie in den Familien der Lygaeiden, Pyrrhocoriden, Reduviiden, Nabiden, Anthocoriden, Capsiden, Aradiden, Tingitiden, Gerriden, Veliiden, Hebriden (Fig. 12), Aphelochiriden, dann bei verschiedenen Homopteren, besonders aus der Familie der Fulgoriden (Delphacinen) (Fig. 13) und Jassiden.

Brachyptere Formen finden sich neben makropteren auch bei anderen Insekten, z. B. bei Psociden ♀ (*Kolbia*, *Graphopsocus*, *Caecilius*), bei Lepidopteren (*Acentropus* ♀) und verschiedenen anderen Insekten.

Die Bildung zweier extremer Formen bei Reduktion der Mittelformen erstreckt sich jedoch nicht nur auf die Flügel, sondern manchmal

auf andere Organe. So gibt es unter den Lucaniden (Fig. 14) oder Hirschkäfern verschiedene Arten, bei welchen die männlichen Exemplare sich in solche mit sehr großen und mit auffallend kleinen Mandibeln scheiden, während intermediäre Typen relativ spärlich zu finden sind. Bei manchen Arten gibt es sogar drei- oder vierlei scharf geschiedene Morphen, die alle gemischt vorkommen, also keine Lokalrassen sind.

Sehr auffallend ist der Dimorphismus der Weibchen bei manchen Dytisciden, der sich in der Skulptur der Flügeldecken ausdrückt, welche bei den einen Individuen fast ganz glatt, bei den anderen mit einer Serie auffallender Längsrippen versehen sind. Auch bei allerlei anderen Coleopteren kommen solche auffallend verschiedenen Formen vor, teils bei Männchen, wie z.B. Pselaphiden (*Brachygluta haematica* Reich.), teils auch bei Weibchen.

Ein neuseeländischer Staphylinide (*Pachycorinus dimorphus* Fauv.)

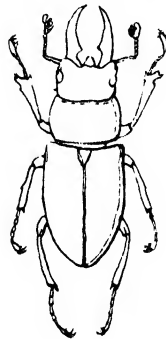
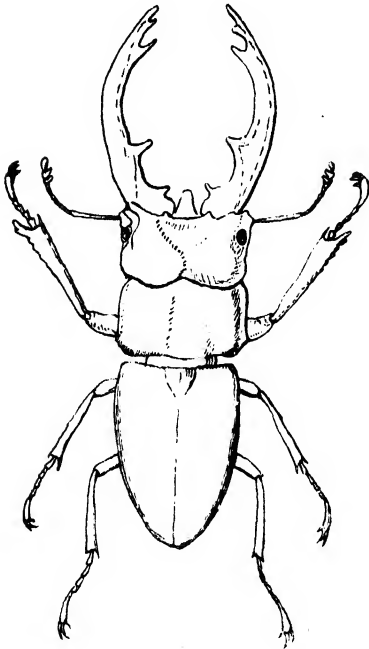


Fig. 14.

Zwei verschiedene Morphen des Männchens einer Hirschkäferart *Metopodontus Umhangii* Fairm. Links die große Form mit mächtigen Kiefern, rechts die kleine Form, deren Kiefer fast jenen der ♀ gleichen. Nat. Gr. (Schematisch nach Berlese.)

bildet nach Peyerimhoff zwei ganz verschiedene Formen, eine mit zahlreichen Facetten der Augen, die andere mit reduzierten. Bei der Staphylinide *Bledius taurus* Germ. wurden zwei Formen der Männchen beobachtet, eine mit großem thorakalen und kleinem cephalen Horn, die andere umgekehrt. Bei der Cleride *Elateroidea dermestoides* L. finden sich nach Berleses Angabe drei verschiedene Männchenformen, u. dgl. mehr.

In anderen Insektenordnungen finden sich sicher auch vielerlei Beispiele, doch sind sie meist noch nicht registriert. Um nur einige zu bringen, verweise ich auf die von Berlese angeführte Blastophagide *Pleistodontes imperialis* Frog., bei welchem kleinen Wespchen Männchen mit normalen Mittelbeinen neben solchen mit stark reduzierten vorkommen sollen, dann auf die bekannten *Calopteryx*-Arten (Odonata), auf gewisse Ohrwürmer, deren Zangen im männlichen Geschlechte sich analog verhalten, wie die erwähnten Mandibeln der Lucaniden.

Begreiflicherweise liefert die Gruppe der Lepidopteren eine stattliche Reihe von Beispielen für solche Di- oder Polymorphismen,

die meist auf ein Geschlecht beschränkt sind. So nehmen bei manchen *Lycaenen* (Bläulingen) die blauen ♂ manchmal die braune Farbe der ♀ an oder auch umgekehrt. Höchst auffallend sind die an gleichem Orte fliegenden und sogar aus einer Brut zu züchtenden Morphen gewisser

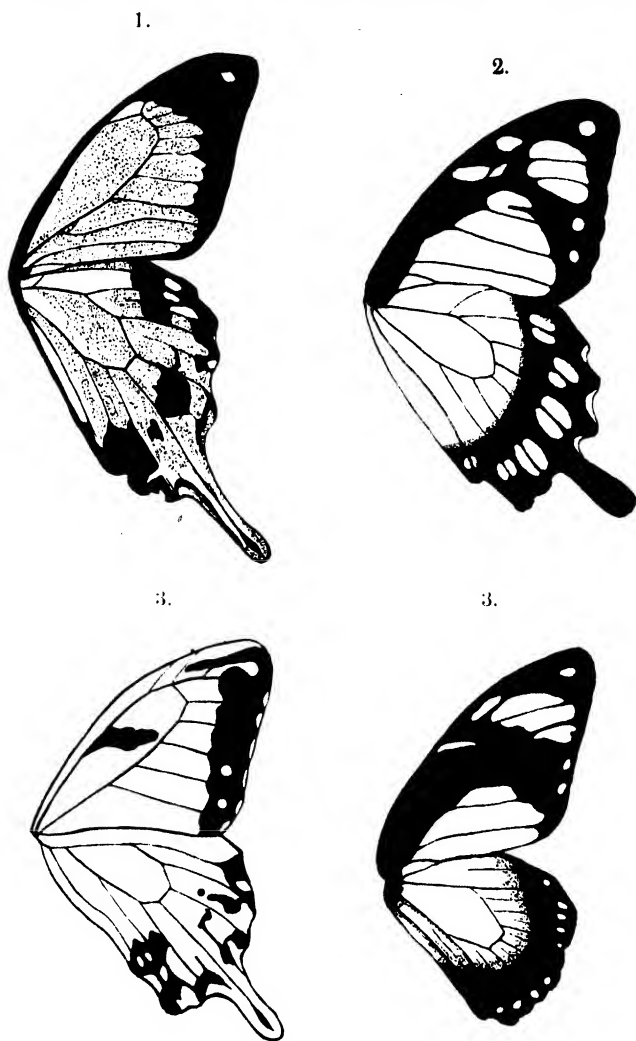


Fig. 15.

Verschiedene Morphen des *Papilio dardanus* Browne (= *merope* Cr.). $\frac{3}{4}$ nat. Gr. (Aus Berlese.) Oben links das Männchen, rechts die var. *niarioides* Kleist ♀, unten links das ♀ der var. *antinorii* Oberth., rechts das ♀ der var. *hiemsi* Suff.

großer tropischer Tagsschmetterlinge: *Papilio memnon* L. bildet eine „ungeschwänzte“ Form des ♀, *agenor* L., und eine „geschwänzte“ *achates* Cr. *Papilio dardanus* Brown (= *merope* Cr.) (Fig. 15) bildet eine große Zahl verschiedener Weibchen, die wohl zum Teil nur in gewissen Gegenden vorkommen, zum Teil aber auch gemengt anzutreffen sind. Diese Formen gehören nicht etwa, wie die später zu besprechenden, verschiedenen Generationen an, sondern erscheinen, wie erwähnt, sogar in einer Brut. Man könnte hier noch zahlreiche ähnliche Fälle anführen.

Die interessantesten Morphismen sind aber zweifelsohne diejenigen, bei welchen die verschiedenen Morphen nicht in

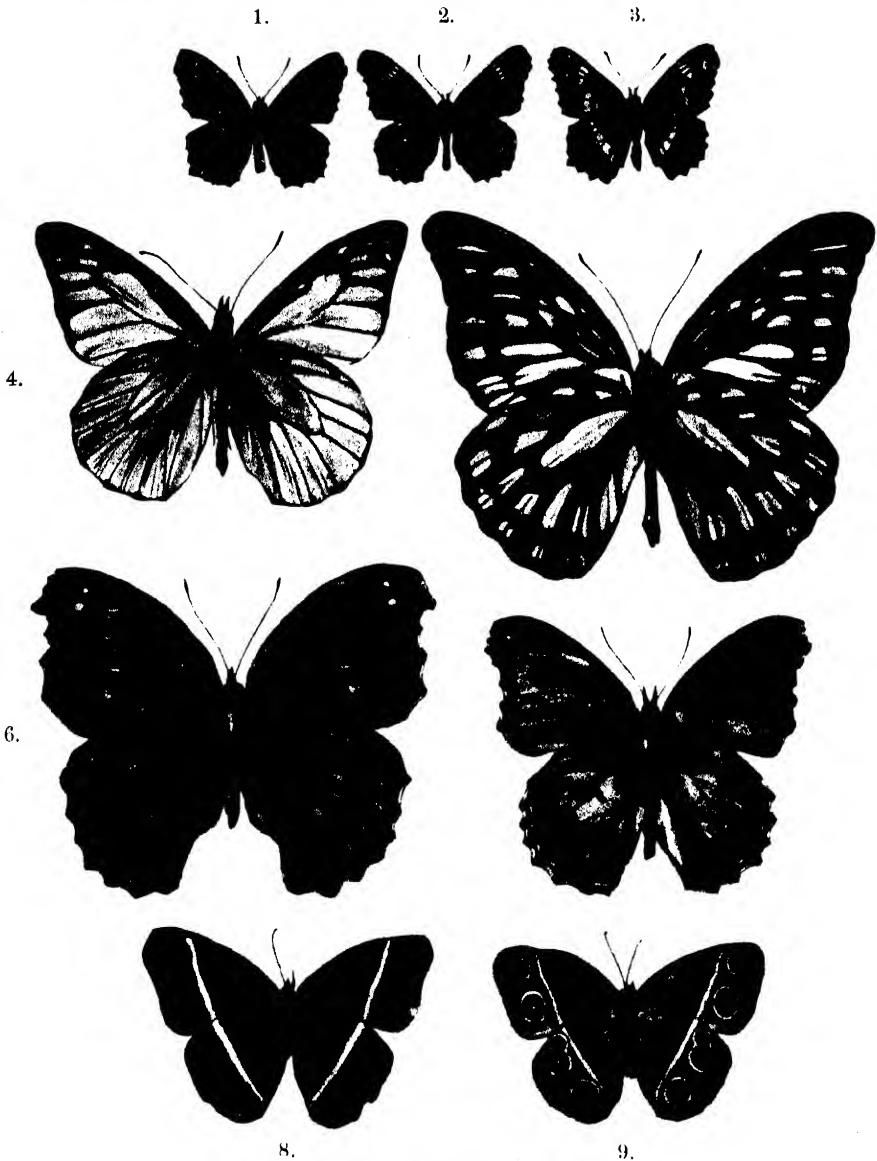


Fig. 16.

Saison-Dimorphismen von Lepidopteren. Nach Doflein u. Biedermann aus Prochnow. 1. *Araschnia levana* L. 2. *A. levana* aberr. *porima* Ochs. 3. *A. levana* generatio aestiva *prorsa* L. 4. 5. Trocken- u. Regenzeitform von *Prioneris thestylis* Dbl. 6. 7. Regen- und Trockenheitsform von *Precis natalensis* Stgr., 8. 9. Trocken- und Regenzeitform von *Mycalesis hesione* Cr.

einer Generation sich finden, sondern voneinander gezeugt werden, also aufeinander folgen. Ein sehr bekannter, in allen Lehrbüchern angeführter Fall dieser Art, welcher der heimischen Fauna

angehört, ist *Vanessa (Araschnia) prorsa* L. und *levana* L., die Sommer- bzw. Frühjahrsgeneration einer Art, die sich voneinander sehr auffallend in der ganzen Färbung unterscheiden (Fig. 16). Zuchtversuche haben ergeben, daß es sich hier tatsächlich um die Einwirkung niederer oder höherer Temperaturen während der Larvenentwicklung handelt. Ähnliches kommt bei verschiedenen anderen Lepidopteren unserer Fauna auch vor, z. B. bei *Pieris napi* L. — *napeae* Esp., *Selenia bilunaria* Esp. — *juliaria* Hav., *Pieris bellidice* O. — *daphidice* L., *Papilio podalirius* L. — *zancleus* Z., *Polyommatus plaeus* L. — *eleus* F., *Cyaniris argiolus* L. — *parvipuncta* Fuchs, *Pieris chariclea* Steph. — *brassicae* L., *Leptidia lathyri* Hb. — *sinapis* L., *Lythria rotaria* F. — *purpuraria* L. Bei anderen Formen spielt Regen- und Trockenzeit eine analoge Rolle wie bei uns Winter und Sommer, so z. B. bei afrikanischen Pieriden

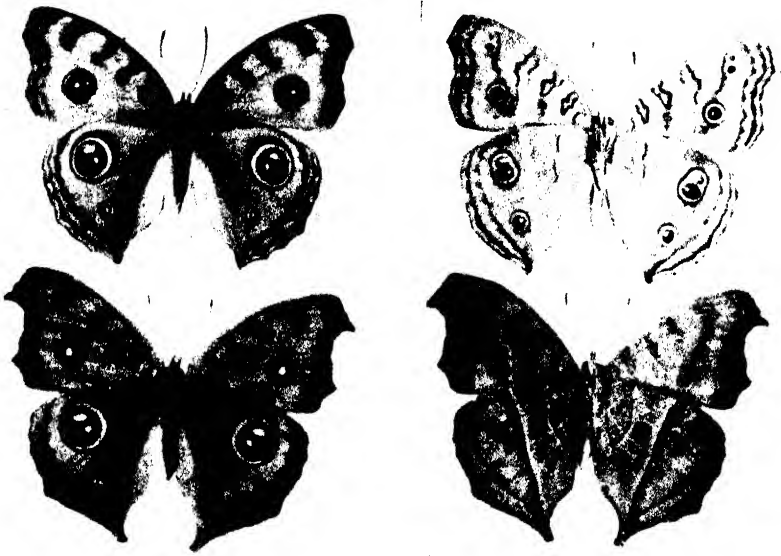


Fig. 17.

Saisommorphismus bei *Lunonia almana* L.. Links Oberseite, rechts Unterseite. Oben die Regenzeitform, unten die Trockenzeitform. Nach einer Originalaufnahme von Rebel.

der Gattung *Teracolus*, bei der Satyride *Melanitis Leda* L. aus Indien, ferner bei Arten der Gattungen *Mycalesis*, *Ypthima*, *Acraea*, bei *Lunonia almana* L. (Fig. 17) und verschiedenen anderen Nymphaliden usw. (Fig. 16).

Es sei hier noch eines Falles gedacht, in welchem eine kleine phytophage Chalcidide, *Isosoma tritici* = *grande* Ril. (Fig. 18), in Amerika jährlich zwei Generationen bildet, die beide zweigeschlechtig sind. Die eine Generation, die Wintergeneration, lebt unterirdisch und ist kurzflügelig, während die andere, die Sommergeneration an den oberirdischen Teilen des Getreides lebt und geflügelt ist.

Bei verschiedenen Insekten alternieren ein- und zweigeschlechtige Generationen regelmäßig mit einander: Die sogenannte Heterogonie. Solche Morphen weichen meist derart von einander ab, daß man sie sogar in verschiedene Gattungen gestellt hat, bevor der Zusammen-

hang bekannt war. Oft leben sie auch auf ganz verschiedenen Pflanzen und erzeugen verschiedene Gallauswüchse. Dies ist z. B. bei den Cynipiden der Fall, wie schon von Osten Sacken (1861) und Walsh (1864) behauptet und durch Adler (1877 und 1881) in sorgfältiger exakter Arbeit bestätigt wurde.

So entwickeln sich, um nur einige der vielen Beispiele zu nennen, aus am Boden überwinterten linsenförmigen Blattgallen der Eichen im Mai die parthenogenetischen Wespen *Neuroterus fumipennis* Hart. Diese legen ihre Eier in Knospen, die eben aufspringen, und es bilden sich dadurch an der Unterseite der Blätter ganz andere Gallen als diejenigen, aus welchen das *Neuroterus fumipennis* ♀ hervorging. Aus diesen saftigen Gallen kommen schon im Juli ♂ und ♀, die von Hartig als *Neuroterus tricolor* beschrieben worden waren. Deren Eier sind befruchtet, werden im August gelegt und liefern wieder die im Herbst reifenden Gallen der agamen Generation.

Ein weiteres solches Paar bilden *Dryophanta Folii* L. und *Taschenbergi* Schl. (Fig. 19), ein drittes *Trigonaspis renum* Gir. und *megaptera* Panz.,

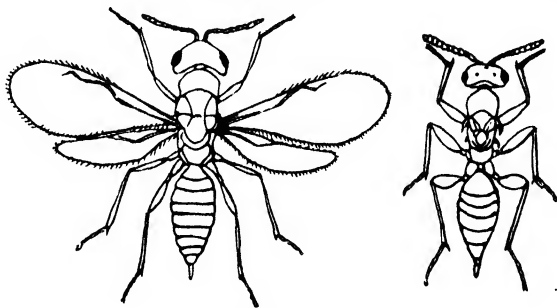


Fig. 18.

Saisondimorphismus bei der Wespe *Isosoma grande* Ril. (Chalcididae). Links die geflügelte Frühjahrsgeneration, rechts die flügellose aus überwinterten Puppen hervorgehende Generation. Vergr. (Aus Berlese.)

von welchen die erste agame Blattgallen bildet, die über ein Jahr bewohnt bleiben, die andere (zweigeschlechtige) Zweiggallen.

Biorhiza pallida Ol. ist dadurch interessant, daß die geflügelte sexuelle Generation (früher als *Teras terminalis* Hart. bekannt) auffallende schwammige Gallen an den Zweigspitzenknospen erzeugt, die agame ungeflügelte Generation aber kleinere Gallen an den Wurzeln der Eichen. Interessant erscheint mir dabei, daß das geflügelte Tier in die Erde eindringt, um Eier zu legen, während das aus diesen hervorgegangene flügellose Tier mühsam die Triebspitzen erklimmt, um seine unbefruchteten Eier dort abzulegen. Ich finde hier für die Flügellosigkeit keine teleologische Erklärung.

Andere Paare stehen in den Gattungen *Trigonaspis* und *Teras*, bzw. *Aphilothrix* und *Andricus*. Es ist zu erwarten, daß auch die Geschlechts-generationen mancher der bis jetzt nur in der agamen Form bekannten Arten, die wir in das Genus *Cynips* stellen, mit der Zeit alle gefunden werden.

In dieser Gruppe, bei den Gallwespen, kommt übrigens parthenogenetische Fortpflanzung recht häufig vor, und bei manchen Arten, wie z. B. bei *Rhodites rosae* L., ist die männliche Morphe bereits sehr

selten, bei manchen *Cynips*-Arten ist sie vielleicht gänzlich ausgefallen. Parthenogenese bzw. Fortpflanzung ohne Befruchtung, tritt ja bekanntlich auch bei verschiedenen anderen Insektengruppen regelmäßig oder ausnahmsweise ein, so z. B., wie schon erwähnt, bei Käfern, verschiedenen Schmetterlingen, bei Tenthrediniden und sogar zeitweise bei Bienen, Wespen und Ameisen. In diesen Fällen haben sich jedoch dabei zunächst keine bestimmten Morphen ausgebildet. In einem gewissen Sinne könnte man die pädogenetischen Larven jener kleinen

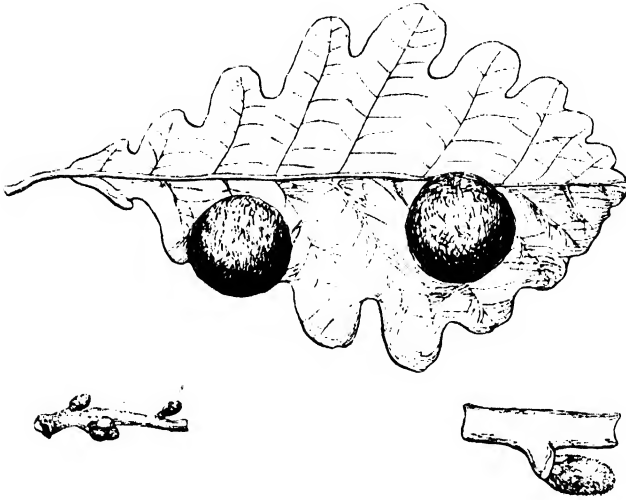


Fig. 19.

Gallen der verschiedenen Generationen einer Cynipidenart. Oben die agame Generation *Dryophanta folii* L. (etwas verkleinert). Unten die zweigeschlechtige Generation *Dryophanta Taschenbergi* Schl., links im selben Maße wie die oberen Abbildungen, rechts vergrößert. (Schematisch nach Berlese.)



Fig. 20.

Pädogenetische Larve von *Miastor*. Schwächer vergrößert. (Aus Berlese nach Pagenstecher.)

Dipteren der Gattungen *Tanytarsus* und *Miastor* (Fig. 20, 21) und die aus solchen pädogenetisch erzeugten Larven hervorgegangenen Mücken auch als verschiedene Morphen bezeichnen.

Am höchsten entwickelt ist jedoch die Aufeinanderfolge verschiedener Generationen bei den Blattläusen (Fig. 22). Hier folgt oft eine Reihe agamer Morphen aufeinander, die sich teils durch Eier, teils vivipar fortpflanzen und zunächst meistens flügellos bleiben, dann kommen geflügelte Formen bloß weiblichen oder auch männlichen Geschlechtes, die oft auswandern und auf anderen Pflanzen einen neuen Zyklus eröffnen, oder sich begatten und befruchtete Eier legen, aus denen dann wieder agame Generationen hervorgehen, usf. Bei manchen dieser Arten sind die morphologischen Unterschiede zwischen den einzelnen Generationen oder Morphen recht beträchtlich, wie z. B. bei der Reblaus

(Fig. 23), wo aus den vollkommen flügellosen „Ammen“ geflügelte Weibchen entstehen, die zweierlei Eier legen, aus denen die sehr kleinen wieder flügellosen und dazu noch der Mundteile beraubten Geschlechtstiere kommen, die sich begatten und ein Ei erzeugen, welchem im nächsten Frühjahr wieder eine Amme entschlüpft, mit der der Reigen von neuem beginnt.

Dagegen kommen z. B. bei *Aphis maidis radices* Forbes geflügelte und flügellose vivipare Weibchen, flügellose ovipare Weibchen, geflügelte und flügellose Männchen vor, die alle ganz auffallende Unterschiede in Form und Farbe zeigen.

Im Frühjahr entwickeln sich ja in der Regel bei Blattläusen aus den überwinterten Eiern der herbstlichen Geschlechtsgeneration zunächst flügellose „Ammen“, welche schon nach wenigen Häutungen parthenogenetisch lebende Junge gebären. Sie werden wohl mit Recht als neotenische Larven betrachtet. Später entwickeln sich mehr oder weniger zahlreiche Individuen zu geflügelten Weibchen, die aber auch wieder parthenogenetisch zeugen und denen die Aufgabe der Verbreitung der Art, der Wanderung, zugeschrieben wird. Auf diese folgen dann im Herbst die zweigeschlechtigen Morphen, teils geflügelt, teils flügellos. Sie legen die befruchteten Wintereier.

Es gibt unter den Pflanzensäulen neben monöcischen Arten, die nur auf einer Pflanzenart leben, auch sehr viele, welche zur Abwicklung ihres Generationszyklus mehrerer Pflanzenarten benötigen. So lebt z. B. die *Aphis avenae* F. zeitweise auf Obstbäumen, zeitweise auf Gramineen, *Aphis piri* B. F. auf Apfelbäumen und Rumexwurzeln, *Haploneura lentisci* Pass. auf Pistazien und Graswurzeln, *Pemphigus bursarius* L. auf Pappeln und Wurzeln von *Lactuca*, *Sonchus* usw., *Gnaphalodes (Chermes) strobilobius* Kalt., auf *Picea* und *Larix*, ebenso *Chermes abietis* L.

Bei all diesen Formen herrscht, wie gesagt, Heterogonie, indem agame und zwei-

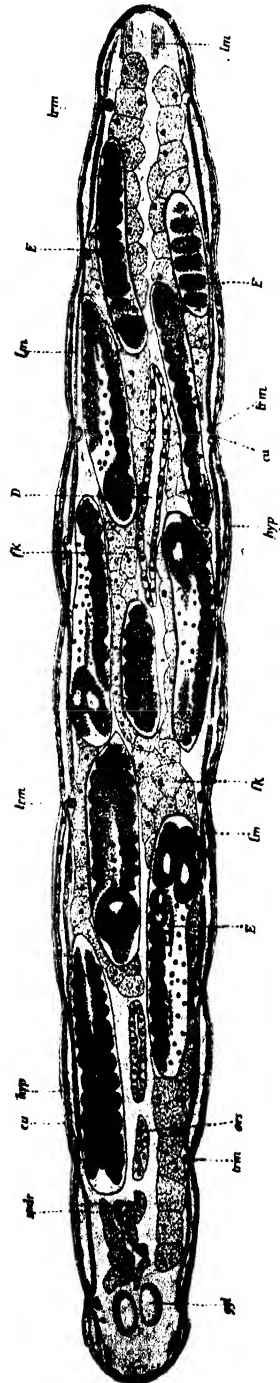


Fig. 21.

Fig. 21.

Paedogenetische Larve der Cecidomyide *Miastor metraloas* Mein. Stark vergr. Längsschnitt nach Kahle. Im Inneren der Mutterlarve die Tochterlarven. *spdr* Speicheldrüsen, *cu* Cuticula, *hyp* Hypodermis, *trm* Transversalmuskel, *fk* Fettkörper, *D* Mitteldarm, *lm* Längsmuskeln, *E* Embryonen (Tochterlarven), *oes* Oesophagus, *ggl* Ganglion.

geschlechtliche Generationen aufeinander folgen, wobei aber immer die Jungen aus Geschlechtszellen entstehen. Eine echte Metagenese, ein

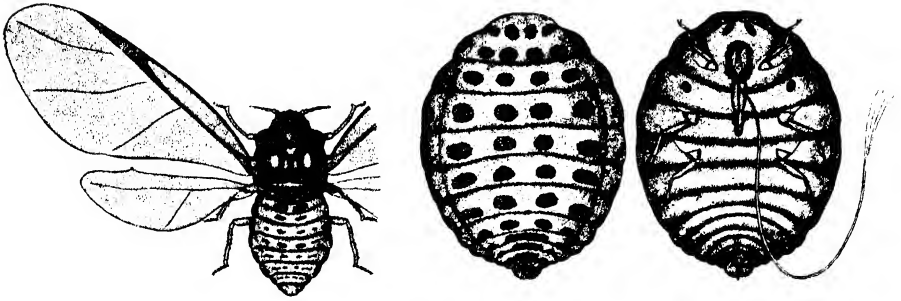


Fig. 22.

Geflügelte und flügellose Generation von *Chermes Coolyci* Gill. Vergr. (Nach Gillette.)

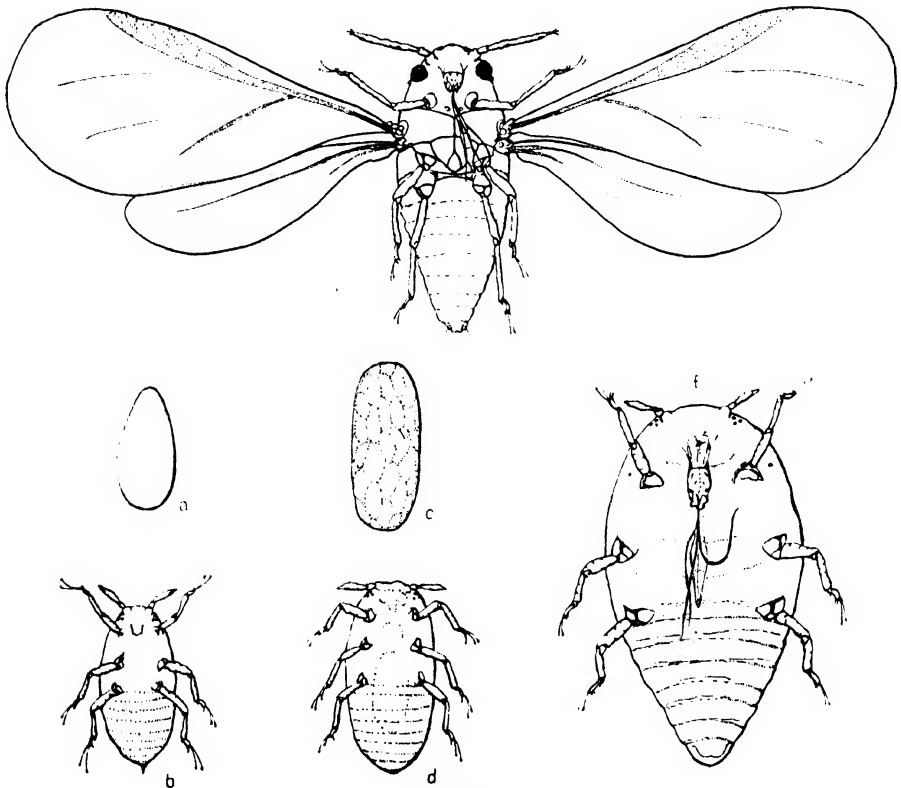


Fig. 23.

Generationen der Reblaus (*Phylloxera vastatrix* Pl.). Oben ein geflügeltes parthenogenetisches Weibchen, unten links die zweierlei Eier dieses Weibchens *a*, *c*, aus denen Männchen *b* und Weibchen *d* hervorgehen. Letzteres legt ein Winterei, aus dem im Frühjahr wieder die agamen flügellosen ♀ *f* hervorgehen.

Generationswechsel in dem Sinne wie etwa bei Coelenteraten, Würmern und anderen niederen Tieren, wo sich die eine Generation durch Knospung oder Teilung, die andere durch Geschlechtszellen fortpflanzt,

gibt es bei Insekten nicht, doch sind Fälle bekannt, in denen schon im Ei eine Vermehrung der Embryonen stattfindet. Es ist die vielbesprochene Polyembryonie gewisser kleiner Eierparasiten aus der Gruppe der Hymenopteren: *Encyrtus* (*Ageniaspis*) *fusciollis* Dalm., *Litomastix truncatellus* Dalm., *Copidosoma gelechia* How. u. a.

Bevor wir dieses Kapitel abschließen, möchten wir doch noch einer Erscheinung Erwähnung tun, die in gewissem Sinne hierher gehört, obwohl sie nicht zu den regelmäßigen, sondern zu den abnormen zu zählen ist. Das Auftreten sog. Zwitter oder Hermaphroditen, besser gesagt Gynandromorphismen. Es kommt ab und zu bei verschiedenen Gruppen vor, wird aber am häufigsten bei den Lepidopteren als den meistgesammelten und auffallendsten Insekten beobachtet.

Dieser Gynandromorphismus hat mit der eingangs erwähnten Erscheinung echter Zwitterbildung, die sich bei der Fliege *Termitorix* Wasm. findet, ebensowenig zu tun, wie mit dem bei Cocciden, Perliden und vermutlich auch Dipteren vorkommenden rudimentären Hermaphroditismus. Dies sind jedoch Fragen, deren Behandlung in das Kapitel Anatomie der Geschlechtsorgane gehört. Hier will ich nur kurz erwähnen, daß sich der als Anomalie auftretende Gynandromorphismus besonders in den sekundären Sexualunterschieden kenntlich macht, indem entweder das ♂ abnormerweise ganz oder teilweise das Aussehen eines ♀ annimmt oder umgekehrt, oder indem ein Individuum zum Teil männliche, zum Teil weibliche Charaktere zeigt, und zwar meist streng auf eine Körperhälfte beschränkt — rechts ♂, links ♀ oder umgekehrt. Nach Goldschmidt (1923) u. a. ist das so zu erklären, daß im Tiere Gruppen von Zellen mit verschiedenem Chromosomenbestand nebeneinander existieren.

Die gewöhnliche Variabilität der einzelnen Arten ist in der Regel bei den Insekten nicht allzu auffallend, doch gibt es zahlreiche Ausnahmen und Fälle, in denen sie zu einer wahren Polymorphie führt, zu Formen, welche so stark voneinander abweichen, daß man sie für spezifisch verschieden halten würde, wenn keine Übergänge vorhanden wären. Solche auffallend verschiedenen Variationen finden sich oft an einem Orte gemengt, wie z. B. bei der bekannten kleinen Schaumzikade (*Philaenus spumarius* L.), oder sie sind lokal getrennt und werden dann gerne als Rassen bezeichnet, wie z. B. bei den Arten der Gattung *Carabus*. In dem ersten Falle scheint es sich um die Produkte der Kreuzung mehrerer Stammformen zu handeln, in letzterem um die Wirkung der Umwelt auf die einzelnen lokal mehr oder weniger scharf geschiedenen Populationen. Solche Polymorphien sind aber von den oben erörterten Morphismen scharf zu trennen.

Es gibt aber doch auf dem so überaus vielseitigen Gebiete der Variationen noch einige Erscheinungen, die im Zusammenhange mit den Morphismen wenigstens Erwähnung beanspruchen können. Ich meine jene Abänderungen, die den Rahmen der normalen Variationsbreite einer Art durchbrechen und ab und zu in den Populationen erscheinen: Die Melanismen, Albinismen und Rufinismen, die ja auch in diesem Handbuche Band II behandelt sind. Sie werden besonders bei Lepidopteren mit Interesse verfolgt, kommen aber auch in anderen Gruppen vor. P. Schulze (1912, 1918) hat eine genauere Analyse der Verdunkelungen versucht und gelangt zur Trennung folgender Gruppen: 1. Nigrismus. a) Nigris-

mus im engeren Sinne (primär und sekundär); b) Abundismus.
2. Melanismus. a) Melanismus im engeren Sinne; b) Skotasmus.

Es ist von großem Interesse, daß man auch schon in Bezug auf die Ursachen dieser Erscheinung einige Erfahrungen gesammelt hat, denn es hat sich gezeigt, daß solche melanotische Tiere besonders häufig in der Nähe von Industriezentren auftreten. Man hat dies mit dem feinen Rußnebel oder vielleicht richtiger mit Schwefeldioxydgehalt der Luft erklärt. Auch künstlich sind durch Temperaturänderungen melanotische Formen zu erzeugen. Es scheint, daß gesteigerte Oxydation im Spiele ist. Über die Erbllichkeit solcher Abänderungen sind die Meinungen freilich noch geteilt. Auch das schier unerschöpfliche Thema der anderen sog. Aberrationen und der Mutationen ist nicht in dieser gedrängten Darstellung zu behandeln.

In bezug auf die oben näher besprochenen eigentlichen Morphismen im engeren Sinne läßt sich vorläufig natürlich auch noch keine abschließende kausale Erklärung geben, denn die bewirkenden Faktoren, die wir bei der Gruppe der Saisondimorphismen annehmen können (Kälte, Wärme, Feuchtigkeit, Trockenheit), versagen bei der Erklärung der gleichzeitig an einem Orte auftretenden. Für das Verständnis des Geschlechtsdimorphismus und der Heterogonien wird die Chromosomenlehre und Cytologie Anhaltspunkte liefern, doch wird sie uns kaum die orthogenetisch sich weiter entwickelnde morphologische Divergenz erklären. Daß für die Kasten der sozialen Insekten wenigstens teilweise Ernährungsfaktoren maßgebend sind, ist kaum zu bezweifeln, doch bedarf es auch hier noch einer Erklärung der Polymorphie bei den Arbeitern und Krieger. Diese wird sich vielleicht ergeben, wenn wir einmal wissen, warum die eben erwähnten Lucaniden, Dytisciden usw. zweierlei oder mehrerlei Morphen ausgebildet haben. Vom Zweckmäßigkeitsstandpunkte aus läßt sich dem Probleme kaum ernsthaft nähertreten.

Literatur.

- Adam, Al., Bau und Mechanik des Receptaculum bei Bienen. Zool. Jahrb. Anatomie XXXV. 1912.
Adler, H., Beiträge zur Naturgeschichte der Cynipiden. Deutsche ent. Ztschr. XXI. 1877.
— Über den Generationswechsel der Eichen-Gallwespen. Ztschr. wiss. Zool. XXXV. 1881.
Alfonsus, Al., Allg. Lehrbuch der Bienenzucht. Wien 1905. (Mit Arnhart.)
Assmuth, J., *Termitoxenia Assmuthi*. Inaug.-Diss. Berl. 1910.
Aurivillius, Ch., Über sekund. Geschlechtscharakt. nordischer Tagfalter. Bih. Sv. Vet. Ak. Handl. V. 1878/80.
Balbiani, E. G., Sur la reproduction du *Phylloxera* du chêne. C. R. LXXXVII. 1873. Rev. Scient. 1874, Ann. Sc. Nat. (5) XIX. 1874, C. R. LXXIX. 1874.
— Sur la parthénogenèse du *Phylloxera*. C. R. LXXXII. 1876.
— Le *Phylloxera* du chêne et de la vigne. 1884.
— Sur les conditions de la sexualité chez les Pucerons. Intermed. Biol. I. 1898.
Ball, F. J., Le Dimorphisme saisonnier des androconia chez certains Rhopalocères. Ann. Soc. Ent. Belg. LVIII. 1914.
Barber, H. S., The remarkable life history of Micromalthidae. Proc. Biol. Soc. Wash. XXVI. 1913. Proc. Ent. Soc. Wash. XV. 1913.
Barker, E. W., Notes on seasonal Dimorphism of Rhopalocera in Natal. Tr. Ent. Soc. Lond. 1895.
Basset, H. F., Note on Dimorphism of Amer. Cynipidae. Ent. M. Mag. VII. 1870 71.
Bateson, W., Collective Inquiry as to progressive Melanism in Moth. Entomol. XXXIII. 1900.

- Bateson, W., and H. Brindley, On some cases of variation in second. sexual characters statistically examined. Proc. Zool. Soc. Lond. 1892.
- Beijerinck, M. W., Sur la cecidogénèse et la génération alternante chez *Cynips salicis*, *Andricus circulans*. Arch. Néerland. XXX. 1896.
- Bergevin, E., A propos du macropterisme chez *Prionotylus brevicornis*. M. R. Bull. Soc. hist. nat. Afr. Nord. II. 1910.
- Berlese, A., Gli Insetti (reiche Literatur über soziale Insekten). 1909—1924.
- Intorno alla riproduzione ed al dimorfismo sessuale degli insetti. Redia. X. (1) 1914.
- Biedermann, W., Farbe u. Zeichnung der Insekten. Wintersteins Handb. der Physiol. III. (1).
- Bird, C. A., On the seasonal dimorphism of *Melanitis leda*. Ent. Record Journ. Variation IX. 1897.
- Blochmann, F., Über *Chermes*. Biol. Cbl. VII. 1887. IX. 1889.
- Börner, C., Über Chermiden. Zahlreiche Arbeiten. Zool. Anz., Biol. Cbl. u. Mitt. Biol. Anst. 1906.
- Borggreve, H., Geschlechtsdimorphismus einheim. Schmetterl. 39. Jahresh. Westf. Ver. 1911.
- Bouvier, E. L., Sur l'apparition des mâles et des femelles dans le nid de la Fourmi. C. R. Ac. Sc. 1921. 1922.
- Bowater, W., Heredity of Melanism. in Lepid. Journ. Genetics. Cambridge. III. 1914. Rep. Brit. Assoc. 83. Meet. 1914.
- Brand, A., Über den rudimentären Hermaphroditismus bei Perliden. Zool. Anz. I. 1878.
- Brandes, G., Der Saison-Dimorphismus bei Schmetterlingen. Ztschr. Nat. LXVI. 1894.
- Breit, J., Über die allmähliche Verdunkelung einiger Lepid. aus der Umgegend von Düsseldorf. Soc. Ent. XV. 1900.
- Brues, Ch. T., Is mutation a factor in the Production of vestigial Wings. Journ. N. Y. ent. Soc. XVI. 1908.
- Buffa, P., Studi intorno al ciclo partenogen. del. *Heliothrips*. Redia VII. 1911.
- Bugnion, Ed., Recherches sur le développem. de *Encyrtus fuscicollis*. Rec. Zool. Suisse V (3. 4) 1891.
- La polyembryonie et le déterminisme sexual. Arch. Sc. phys. nat. Genève. (4) XX. 1906. Soc. entom. XXI. 1906.
- La différenciation des castes chez les Termites. Bull. Soc. Ent. Fr. 1913.
- Butler, A. G., Seasonal Dimorphism in Afr. Butterflies. Tr. E. S. Lond. 1897.
- On seasonal phases in Butterflies. Proc. Z. S. Lond. 1904. (II).
- Buttel-Reepen, H. v., Die Stammesgeschichte des Bienenstaates. Leipzig 1903.
- Die Ursachen der Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Ztschr. wiss. Insektenb. 1905.
- Wesen und Leben der Bienen. Braunschweig 1915. (Literatur!)
- Camerano, L., La scelta sessuale e i caratteri sessuali secondari nei Coleotteri. Torino 1870.
- Ricerche intorno alle solcature delle elitre dei Ditisci. Atti Ac. Torino XV. 1880.
- Campion, F. W., and H. Campion, On the Trimorphism of *Pyrrhosoma nymphula* ♀. Entomol. XLII. 1909.
- Chapman, T. A., Notes on the geograph. and seasonal Variation of *Heodes phlaeas* in W. Europa. Ent. Rec. XVI. 1904.
- Cholodkowsky, N., Geschlechtsapparat von *Chermes*. Biol. Cbl. XX. 1900. Zool. Anz. XXV. 1902.
- Aphidol. Mitt. u. andere Arbeiten über Blattläuse. 1896—1910.
- Citerne, P., Femelle de *Dytiscus marginalis* à élytres cannelés et lissés. Bull. Soc. Sc. nat. Ouest. XII. 1902.
- Claus, C., Über die ♂ von *Psyche helix* u. Parthenogenese der Psychiden. Ztschr. wiss. Zool. XVII. 1867.
- Cockerell, T. D. A., On the nature of seasonal dimorphism in Rhopalocera. Canad. Ent. XX. 1888.
- Cornu, M., Etudes sur le *Phylloxera*. Mém. Ac. Paris XXVI. 1878.
- Crawley, W. C., Parthenogenesis in Worker Ants. Tr. E. S. Lond. 1912.
- Cunningham, J. T., Sexual dimorphism. London 1900.
- Dalla Torre, K. W., u. J. J. Kieffer, Tierreich. Cynipidae. 1900. 1911.
- Delage, Y., Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Arch. zool. Exp. VII. 1907.
- Demoll, R., Die Königin von *Apis* ein Atavismus. Biol. Cbl. XXVIII. 1908.

- Dickel, O., Zur Geschlechtbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbes. bei der Honigbiene. Biol. Cbl. XXXIV. 1914. Literatur.
- Dixey, F. A., Notes on some cases of seasonal Dimorphism in Butterflies. Tr. E. S. Lond. 1902.
- Effect of artificial conditions on seasonal dimorphic species. Tr. E. S. Lond. 1907.
- Doherty, W., A List of Butterflies taken in Kumaon. Journ. As. Soc. Bengal. (2) LV. 1886.
- Doncaster, L., Collective inquiry as to progr. Melanism in Lepidoptera. Ent. Record. XVIII. 1906.
- Donisthorpe, H. St. J., and W. C. Crawley, Polymorphism in Ants. Tr. E. S. Lond. 1914.
- Dreyfus, L., Über Phylloxerinen u. *Chermes*. Zool. Anz. u. Biol. Cbl. 1889—1899.
- Ducke, A., Revision des Guêpes polygames d'Amérique. Ann. Mus. Hung. VIII. 1910.
- Emery, C., Le tre forme sessuali del *Dorylus helvolus* L. Bull. Soc. Ent. Ital. 1887.
- Zusammensetzung und Entstehung der Termitengesellschaften. Biol. Cbl. XIII. 1893.
- Über die Entstehung des Soziallebens bei Hymen. Biol. Cbl. XIV. 1894.
- Die Entstehung u. Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biol. Cbl. XIV. 1894.
- Le polymorphisme des fourmis et la castration alimentaire. C. R. 3. Congr. zool. Leyde (1895) 1896.
- Sul Polimorfismo delle Formiche. Mon. Zool. Ital. XI. Suppl. 1900.
- Studi sul polimorfismo nel genere *Dorylus*. Rendic. Acc. Bologna n. s. V. 1901.
- Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Zool. Jb. Suppl. VII. 1904.
- Der Geschlechtspolymorphismus und die flügellose Urform der Ameisenweibchen. Nat. Wochenschr. XVII. 1901.
- Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Zool. Jb. Suppl. 7. 1904. Biol. Cbl. 1906.
- Il polimorfismo e la fondazione della Soc. negli Ins. Sociali. Scientia. VII. 1910.
- Escherich, K., Die Ameise. Braunschweig 1906. 1917.
- Die Termiten. Leipzig 1909.
- Fabre, J. H., Etude sur les moeurs et la parthénog. des *Halictus*. Ann. Sc. Nat. Zool. (6) IX. 1879.
- Fauvel, A., Sur un cas exceptionnel de dimorphisme chez un Coléoptère. Revue ent. I. 1882.
- Felt, E. P., *Minator* and Embryology. Science N. S. XXXIII. 1911.
- Fiori, A., Polimorfismo nella femina del *Dytiscus dimidiatus*. Bull. Soc. Ent. Ital. 1882.
- Forel, A., Über den Polymorphismus u. Ergatomorphismus der Ameisen. Verh. Ges. D. Naturf. LXVI (2) 1894. Arch. Sc. Phys. Nat. 1894.
- Über Polymorphismus u. Variation der Ameisen. Zool. Jb. Suppl. 1904.
- Dimorphisme du mâle chez les fourmis. Ann. Soc. Ent. Belg. XLVIII. 1904.
- Le monde social des fourmis. 5. Vol. 1921—23.
- Friese, H., Über Hummelleben im arktischen Gebiete. Allg. Ztschr. Ent. IX, 1904.
- Frings, C., Über den Saison-Dimorphismus der im Rheinlande vorkommenden *Pieris*-Arten. Soc. Ent. XIV. 1899.
- Aufhebung des sexuellen Färbungsdimorphismus durch abnorme Temperat. bei Lepid. Sb. nat. Ver. pr. Rheiml. 1907.
- Frühstorfer, H., Saisondim. von *Melanites Leda* u. *Ismene* auf Lombok. Berl. Ent. Ztschr. XLIII. 1898.
- Fryer, J. C. F., Prelim. note on some Experiments with a polymorphic Phasmid. Journ. Genetics. Cambridge. III. 1913.
- An investigation by Pedigree Breeding into the Polymorphism of *Papilio polytes*. Phil. Trans. R. S. Lond. Vol. 204. B. 1914.
- Garber, J. F., Dimorphism in *Blissus leucopterus*. Biol. Bull. VI. 1903.
- Gerould, J. H., The inheritance of polymorphism and sex in *Colias*. Amer. Nat. 1911.
- Gerschler, M. W., Melanismus bei Lepid. als Mutation u. individuelle Variation. Ztschr. ind. Abstammungsl. XIII. 1914.
- Giard, A., Convergence et poecilogonie chez les Insectes. Bull. Soc. Ent. XLIII. 1894.
- Sur le développement de *Litomastix truncatellus* (Polyembryonie). Bull. Soc. Ent. Fr. 1898.
- Y a-t-il poecilogonie saisonnière chez *Charaxes jasius* L.? Bull. Soc. Ent. Fr. 1904.
- La Poecilogonie. C. R. 6. Congr. Zool. 1905. Bull. Sc. Fr. Belg. XXXIX. 1905.

- Goldschmidt, R., Mechanismus u. Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920.
- Ein zweiter Beitrag zur Kenntnis des Gynandromorphismus. Biol. Cbl. XLIII. 1923.
- Goot, P. van der, Beitr. zur Kenntn. der holländ. Blattläuse. 1915.
- Grandi, G., Gli stadi postembr. del *Otiorrhynchus cribricollis* Gyll. a riproduzione partenogenet. ciclica irregolare. Bol. Labor. Portici 1913.
- Un nuovo caso di partenog. ciclica irreg. fra i Coleott. Ibid. 1914.
- Grassi, B., et A. Foa, Schemi del ciclo evol. di Filosserinae. Rend. Acc. Linc. (5) XX, 1911.
- Grassi, B., et A. Sandias, Constit. e sviluppo della società dei Termiti. Atti Acc. Gioen. VI. 1893.
- Griffini, A., Sulla variazione di caratteri sessuali secondar. negli Scarabaeidi. Mem. Sc. Acad. Acireale 1903.
- Sui Lucanidi e sulla grande variabilità dei loro maschi. Boll. Nat. Siena XXV. 1905.
- Studi sui Lucanidi I 1905 — IV. 1907. Att. Soc. Ital. u. Zool. Anz.
- Groß, J., Heterochromosomen u. Geschlechtsbestimmung bei Insekten. Zool. Jahrb. Allg. Zool. XXXII. 1912.
- Haase, E., Über sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen. Ztschr. Ent. n. s. IX. Breslau 1884.
- Hagen, H. A., Verzeichnis der Insektenzwitter. Stett. Ent. XXII. 1861.
- Haij, B., Über *Tetrix Kraussi* (drei Formen). Wien. Ent. Zeit. XXVII. 1908.
- Harcourt, Bath, W., On seasonal Dimorphism in Brit. Butterflies. Entomologist. XXIX. 1896.
- Harwood, W. H., and Malc. Burr, Macropterous variety of *Xiphidium dorsale*. Ent. Rec. XII. 1900.
- Hasebroek, K., Über die Entstehung des neuzeitlichen Melanismus der Schmetterlinge und die Bedeutung der Hamburger Formen für dessen Ergründung. Zool. Jahrb. Syst. XXXVII. 1914/15.
- Hasebroek, H., Zur Entwicklungsmechanik der schwarzen Flügelfärbung der Schmetterlinge, speziell bei Melanismen. Arch. Entwicklungsmech. LII. 1922.
- Hegh, E., Les Termites. Brüssel 1922.
- Henneguy, L. F., Les modes de reproduction des Insectes. Bull. Soc. Philom. Paris (9) I. 1898/99. (Bibliographie!)
- Hering, M., Biologie der Schmetterlinge. Berlin 1926.
- Hertwig, P., Haploidie u. haploide Parthenogenese. Biol. Cbl. XL. 1920.
- Holmgren, N., Über vivipare Insekten. Zool. Jahrb. Syst. XIX. 1903.
- Versuch einer Monogr. der amer. *Eutermes*-Arten. Mitt. Nat. Mus. Hamburg. XXVII. 1910.
- Termitenstudien. I—IV. Sv. Vet. Ak. Handl. 1909—1913.
- Hudson, G. V., Note on semi-apterous females in certain Lepid. Ent. M. Mag. XXIII. 1912.
- Hughes-Schrader, S., Cytology of hermaphroditism in *Icerya Purchasi*. Ztschr. Zellforsch. u. mikr. An. II. 1925.
- Hunter, S. J., On the Transition from Parthenogen. to Gamogenesis in Aphids and Braconids. Science. NS. XXXI, 1910. XXXIII. 1911.
- Jhering, H., Generationswechsel bei Termiten. Ent. Nachr. XIII. 1887.
- Zur Frage nach dem Ursprung der Staatenbildung bei sozialen Hymen. Zool. Anz. XXVII. 1903.
- Jackson, W. H., Morphol. of the Lepid. Tr. L. Soc. Lond. Zool. (2) V. 1891.
- Jacobson, Edw., Beobacht. über Polymorphismus von *Papilio memnon* L. Tijdschr. Ent. LII. 1909. LIII. 1910.
- Jegen, J., Zur Geschlechtsbestimmung bei *Apis*. Festschr. Zschokke. 1920.
- Johannsen, O., Pädogenesis in *Tanytarsus*. Science n. s. XXXII. 1910.
- Jordan, K., Polymorphic Eastern Papilios. Tr. E. S. L. 1909.
- Joseph, G., Über Dimorphismus der ♀ von *Dytiscus dimidiatus*. Jahresb. schles. Ges. 1870.
- Jucci, C., Sulla differenziazione delle caste dei Termitidi. Atti Acc. Linc. Vol. 317. 1920.
- Sul metabolismo dei Reali veri nella soc. dei Termiti. Rend. Acc. Linc. Sc. fis. XXX. (5) 1921.
- Junker, H., Cytologische Untersuchungen an den Geschlechtsorganen der halb-zwitrigen *Perla marginata*. Arch. Zellforsch. XVIII. 1923.
- Kahle, W., Die Paedogenesis der Cecidomyiden. Zoologica XXI. 1908.

- Karny, H., Über sekundär-makroptere Orthopterenformen. Verh. Ges. deutsch. Naturf. u. Ärzte. 85. Vers. 1914.
- Kellogg, V. L., Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. Exp. Zool. I, 1904.
- Metagenesis in Insects. Science n. s. XXVI. 1907.
- Kennel, J., Studien über sexuellen Dimorphismus. S. Nat. Ges. Dorpat. IX. 1896.
- Kheil, Nap. A., Variabilität der Zangen von *Forficula*. Int. Ent. Ztschr. Guben. V. 1911.
- Klodnitski, J., Beitr. z. K. des Generationswechsels bei Aphiden. Z. Jb. Syst. XXXIII. 1912.
- Knower, H. Mc. E., Origin of the Nasutus of *Eutermes*. John Hopk. Univ. Circ. XIII. 1894.
- Kolbe, H., Über den einseitigen Polymorphismus im männl. Geschl. der Lucaniden. Insektenbörse XX. 1903.
- Kopec, S., Experimentalunters. über die Entw. der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. Bull. Acad. Cravovie. 1908.
- Transplantation bei Schmetterlingen. Ibid. 1908.
- Unters. über Kastration u. Transplantat. bei Schmetterlingen. Arch. Entwicklungsmechan. XXXIII. 1911.
- Kramer, P., Reflexionen über die Theorie des Saison-Dimorphismus. Arch. f. Nat. XLIV. (1) 1878.
- Krausse, A., Über Dimorphismus der Flügelrudimente bei *Carabus morbillosus* auf Sardinien. Arch. Nat. LXXIX. A. (1) 1913.
- Künstler, J., et Chaîne, Du Dimorphisme chez les Cécidomyides. Proc. Verb. Soc. Sc. Bordeaux. 1902/3.
- Leiby, R. W., The polyembryonic development of *Copidosoma gelechiae*. Journ. Morph. XXXVII. 1922.
- Lichtenstein, F., Note sur le cycle biologique des Pemphigiens. Ann. Soc. Ent. Fr. (5) IX. 1879.
- Linstow, V., Morphol. Geschlechtsdimorphismus der Schmetterlingsflügel. Deutsche Ent. Ztschr. 1911. Nachschr. von Heymons.
- Ludwig, A., Unsere Bienen. Berlin 1923.
- Lyman, H. H., Dimorphism and Polymorphism in Butterflies. Canad. Rec. Sc. VIII. 1899.
- Manders, N., The climatal changes of *Melanitis leda*. Journ. Bomb. N. H. Soc. XVII. 1907.
- Mansel Weale, P. P., On the variation of Rhopaloceros forms in S. Afr. Tr. E. S. Lond. 1877.
- Marchal, P., La castration nutricula chez les Hymén. sociaux. C. R. Soc. biol. Paris. 1897.
- On the Dissociation of the Egg into a large Number of distinct individuals and the cycle of Development in *Encyrtus fuscicollis*. Ann. Mag. N. H. (7) II, 1898. Bull. Soc. Ent. Fr. 1898.
- Comparaison entre les Hymén. a développem. polyembryon. et ceux a développem. monoembryon. C. R. Soc. biol. 1899.
- Le déterminisme de la polyembr. specif. et le déterminisme du sexe. C. R. Soc. biol. 1904.
- Recherches sur la biologie des Hymén. I. La polyembryonie ou germinogonie. Arch. zool. exp. (4) II. 1904.
- La spanandrie et l'oblitération de la reproduction sexuée chez les *Chermes*. C. R. Ac. Sc. CLIII. 299. 603. 1911.
- Arbeiten über *Chermes*. 1906—1913. C. R. u. Ann. Sc. Nat.
- Marshall, G. A. K., Notes on Seasonal Dimorphism in S. Afr. Rhopalocera. Tr. E. S. Lond. 1896.
- *Teraolus auxo* Luc. reared from eggs laid by *T. topha* Wall. Ent. M. Mag. (2) VIII. 1897.
- Seasonal Dimorphism in Butterflies of the genus *Precis*. Ann. Mag. N. H. (7) II. 1898.
- Some experiments in seasonal Dimorphism. Ann. Mag. N. H. (7) VIII. 1901.
- Martin, F., Zur Entwicklungsgeschichte des polyembryonalen Chalcidiens *Ageniaspis* (*Encyrtus*) *fuscicollis*. Ztschr. wiss. Zool. CX. 1914.
- Mayer, A. G., A new Hypothesis of seasonal dimorphism in Lepid. Psyche VIII. 1897.
- Meck, El. B., Some variations in *Lucanus placidus*, statistically examined. Science N. S. XIII. 1901.

- Meijere, J. C. H. de, Sur un cas de dimorphisme chez les deux sexes d'une cécidomyide. Tijdschr. Ent. XLII. 1899.
- Über Jacobsons Züchtungsversuche bezüglich des Polymorphismus von *Papilio memnon* L. ♀ und über die Vererbung sekundärer Geschlechtsmerkmale. Ztschr. ind. Abstammungslehre. III. 1910.
- Meißner, O. (u. a. Autoren), Der zunehmende Melanismus der Lep. in der Nähe von Großstädten. Soc. ent. XXII., Ent. Wochenbl. XXV. 1908.
- Merle, R., La polyembryonie. La Nature. Ann. 41. 1912.
- Merrifield, Fr., Experimental Entomol. Factors in Seasonal Dimorphism. I. Congr. Intern. Ent. Brüssel. 1910.
- Meyer, Horodimorphismus von *Timandra amata*. Insektenbörse. XXII. 1905.
- Mjöberg, Er., Über *Psectra diptera* Burm. (Dimorphismus). Arkiv Zool. VI. (5) 1909.
- Mordwilko, A., Beitr. z. Biol. der Pflanzenläuse. Biol. Cbl. 1907/8.
- Montgomery, T. H., Are particular chromosomes sex determining? Biol. Bull. XIX. 1910.
- Morgan, Th. H., An alternative interpretation of the origin of gynandromorph. insects. Science XXI. 1905.
- The male and female eggs of Phylloxerans. Biol. Bull. X. 1906.
- The cause of gynandromorphism in Insects. Amer. Nat. XLI. 1908.
- The production of two kinds of spermatozoa in Phylloxerans. Functional „Female producing“ and rudimentary spermatozoa. Proc. Soc. exp. Biol. V, 1908.
- A biol. and cytol. study of sex determ. in Phylloxerans. Journ. Exp. Zool. VII. 1909.
- Sex determination and Parthenogen. in Phylloxerans and Aphids. Science N. S. XXIX. 1909.
- The predetermination of sex in Phylloxerans and Aphids. Journ. Exp. Zool. XIX. 1915.
- Morstatt, H., Zur Standischen Gliederung u. Ernährungsbiologie der Termiten. Bull. Soc. Ent. Suisse. XI. 1922.
- Müller, F., Die Zwitterbildung im Tierreich. Cosmos. XVII. 1885.
- Müller, G. W., Beobachtungen über pädogenetische *Miasor*-Larven. Zool. Anz. XL. 1912.
- Nachtsheim, H., Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. f. Zellforsch. XI. 1913.
- Nieden, F., Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei Lepidopteren. Zschr. wiss. Insektenbiol. III. 1907.
- Nüsslin, O., Generations- und Fortpflanzungsverh. der *Pissodes*-Arten. Verh. Nat. Ver. Karlsruhe. XIII. 1900.
- (Über *Chermes*) 1903—1909. Mehrere Arbeiten.
- Nußbaum, M., Zur Differenzierung der Geschlechter im Tierreich. Arch. mikr. An. XVIII. 1880.
- Oberthür, Ch., Subspecies et Morpha. Etudes de Lépid. comp. V. 1911.
- Osborne, J. A., Fernere Mitt. über Parthenogenese bei Coleopteren. Ent. Nachr. VIII. 1882.
- Osborn, H., Polymorphism in Hemiptera and some of its Significances. Proc. 7. int. zool. Congr. 1912.
- Osten-Sacken, C. R. v., Über den wahrscheinlichen Dimorphismus der Cynipiden-Weibchen. Stett. Ent. XXV. 1864.
- Pantel, J., A proposito de un *Anisolabis* alato. Mem. Acad. Barcelona. XIV. 1917.
- Pantel, J., et R. de Sinety, Sur l'apparition des mâles et d'hermaphrodites dans les pontes parthénogen. des Phasmes. C. R. CXLVII. 1908.
- Paoli, G., Due casi di ginandromorfismo nei Forficulidi. Boll. Soc. Zool. ital. (II) VII. 1906.
- Paulcke, W., Zur Frage der parthenogenetischen Entstehung der Drohnen. Anat. Anz. XVI. 1899.
- Pauls, Zur Erzeugung von Sommer-Generationen. Soc. Ent. XII. 1898.
- Péneau, J., Prem. notes sur le polymorphisme des Hémiptères dans l'ouest de la France. C. R. Ass. Fr. Sess. 34, 1906.
- Social Evolution in Wasps. Scient. Amer. Suppl. LXXVII. 1914.
- Pérez, I., Sur la prétendue parthénogenèse des *Halictus*. Actes. Soc. Linn. Bord. XLVII. 1895.
- Peyerimhoff, P. de, La variation sexuelle chez les Arthropodes. Ann. Soc. Ent. Fr. LXVI. 1898.
- Sur la poecilandrie dans le genre *Bythinus*. Bull. Soc. Ent. Fr. 1899.
- Paedogenèse et neotenie chez les Coléoptères (*Micromalthus*) Bull. Soc. Ent. Fr. 1913.

- Pictet, Arn., Quelques notions sur l'albinisme et le mélanisme. C. R. Soc. Lépid. Genève. II. 1910.
- Nouvelles recherches sur l'albinisme et mélanisme. Arch. Sc. Phys. nat. Genève. (4) XXX. 1910. Mém. Soc. Phys., Hist., Nat. Genève. XXXVII. 1912.
- Pierantoni, U., Larven-Hermaphroditismus von *Icerya*. Z. wiss. Insektenbiol. VII. 1911.
- Studiū sullo sviluppo d'*Icerya purchasi* Mask. Arch. Zool. Ital. V. 1912. VII. 1913.
- Poulton, E. B., *Precis octavia* and *sesamus* seasonal forms of one species. Tr. Ent. Soc. Lond. 1898.
- The significance of some second. sex. characters in Butterflies. Tr. E. Soc. Lond. 1907.
- Polymorphism in *Pseudacraea*. Nature XC. 1912.
- Prochnow, O., Wesen und Ursachen des Albinismus bei Lepid. Ent. Ztschr. Stuttg. XXIII. 1909.
- Die Färbung der Insekten. Schröders Handbuch. II. 1926.
- Rebel, H., Heimische u. exotische Schmetterlinge (Naturhist. Mus. Wien). 1927.
- Régimbart, M., Note sur le *Dytiscus* à femelles dimorphes. Bull. Soc. ent. Fr. 1905.
- Reichenbach, H., Über Parthenogenese bei Ameisen. Biol. Cbl. XXII. 1902.
- Reuß, T., Variation in *Vanessa urticae*: Seasonal etc. Entomol. XLII. 1909. XLIII. 1910.
- Reuter, O. M., Remarques sur les polymorphismes des Hémiptères. Am. Ent. Fr. 1875. 225.
- Rey, Eug., Saisondimorph exot. Lepidopt. Insektenbörse. XVII. 1900. Berl. Ent. Ztschr. XLV. 1900.
- Über den Melanismus bei Schmetterlingen. Berl. Ent. Ztschr. XLVI. 1901.
- Ribaga, C., La partenogenesi nei Copeognati. Redia. II. 1904.
- Ritter, C., u. E. H. Rübsamen, Die Reblaus. Berlin 1900.
- Roubal, J., Ein interessanter Fall von *Rufino* bei *Dytiscus latissimus*. Soc. Ent. XX. 1905.
- Ruhmer, S. W., Die Übergänge von *Araschnia levana* zu *prorsa*. Ent. Nachr. XXIV. 1898.
- Sahlberg, J., Sur le dimorphisme des ♀ de *Dytiscus*. Ent. Tidskr. 1880.
- Saunders, Edw., Female of *Megalocera erratica* dimorphic. Ent. M. M. (2) VIII. 1897.
- Schenkling, S., Parthenogenesis bei den Insekten. Deutsche Ent. Zeitschr. 1909. Ent. Rundschau. XXVI. 1909.
- Schleip, W., Die Reifung des Eies von *Rhodites rosae* u. einige allgem. Bemerkungen über Chromosomen bei parthenogenet. Fortpflanzung. Zool. Anz. XXXV. 1909.
- Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebn. Fortschr. Zool. III. 1913.
- Schrader, Fr., Sex determination in white fly (*Trialeurodes vaporariorum*). Journ. Morph. XXXIV. 1920.
- Schröder, Chr., Zur konstitutionellen Prävalenz der Melanismen. Ztschr. wiss. Insektenb. V. 1909.
- Schultz, O., Über den inneren Bau gynandromorpher Macrolepidopt. Ill. Ztschr. Ent. II. 1897.
- Über einige Fälle von Gynandrom. bei Lepid. Soc. Ent. XVIII. 1904.
- Zwei Fälle von Gynandromorphismus. Ent. Zeitschr. XXIV. 1918.
- Schulz, G. L., Melanismus im rhein. Industriegebiet. Intern. ent. Ztschr. II. 1908.
- Schulze, P., Albinismus u. Melanismus im Tierreich. Berl. ent. Zeitschr. LVII. 1912.
- Beiträge zu einer Theorie der geschwärzten Insektenformen. Deutsche Ent. Ztschr. 1918.
- Scudder, S. H., Antigeny or sexual dimorphism in Butterflies. Proc. Amer. Ac. XII. 1877.
- Seiler, J., Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. Experim. Beeinfl. der geschlechtsbestimmenden Reifeteilungen bei *Talaeporia*. Arch. Zellforsch. XV. 1920.
- Sémichon, L., Le cycle hétérogonique de *Pterocallis tiliae* et la présence de la chlorophylle. C. R. Ac. Sc. CLIII. 1911.
- Silvestri, F., Operai ginecoidi di *Termes*, con osservazioni intorno l'origine delle varie caste nei Termitidi. Atti Acc. Linc. (5) Rendic. Cl. Sc. fis. X. (1) 1901.
- Ergebnisse biologischer Studien an südamerikanischen Termiten. Allg. Ztschr. Ent. 1902. Redia 1903.
- Sjöstedt, Y., Monogr. der Termiten Afrikas. K. Sv. Vet. Ak. Handl. XXXIV. 1900. XXXVIII. 1904.

- Sladen, F. W. L., The Humble-bee. London 1912.
- Snyder, T. E., Changes during quiescent stages in the metamorphosis of Termites. Science 1913. Proc. Ent. Soc. Wash. XXV. 1914.
- Spuler, A., Weismanns neue Versuche zum Saison-Dimorphism. Biol. Cbl. XVII. 1897.
- Standfuß, M., Einige Andeutungen bezügl. der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausbildung des sexuellen Färbungs-Dimorphismus bei Lepid. Mitt. Schw. Ent. Ges. XII. 1913.
- Stevens, N. M., Studies in spermatogenesis II. A compar. study of the heterochromos. with special reference to sex determination. Carnegie Inst. Washington, Publ. 36. II. 1906.
- Strickland, E. H., A quiescent stage in the development of *Termes flavipes*. Journ. N. Y. Ent. Soc. XIX. 1912.
- Suffert, F., Bestimmungsfaktoren des Zeichnungsmusters beim Saison-Dimorphismus von *Araschnia*. Biol. Cbl. XLIV. 1924.
- Thompson, C. B., Origin of the Castes of the common Termite. Journ. Morph. XXX. 1917.
- Thompson and Snyder, The „Third form“ the wingless reproductive Type of Termites. Journ. Morph. XXXIV, 1921.
- Thomsen, M., Sex determination in *Trialeurodes vaporariorum*. Nature. CXVI. 1925.
- Thomson, Carol., Origin of the castes of the common Termite. Journ. Morph. Philad. XXX. 1917.
- Tillyard, R. J., On Dimorphism in the ♀ of *Iaschnur heterosticta* Burm. Proc. L. S. N. S. W. XXX. 1905.
- Trimen, R., Seasonal Dimorphism in Lepid. Tr. E. S. Lond. 1898/99. Nature. LIX. 1899.
- Uyttenboogaart, D. L., Hungerindividuen bij Lamellicornia. Tijdschr. Ent. D. 53. 1910.
- Vosseler, J., Über Zwitterbildungen bei Insekten. Jahresb. Ver. Württemb. XLIX. 1893.
- Wagner, N., Spontane Fortpflanzung bei Insektenlarven. Denkschr. Kasan Univ. 1862.
- Über die viviparen Gallmückenlarven. Ztschr. wiss. Zool. XV. 1865.
- Walsh, B., On dimorphism in the Hymen. Genus *Cynips*. Proc. Ent. Soc. Philad. II. 1863/4.
- Wasmann, E., *Termitoxenia*. Ztschr. wiss. Zool. LXVII. 1900. LXX. 1901.
- Weismann, A., Stud. zur Deszendenztheor. I. Saison-Dimorph. Leipz. 1876.
- New Experiments on the seasonal Dimorph. of Lepid. Transl. by Nicholson. Entomologist. XXIX. 1896.
- Wedekind, W., Die hermaphroditische Zusammensetzung der Partheno-Eier. Zool. Anz. XLVI. 1915/16.
- Wenke, K., Anatomie eines *Argynnis*-Zitters nebst Betr. über den Hermaphrod. bei Lepid. Ztschr. wiss. Zool. LXXXIV. 1906.
- Wheeler, W. M., The origin of ♀ and ♂ from the eggs of parthenogenet. workers. Science n. s. XVIII. 1903.
- The Polymorphism of Ants. Bull. Amer. Mus. N. H. XXIII. 1907.
- Ants. New York 1910.
- The phylogenetic development of subapterous and apterous castes in the Formicidae. Proc. Nat. Ac. Sc. Washingt. III. 1917.
- Social life among Insects. Scientif. Monthly XIV. 1922. XVI. 1923.
- Wheeler, W. M., and J. F. Mc Clendon, Dimorphic queens in *Lasius*. Biol. Bull. IV. 1903.
- Zander, G., Handb. der Bienenkunde. III. IV. Bau der Biene, Leben der Biene. 1911.
- Das Geschlecht der Bienenlarve. Z. Anz. XLIV. 1914.
- Zavrel, J., Paedogenese a parthenogenese n. *Tanytarsus*. Acta Soc. ent. Bohem. IV. 1907.

Sach- und Personenregister.

- Abdomen 116, 372, 373,
 384, 438, 449, 450, 451,
 452, 752, 1194, 1195,
 1229, 1274—1298
 Abdominalanhänge 747,
 1128
 — sekretorische 757, 758
 — transitorische 756—759
 Abdominalbeine 1130,
 1155, 1156, 1284
 Abdominalbeinbläschen
 1130
 abdominale Atembläschen
 334
 — Atembewegungen 371
 — Duftorgane 30
 — Ganglienketten 116
 — Nerven 117
 — Sinnesorgane 221, 222
 Abdominalganglien 766,
 767
 Abdominalgliedmaßen
 1164, 1165, 1172, 1240,
 1275, 1280
 Abdominalgriffel 1130
 Abdominalhalbring 547
 Abdominalkiemen 342
 Abdominalmetameren
 1196
 Abdominalmuskulatur 449
 bis 452
 Abdominalschaufel 337,
 338
 Abdominalsegmente 175,
 449, 729, 744—759, 761,
 767, 777, 780—784, 798
 bis 811, 1196, 1275 bis
 1298
 — Anzahl 1275
 Abdominalstigmata 319,
 354, 777
 — Anzahl 319
 Abductor alae primae 541,
 545, 547
 Abductoren 545
 Aberrationen 1357
 Abflachung 1324
 Abflug 563
 Abkühlungsgeschwindig-
 keit 404
- Abonyi, A. 309
 Abraxas 1056
 — grossulariata 842, 978,
 987, 992, 993, 1086
 — Varietät 1088
 Absolon, K. 226
 Absorption 421
 Abundismus 1357
 Abwehrtöne 74
 Acalypteren 1325
 Acalyptraten 1315
 Acanthia 128, 129
 — lectularia 1159
 Acanthomera teretrum
 369, 370
 Acanthomerinen 369
 Acanthophtirus 334
 accessorische Drüsen 312,
 481, 486, 491, 497, 498,
 500, 502, 503, 505, 509,
 513, 515
 — Exkretionsorgane 304,
 305
 — Speicheldrüsen 287
 Accommodationsapparat
 210
 Acentropus 335, 360, 1347
 — niveus 335, 360
 Acephalie 1178
 Acerentomiden 130, 131,
 224, 294, 320, 384, 467,
 481
 Acerentomon 1299
 — Doderoi 1218
 Achetiden 64, 72
 Acherontia 74, 122, 147
 — atropos 30, 31, 69, 299
 — lachesis 69
 — satanas 69
 Acholla multispinosus 935
 Achorutes armatus 602
 — muscorum 223
 — viaticus 282
 Achorutidae 416, 419, 480
 Achromatinerhaltung 851
 Achsenfaden 176, 846, 847,
 905—909, 943—946,
 981, 988, 990, 991, 1013
 Achsenzylinder 119
 Achurum 865
- Acidalia 564
 — aversata 499
 Acide lépidoptérique 8
 Acid, lepidotic 8
 acidophil 409
 acidophile Drüsen 266
 — Sekrete 277
 Acilius 50, 263
 — sulcatus 151, 340
 acinöse Drüsen 285
 Acptilia pentadactyla 31,
 32, 33
 Aclerda 516
 acone Augen 200, 201, 208
 Acraea 1351
 Acridier 1248
 Acridierypus 930, 947,
 1088
 Acridiiden 15, 64, 72, 73,
 93—95, 98, 99, 135,
 145, 160—167, 170, 183,
 207, 248, 252, 255, 280,
 301, 302, 399, 400, 412,
 413, 421, 485, 538, 840,
 852, 853, 858, 872, 878,
 880, 892, 905, 906, 908,
 909, 910, 946
 Acridioidea 163, 414
 Acridium 145, 329, 399
 — aegypticum 162, 887
 — granulatum 865, 874,
 877, 886, 914
 — lineola 1237
 — tartaricum 161
 Acridoxena Hewaniana
 1331
 Acroblast 903 905, 908,
 944, 991
 Acrolophitus 911
 Acroschismus Wheeleri
 1020, 1078
 Acrosom 846, 903, 905,
 945, 991, 1015, 1017,
 1020
 Acrosomumlagerung 991
 Acrydier 1313, 1324, 1330
 Acrydiiden 858
 Acrydiinae 914
 Acrydiodea 1272, 1267,
 1319, 1324

- Acrydium granulatus* 914
 — *incurvatus* 914
 — *obscurus* 914
 — *ornatus* 914
Actaletes 321, 333, 1300
Aculeata 106, 554, 1156,
 1221, 1272, 1273, 1279,
 1288
 Adam, Al. 1357
Adductor radii quinti alae
primae 544—547
Adela 6, 477
Adelidae 244
Adelung, N. 226
Adenoduct 502
Adernsystem 285
Adimonia 125
 Adler, H. 1357
 Adlerz, G. 309
 Adolph, G. 1305
Adopaea lineola 31, 32
Adventitia 393—396, 415,
 791, 795
Aelia 1289
Aeoloplus 911
Aeolothrips fasciata 1217,
 1265
äquale Teilung 925, 926,
 933
Aequationsteilung 837, 886,
 887, 890, 927, 985,
 1009, 1016
Aequatorialfurche 599
Aequatorialplatte 833, 839,
 854, 855, 883, 936, 965,
 966, 968, 974, 983, 984,
 987, 997
 — *hexaploide* 1085
aërostatischer Apparat 244
Aeschna 189, 324, 346,
 347, 395, 409, 453, 563,
 565, 1127, 1213, 1217
cyanea 491, 565
 — *grandis* 406
 — *junceae* 1297
 — *Larve* 387, 397, 414
 bis 416
Aeschniden 184, 274, 336,
 346, 376, 1018
 After 235
 Afterklappen 1276
 Afterschläuche 351
 Aftersegment 1195, 1276
Agabus 863
 — *hipustulatus* 345
agam 469
Agassiz, L. 433
Agelastica 584, 588, 671,
 674, 690
 — *alni* 122, 567, 815, 1081
Agéniaspis 582, 603—605,
 1061—1069
 — *fuscicollis* 614, 1064,
 1067, 1092
 — *testaceipes* 607
Agaspina 1193
Aglia tau 495, 497
Agrius 125
Agrion 185, 186, 198, 557,
 567, 574
 — *elegans* 205
 — *puella* 545, 565
Agrioniden 184, 257, 336,
 337, 348
Agriotes 468
Agriotypus armatus 364,
 365
Agrotis c nigrum 564
 — *praecox* 992
 — *triangulum* 992
Akron 761, 1194—1199,
 1206, 1211
Akrotergit 1235
Aktionszentrum 135
Alaptus 1313
Alaus myops 1152
Albinismen 1356
albuminogene Körnchen
 407
Albuminoide 405, 406, 409,
 416—419
Albuminoidkörnchen 417
Albuminoidkügelchen 416
Aleurodes 1039, 1134, 1137,
 1156
 — *citri* 333
Aleurodiden 1132, 1133,
 1150, 1161, 1163, 1166,
 1174, 1274, 1315
 Alfonsus, Al. 1357
Allis 518
Allometabola 1161—1164,
 1166
 Alten, H. v. 136
 Altum, B. 518, 524
Alucita Hübneri 535
Alulae 1269
Alydus 930, 1041
 — *pilosulus* 922
Alyson fuscatus 1296
Amans, P. 524, 568, 1305
Ameisen 49, 50, 52, 64, 66,
 73, 98, 103, 157, 206,
 245, 295, 375, 454, 462,
 470, 471, 515, 541, 553,
 575, 638, 646, 649, 690,
 696, 1001, 1063, 1064,
 1092, 1147, 1158, 1199,
 1200, 1213, 1222, 1233,
 1271, 1273, 1279, 1288,
 1335, 1341—1344, 1353
Ameisenähnlichkeit 1325
 bis 1328
Ameisenarbeiter 207, 470,
 553, 1196, 1200, 1233,
 1279
Ameisengäste 1158
Ameisenkönigin 1196
Ameisenlöwe 189, 1153
Ameisensäure 36, 45, 46,
 295
Ametabola 1117, 1126,
 1127, 1130, 1137, 1141,
 1144, 1158—1165
Ametabola Ametamorphia
 1159, 1163
Ametabolie 1159, 1163
 — *erworbene* 1159, 1163
 — *primäre* 1159, 1163
Amici 462
Amitose 406, 430, 431, 482,
 1028, 1033, 1042, 1043
Ammen 1354
Ammoniak 409
 — *karminsaures* 409, 411
 bis 413
Ammoniumurat 305
Amorphila sabulosa 564
Amnion 482, 483, 582, 620
 bis 660, 719, 726, 732 bis
 742, 814, 816, 818
 — *Dehnbarkeit* 732
 — *rudimentäres* 632, 635
Amnionanlage 581, 582
Amnionfalte 621—660, 662,
 663, 732, 797, 798
 — *rudimentäre* 635
Amnionhöhle 621—629,
 654, 656, 663, 729, 738,
 739, 797, 814
Amnionporus 556
Amöbozyten 406
Amorpha populi 482, 483,
 1155, 1283
Amphibien 1024
Amphibiotica, *perenni-*
branchiate 1172
amphibiotisch 1162, 1163,
 1167, 1168, 1172
Amphigonie 1020, 1096
amphipneustisch 319, 369
Amphipoden 1193, 1207
Amphiscepa bivittata 952,
 954
Amphitänstadium 835, 863
Amphitokie 1341
Amphitornus 911
Amphitrite 726
Ampullen 947, 500, 510
 — *Hypertrophien* 500
 — *pulsierende* 383, 400,
 401
 — *thorakale* 402
Ampullenmembran 401
Ampullenwand 401
Amylolytisches Enzym 257
Amythetes 424
Anabolia 191, 250, 267,
 268, 270, 275, 278, 279,
 283
 — *laevis* 237, 277, 284
 — *nervosa* 291
Anabrus 910
Analader 1257, 1258, 1260
Analdrüsen 284, 307—309
 — *Reservoir* 308
 — *Sekret* 308, 309
Analfächer 1260, 1261

- Analfächer, Reduktion 1261
 Analfeld 550—552, 1259
 Analis 1257
 Analkiemern 336, 358, 359
 Analmuskulatur 283
 Analöffnung 744, 747, 750, 752
 Analpartie 1254, 1260
 Analpfeiler 551, 553
 Analplatte 750, 751
 Analsegment 744—747, 750—753, 767
 Analsphinkter 283
 Analteil 549, 1260, 1261, 1269
 Anamerie 1141, 1168, 1171
 Anamerentoma 1141
 Anamorphia 1160
 Anamorphose 1142, 1172
 Anaphase 834, 839, 841, 851, 886, 890, 894, 925, 926, 956, 1083, 1089, 1096
 Anapterygota 1165, 1166
 Anargus subfuscus 365
 Anasa 949
 — tristis 745, 916, 917, 926—928, 939, 946, 947
 Anax 184, 1017
 — junius 1018
 — papuensis 1127
 Anchomenus marginatus 1210
 Aneistrona gigas 1215
 Ancylochira 125
 Andrena 285
 — clarkella 513, 1061
 Andricus 1352
 — punctatus 1064
 Andries, M. 1180
 Androconien 31
 Angiostoma nigrovenosum 959
 Anglas, J., 309, 524, 1180
 Anhangsdrüsen 255, 256, 467, 468, 484—495, 500 bis 506, 510, 513, 516 bis 518
 — ektodermale 506
 — mesodermale 506
 Anhangsorgane 487, 491, 500—503, 513, 516, 517
 Anhangsschläuche 255, 485 bis 517
 Anisolabis maritima 915, 1020
 Anisomorpha buprestoides 18
 Anisopteren 1268
 Anisopteryx comes 348
 Anisoscelis phyllopus 1250
 anisotrope Körper 419
 — Substanz 457, 462
 Ankerhaken 1014
 Anneliden 294, 468, 597, 704—728, 791—793, 811, 1168, 1188—1191, 1194
 Annelidenblastoporus 709, 714—717, 727
 Annelidenmakromeren 707, 710, 711
 Anobiiden 301, 1322
 Anobium 61, 72
 — paniceum 254, 295
 Anomala 269
 — Frischii 462
 Anopheles 502, 1026, 1044, 1048
 — bifurcatus 500, 1052
 — maculipennis 1046 bis 1048, 1052, 1053
 — punctipennis 972
 Anophelespuppe 356
 Anoplocnemis 1250
 Anpassung 1169—1171, 1176
 Antagonisten 438—440
 Antartophthirus ogmorrhini 334
 Anteala 1257
 Antecipeus 1228
 Antelabrum 1228
 Antennalganglion 102
 Antennalorgane 144, 178
 Antennalsegment 90
 Antenne 103, 145—148, 157, 178, 207, 400, 439, 447—449, 1202 bis 1204
 Antennenanlage 732, 745, 746, 753
 Antennenanschwellung 100, 104, 105
 Antennenarterien 401
 Antennenatmung 304
 Antennendrüse 1298
 Antenne, Geschlechtsdimorphismus 148
 Antennengefäß 400, 403
 Antennengefäßkörper 401
 Antennenglieder 439
 Antennenkugelgelenk 439
 Antennen, mehrästige 1202
 Antennenmuskulatur 439
 Antennenmerv 80, 90, 142
 — accessorischer 101
 Antennennervenlappen 100
 Antennensegment 744 bis 753, 761, 776, 781, 1201, 1202
 Antennensinnesorgane 145 bis 157
 Antennenzentrum 134
 Antennulae 1202
 Anthiciden 1327
 Anthidium 106
 — manicatum 564
 Anthocomus equestris 52
 Anthocoridae 1264, 1274
 Anthocoriden 1315, 1327, 1347
 Anthocharis cardamines 7
 Anthon, S. J. 524
 Anthony, J. 54
 —, M. H. 1180
 Anthophora 107
 Anthrax 554
 — sinuosus 964
 Anthrenuslarve 237, 242, 250, 262, 265, 270, 277, 279, 281, 283, 284, 302, 303
 Anthroherpon Apfelbecki 1327
 Anurida 638, 649, 699, 700, 713, 755, 803, 1076, 1207
 — maritima 597, 602
 Anurophorus 223, 597, 638, 649
 — laricis 480
 Anus 325, 750
 Aonidiella 516
 Aorta 384, 385, 387—392, 395, 400—402
 Aortaampullen 292
 Aortabogen 390—392, 402
 Aorta, hintere 388, 389
 — vordere 389
 Apachys Feae 1397
 Apanteles 370
 — glomeratus 265, 300, 1064, 1066
 Apatura 8
 Aphaena 1290
 Aphanipteren 180, 536, 537
 Aphelochiriden 1347
 Apheraky 524
 Aphidae 38, 40, 235, 288, 289, 421—424, 469, 515, 562, 629, 630, 640, 668, 669, 690, 697, 698, 706, 726, 737, 818, 1036, 1040, 1041, 1094, 1096, 1129, 1149, 1169, 1266
 Aphididae 538, 947, 949, 953, 955—959, 1274, 1315
 Aphidinae 957
 Aphilotrix 1352
 Aphis 146, 587
 — aceris 1081
 — avenae 1354
 — loniceriae 516
 — maidis radices 1354
 — palmarum 1041, 1095
 — piri 1354
 — ribis 40, 213, 515
 — rosae 577
 — saliceti 948, 949, 953, 955—959
 Aphlebia bivittata 17
 Aphodiinen 510

- Aphodius 125, 420
 Aphoruridae 479
 Aphrophora 1041, 1275
 — quadrangularis 950, 954, 955
 Apidae 40—42, 103, 105, 107, 123, 142, 154 bis 156, 243, 285, 300, 321, 393, 454, 1221, 1342
 — solitäre 107, 154, 155
 Apikalschlauch 176, 177
 Apikalzelle 416, 473, 474, 830, 848, 916, 948, 962, 976, 977, 1006, 1053, 1054
 — Degeneration 474
 Apion flavipes 304
 Apis 61, 98, 104, 117, 151, 158, 181, 205, 206, 243, 260, 272, 285, 295, 417, 471, 540, 541, 547—554, 574, 587, 634, 657, 667, 669, 671, 672, 690, 777, 996, 997—1005
 — mellifica 40—42, 62, 107, 123, 142, 154, 155, 157, 203, 271, 390, 391, 417, 421, 422, 431, 462, 478, 512, 513, 514, 548 bis 552, 564, 567, 828, 969, 997—1005, 1024, 1027, 1061—1067, 1081, 1088, 1092, 1221, 1286, 1337, 1338, 1340, 1341
 — Arbeiter 106
 Aplopus mayeri 865, 887, 914
 Apocrita 1221
 Apoden 453
 Apophysen 447—449, 453, 776
 Aporia crataegi 235
 Appositionsbild 202—204, 212
 Apterobittacus 1273
 Apterie 1336
 Apterygogenea 130, 131, 181, 208, 1022, 1075, 1076, 1114, 1149, 1271
 Apterygota 47, 144, 224, 294, 300, 384, 412, 414, 430, 455, 479, 536, 537, 593, 607, 661, 665 bis 671, 674, 698—701, 710, 713, 716, 718, 726, 744, 751, 753, 755, 785, 809, 1022, 1126, 1130, 1141, 1148—1152, 1158, 1159, 1162, 1164, 1217, 1218, 1233, 1251, 1270, 1280
 — anamnia 588, 596
 Arachniden 704, 708, 722, 759, 827
 Arachnoidea 1241, 1298
 Aradidae 19, 1274, 1321, 1347
 Aradus 517
 — dilatatus 1321
 Aranea 260
 Araneiden 1193
 Araneinen 762
 Araschnia levana 1350
 — aberr. porima 1350
 — gen. aest. prorsa 1350
 Arbeiter 471, 486, 514, 515, 1342—1346
 Arbeiterinnen 103, 514
 Arbeiterinneneier 1081
 Arbeitsteilung 508, 509, 515
 archaisch 1164
 Archianneliden 752
 Archiapiden 106
 Archicerebrum 102
 Archimerus alternatus 929
 — calcarator 930
 Archimetabola 1161—1166
 Archipterygota 1209
 Arctia caxa 977, 979
 — hebe 978
 Arctiidae 193, 361, 427
 Arcyptera fusca 62
 Argynnis 149, 497
 — aphirope 564
 — paphia 228
 Arixenia 1324
 Armbruster, L. 1111
 Arms, J. M. 1182
 Arndt 135
 Arnhart, L. 54, 433, 524
 Arnold, G. 1098, 1113
 Arphia 911
 — pseudonietana 911
 — tenebrosa 865, 878, 887, 911
 — simplex 865, 876, 887
 Arrhenotokie 1341
 Arten, brachyblastische 588—597
 — großkeimige 588, 652, 718
 — kleinkeimige 588—597, 718
 — tanyblastische 588
 arterielles Blut 387
 Arterien 384
 — hintere 392, 393
 Arterienklappen 393
 Arthropleona 321
 Arthropodenembryologie (Überblick) 708, 709
 Articulaten 716
 Artom, C. 1100
 Arvelius albopunctatus 916, 946
 Ascalaphus 189
 Ascaris 609, 827
 Ascodipteron 1202, 1230, 1250, 1274, 1336
 — phyllorinae 1231
 Asiliden 127, 152, 216 bis 218, 244, 472, 474, 1273, 1319, 1329
 Asilus 473, 474, 962, 963, 973, 1243
 — bivittatus 968
 — notatus 961, 964, 969 bis 972, 975
 — sericeus 963, 964, 969 bis 972
 Aspidosoma 424
 Aspidiotus 288, 516, 629
 Aßmuth, J. 524, 1357
 Assoziationselemente 118
 Assoziationszentren 106
 Asymmetrie 1304
 Asyndese 841
 atavistisch 470
 atelische Bildungen 1198, 1213, 1238, 1249, 1330, 1331, 1337
 atelomitisch 834
 Atembeschleunigung 372
 Atembewegungen 347, 371 bis 373
 — Anzahl 372
 Atemfalten 333, 334
 Atemgase 373, 383, 384
 Atemhömer 354—357
 Atemkammer 343
 Atemlöcher 352, 354
 Atemmuskeln 452
 Atemorgan 759
 Atemraum 339
 Atemrinne 338
 Atemröhren, äußere 334 bis 337, 350—357, 387, 388, 1301—1304
 — (Tracheen) 317—377
 Atemschuppen 334
 Ateuchus 125
 Atmung 338, 371—377, 384, 449, 1298, 1299
 Atmungsbewegungen, Zentrum 135
 Atmungsorgane 316—377, 1129, 1137, 1138, 1140, 1143, 1150, 1280—1284, 1299—1304
 Atractocerus 531, 1263
 Atrium 505, 506
 Atta 64
 Attacus atlas 13
 — pavonia major 495
 Attagenuslarve 250, 270
 Attagenus pellio 303
 Aubé, C. 54
 Aubert 452
 Audouin, J. 1305
 Augen 179—219, 1196 bis 1201, 1337
 — acone 200, 201, 208
 — einfache 179—199
 Augenentwicklung 179
 Augen, eucone 199, 209, 210
 Augenkapsel, chitinine 191, 196
 Augenleuchten 206

- Augenpigment 182–191
 Augenplatte 769, 771
 Augen, pseudocone 200, 201
 Augenreduktion 219
 Augensegment 1199
 Augenstiel 1209
 Augenteilung 210–212
 Augenvergrößerung 1337
 Augen, zusammengesetzte 179
 Aulocara 911
 Aurivillius, Ch. 518, 1357
 Aurorafalter 1340
 Ausschlüpfen 1147
 Ausführgang, accessori-
 scher 810
 Ausführgänge 467
 — Entwicklung 806–812
 — rudimentäre 808–812
 Auslösemechanismus 1244
 Außenast 1242
 Außenlade 1210, 1213 bis
 1216, 1220–1223
 Autosome 840, 841, 854
 bis 856, 859, 879–882,
 893, 918, 922, 925, 926,
 949, 955
 — Größenverhältnisse 854
 bis 857
 Autosomenanordnung 854
 bis 856
 Autosomenauflösung 902
 Autosomenring 933
 Axenfeld, D. 309, 568
 Axillaris 1257
 Ayers, H. 818
 Azteca 602

 Bach, M. 75
 Bachmetjew, P. 433
 Bacillus 483, 484
 — linearis 914
 — Rossi 85, 86, 255, 476,
 477, 914, 1029, 1093,
 1304, 1341
 Baehr, W. B. v. 1100, 1106
 Baer, K. E. v. 518
 — M. 54
 Bärentraubenblattlaus
 956, 957, 1095
 Baëtis 393, 475
 — rhodani 225, 1138
 Baetisca 341, 342
 — obesa 1208
 Bakterien 410, 421
 Bakterioidzellen 417, 421
 Balbiani, E. G. 226, 309,
 433, 518, 1357
 Balken 97, 453
 Ball, E. D. 1180, 1357
 Ballowitz, E. 1107, 1113,
 1115
 — K. 1097
 Baltzer, A. 524
 Balzflug (Hepialus) 28, 31
 Banasa 917
 — calva 937
 Bandelot, E. 135
 Banks, N. 1305
 Barber, H. 1180, 1357
 Barker, E. W. 1357
 Barlow, W. F. 377
 Barret, C. G. 54, 518
 Barrois, L. 818
 Basalmembran 284, 302,
 459, 509, 510
 Basalwulst 347
 Basch 309, 462
 Basipodit 1209, 1211, 1213,
 1229, 1241
 Basilare radii tertii 544
 — quarti 544
 — quinti 544 —
 Basilarstück 543, 546, 547
 Basisternit 1237
 basophil 409
 Basset, F. 1357
 Bassi, G. A. 377, 518
 Bataillon, E. 1180
 Batelli, A. 54
 Batellische Drüsen 44
 Bateson, W. 1357, 1358
 Batrachoseps 875
 Bauchdrüsen 37, 44, 45
 Bauchganglion 122, 124,
 667
 Bauchganglienkeite 77 bis
 80, 130, 131, 763, 764, 815
 — Anlage 764
 Bauchhalbring 547
 Bauchkette 395
 — abdominale 78, 129
 — thorakale 78
 — Tracheen 320
 Bauchmark 88, 127, 129
 bis 133, 455
 Bauchmuskeln 449
 Bauchplatten 449, 1234
 Bauchschienen 450–452
 Bauer, A. 463
 — V. 135, 1180
 La Baume Pluvinel, G.
 1182
 — W. 1182
 Baumgartner, W. J. 1097,
 1100
 Baumwanzen 1129, 1158,
 1262, 1278, 1321, 1324,
 1327
 Baylei, J. S. 54
 Beauregard, H. 309, 524,
 1180, 1305
 Becher, E. 309, 1305
 Bechertypus (Marksub-
 stanz) 106
 Becherzellen 274, 275
 Becker, E. 226, 1305
 — R. 1305
 Beecher, C. E. 1305
 Befruchtung 515, 825, 834,
 856, 1080–1097
 Befruchtungsraum 1081
 Begattung 1249, 1292
 Begattungsöffnung 1290
 Begattungstasche 468
 Begleitzellen 159
 Behn, W. 433
 Beijerinck, M. W. 1358
 Beille, L. 54
 Beinanhänge 750, 755
 Beinanlagen 746, 747, 752
 — rudimentäre 752
 Beinast, äußerer 1240
 — innerer 1240
 — lokomotorischer 1242
 Beinbeweglichkeit 1243
 Beinbewegung 453
 Beinduftorgane 28–30
 Beine 1229–1232, 1238
 bis 1250
 Beingelenke 1243
 Beinmuskelninnervierung
 114
 Beinnerv 113, 114, 169
 Beinpaar, erstes 412
 Beinsammler 1238
 Beinstummel 1280
 Beißorgane 1216
 Beker, B. 518
 Bela-Dezsö 433
 Bélař, K. 1097
 Bellesme, J. de 309, 568
 Bellonci 135
 Belostoma 339, 1301, 1313
 Belostomiden 1247, 1301
 Bembecinen 1223
 Bembex tarsata 1222
 Bemmelen, J. F. van 54
 Bembidula discisa 1222
 Benedicenti, A. 135
 Bengtsson, S. 1180, 1305
 Bequerel, H. et Ch. 54
 Beraea maurus 359
 Beraeapuppe 357
 Beraeinae 359
 Berger 136
 Bergh, R. S. 433, 818
 Bergevin, E. 1358
 Bergroth, E. 1305
 Berlese, A. 226, 433, 518,
 524, 1097, 1180, 1305,
 1332, 1358
 Berliner Blau 421
 Bernard, H. M. 378
 Bernhard, C. 518
 Bernard-Deschamps 54
 Berosus 363
 — spinosus 362
 Bert, P. 226
 Berté, F. 226
 Berthoumieu, G. v. 524
 Bertkau, Ph. 54, 519
 Bervoets, R. E. 1305
 Berytidae 20, 1319, 1329
 Bessels, E. 519
 Bethune-Baker, G. F. 1305
 Bethyriden 1273, 1327

- Bettwanze 19, 1024, 1041,
1144, 1274, 1304
Beuger, erster des zweiten
Beinpaares 454
— des dritten Beinpaares
455
— der Fühler 454
— fünfter 455
— seitlicher der Meta-
pophyse 454
Beweger des Kopfes 442
bis 449
Bewegung 402, 403
Bewegungssehen 205, 213,
218
Bezzi, M. 1305
Bibikoff, P. v. 463
Bibio 502, 1156
— hortulanus 502, 1337
— marci 502, 975
Bibionidae 127, 201, 217,
1255, 1337
Bickford, E. 519
Biedermann, W. 54, 136,
463, 1358
Bienen 40—42, 69, 98, 103
bis 107, 117, 123, 142,
151, 154—156, 158, 181,
205, 206, 243, 285, 295,
300, 321, 393, 417, 431,
454, 510—554, 573 bis
577, 585, 597, 601, 609,
1068, 1212, 1221, 1247,
1287, 1295, 1316, 1328,
1342
Bienenarbeiterinnen 1243
Bienenarbeiterin, Gehirn
105, 257
Bienendrohe, Gehirn 105
Bienenduftapparat 34
Bienenier 1081
Bienenhirn 105, 117, 118,
257
Bienengiftdrüsen 514
Bienenhaufen 404, 405
Bienenkönigin 477, 478,
513, 514, 1025, 1063,
1067, 1340, 1342
— Gehirn 104, 105
Bienenlaus 1273
Bienen, parasitierende 1339
Bienenschwärmer 1228,
1229
Bienenstachel 514
Bienenstöcke 404, 405
bilateral 1188
Bildungsdotter 573—577,
585, 597, 601, 609, 1021
Bildungszellen 3, 5, 406, 407
Bindegewebe 416, 472
— mesodermales 412
Bindegewebsfibrillen 396
Bindegewebszellen 3, 916
Binet, A. 136, 137
Binnenblase (Grabersches
Organ) 53
Binnenkugel 86
Biocoenosen 1322
Biorhiza 574, 581
— pallida 1352
Bird, C. A. 1358
birnförmiges Organ 487
Bischoff, W. 1180, 1305
Bisson, E. 54
Biston hirtaria 978
Bittacomorpha clavipes
323
Bittacus 189, 1246, 1247
Bizzozero 309
Blabera 421, 469, 483, 1251
bläschenförmige Sinnes-
organe 224
Blätter, Verspinnen 296
Blanc, L. 309
Blanchard, Em. 136, 433
Blaps 243, 507, 509
— gigas 507
— lusitanica 1006, 1008,
1009, 1012, 1013
— mortisaga 23, 34, 111
Blastoderm 584, 616, 639,
705
Blastodermsyncytium 633
Blastokinese 728—763
Blastomeren 584, 601—606,
708, 709
Blastophaga breviventris
1250
Blastophagiden 1335, 1348
Blastoporus, ovaler 717
Blastos 607, 613
Blastula 705
Blatt, somatisches 781 bis
784
— splanchnisches 781 bis
784
— unteres 660—689, 705
bis 728, 798
— — Dreiteilung 672—677
— — Entwicklungsarten
660—671, 704—728
— — Gliederung 672—677
— — Gliederung, primäre
672
— — Gliederung, sekun-
däre 672
— — Rinnenbildung 661
bis 664
Blatta 81, 145, 278, 574,
757
— germanica 10, 17, 392,
402, 865, 887, 1020
— — Hautaschenwand 17
Blattaformiae 1020, 1078,
1140, 1150, 1164
Blattariae 1020, 1078, 1115,
1116, 1165, 1203, 1209,
1228, 1231, 1232, 1244,
1252, 1254, 1259, 1267,
1272, 1277, 1290, 1296,
1304, 1313, 1315, 1318,
1322, 1324, 1328
Blatter 519
Blattgallen 1352
Blatthornkäfer 1070, 1153,
1204, 1238, 1247, 1250,
1313, 1330, 1337
Blattiden 16, 180, 183,
246, 248, 252, 255, 286,
295, 300, 372, 413, 417,
420, 421, 469, 483, 485,
588, 703, 767, 773, 785,
787, 793, 892, 946, 1033,
1214
Blattkäfer 1204
Blattkäfertypus 1318
Blattläuse 235, 295, 300,
423, 948, 953, 955—959,
1042, 1341, 1353, 1354
— parthenogenetische
1174, 1341
Blattnachahmer 1330
Blattoideen 1261
Blattwespen 25, 299, 300,
1328
Blaufärbung 8
Bläulinge 1349
Bledius taurus 1348
Blinddarm 262—264
— Funktion 263
Blindkäfer 1272
Blindsäcke 236, 256, 262
bis 264, 270, 484
Blindschläuche 236, 252,
253, 272, 300, 509
Blochmann, F. 524, 819,
1097, 1111, 1358
Blochmannsche Kerne
1065
Blunck, H. 819, 1113
Blut 25, 352, 358, 360, 373,
374, 383—393, 398 bis
402, 405—411, 428
Blutbahnen 384, 398—400
Blutbewegung 383, 400,
401
Blutdruck 372
Blutfarbe 405
Blutfarbstoff 405
Blutflüssigkeit 405—411
Blutgefäße 383—402
Blutgefäßentwicklung 788
bis 796
Blutgefäßsystem 318, 1187
Blutgeruch 406
Blutgewebe 415
Blutkanal 167
Blutkiemen 17, 265, 334,
335, 352, 357, 358, 359,
364, 369, 370, 373, 759,
1280
Blutkörperchen 401, 674,
675
Blutkreislauf 383, 399, 400
— doppelter 389
Blutlakunen 792, 793, 816,
817
— laterale 789

- Blutmenge 406
 Blutsauger 286
 Blutsinus 793
 Blutspritzen 26
 Blutströmungsrichtung
 384, 391, 392
 Blutung, reflektorische 24
 bis 26
 Blutwasser 405
 Blutzellen 405—412, 419,
 691, 693, 720, 723, 729,
 784, 785, 794, 796, 817
 Blutzirkulation 402, 793
 Boas, J. E. v. 524, 1180,
 1305
 Bobretzki, N. 819
 Bockkäfer 1204, 1337
 Bockkäfertypus 1318
 Boeydium 1232
 Boerner, C. 226, 1180, 1305,
 1358
 Boettcher, G. 1305
 Boettger, O. 136
 Boevig 524, 1180
 Bogdanow, E. A. 1332
 Bohls, F. 1305
 Boldyrew, B. Th. 1100
 Bolitophila cinerea 354
 Bombardierdrüsensekret
 69, 308
 Bombardierkäfer 69, 74,
 308
 Bombinen 1238
 Bombus 41, 107, 123, 157,
 206, 387, 453, 512, 564,
 567, 1342
 — agrorum 564
 — campestris 564
 — muscorum 512, 564
 — pratorum 512
 — terrestris 462, 564, 1069
 Bombyciden 403, 539, 554
 Bombyliiden 142, 149, 152,
 261, 1228, 1273
 Bombylius 207
 Bombyx 669, 690, 755,
 777, 778
 — callunae 258
 — lanestris 258, 305
 — mori 31, 33, 35, 46, 119,
 121, 243, 272, 278, 297
 bis 299, 326, 332, 386,
 401, 422, 430, 473, 495,
 497
 — quereus 406
 — rubi 406, 414
 Bongardt, J. 433
 Bonnet, Ch. 378, 524
 Bono, de 54
 Boopedon 911
 Bordage, E. 1305
 Boreiden 1273
 Boreus 189
 Bordas 54, 136, 309, 310,
 519, 1305
 Borgert, H. 54
 Borggreve, H. 1358
 Boring, A. M. 1106, 1116
 Borkenkäfer 61, 72
 Borstendrüsen 333
 Bostrychiden 72, 511, 1070,
 1922
 Bostrychus 61
 — stenographus 125
 Bouchardat, A. 310
 Bouchardatsches Reaktiv
 274
 Bouché 1180
 Bouvier, E. L. 1358
 Boveri, Th. 819, 1097
 Bowater, W. 1358
 Bower, R. H. 1097, 1103,
 1104, 1109
 Bowerbank, J. 433
 Boyles, R. 433
 Brachininen 509
 Brachinus 69
 — crepitans 308
 Brachycentrinae 357
 Brachyceren 152, 207
 Brachyelythren 468
 Brachypterie 1336
 Brachystola 911
 — magna 852, 854, 865,
 876, 887, 911
 Braconiden 105, 106, 154,
 157, 265, 1329
 Branchiae tubulatae 354
 Branchiaten 1170, 1171
 Brand, A. 1358
 Brandes, G. 55, 1358
 Brandt, A. 819, 519
 — E. 136
 — I. F. 136
 Brants, A. 226
 Brass, A. 519, 819
 Brauer, F. 378, 524, 1180,
 1305
 Braula 221, 1273
 — coeca 219
 Brauns, F. 1115
 Brechfurche 598
 Breed, R. S. 1180
 Brehm, S. 519
 Breit, J. 1358
 Breitenbach, W. 226, 1304
 Brenthaare 36
 Brenthiden 1338
 Breßlau, E. 519
 Bridges, C. B. 1107, 1108
 Brindley, H. 1358
 Brochymena 904, 944
 — quadripustulata 942
 Brothostethus annulipes
 21
 Brotolomia 27
 Browne, E. N. 1098, 1104
 Bruce, A. P. 819
 Bruchidae 1162
 Bruchus fabae 1164
 Brucke, E. Th. v. 378,
 463, 1180
 Brühl, L. 519
 Brues, Ch. Th. 378, 1116,
 1305, 1358
 Brullé, A. 1305
 Brunelli, G. 519, 1100, 1180
 Brunner von Wattenwyl,
 K. 226, 524, 1332
 Bruntz, L. 311, 378, 433,
 1305
 Brustinnenskelett 453
 Brustknoten 127, 128
 Brustnerv 113
 Brustringe 553
 Brustückenplatte 540
 Brutkanal 469, 511
 Brutsack 469, 483
 Brutschlauch 1336
 Bruyne, de C. 519, 1104,
 1180
 Buchner, P. 1097, 1100,
 1104, 1106, 1111
 Buckler, W. 1180
 Buder, J. E. 1109
 Bücherlaus 61
 Bügelfäden 868
 Bueno, J. R. de la Torre
 524, 1307
 Bürger, O. 819
 Buesgen, M. 55.
 Bütschli, O. 433, 463, 819,
 1097
 Buggles, A. G. 313
 Bugnion, E. 55, 226, 311,
 519, 1113, 1180, 1305,
 1358
 Bukettfäden 866
 Bukettpol 879, 880, 883,
 952
 Bukettstadium 836, 860,
 862, 863, 879, 880, 883,
 900, 921, 947, 951, 952,
 961, 979, 999, 1007,
 1018, 1025, 1032, 1047,
 1048, 1076, 1095
 Bulbus olfactorius 100
 Bull, L. 568
 Buprestiden 301, 1011, 1214
 Burger, D. 136
 Burgeß, E. 159, 433, 1305
 Burmeister, H. 226, 519,
 525, 1180
 Burr, Malc. 1360
 Bursa copulatrix 468, 479,
 484, 485, 489, 492—495,
 500, 513, 517
 Butler, H. 1305, 1358
 Butta, P. 1358
 Büttel-Reepen, H. v. 226,
 1358
 Byrrhiden 213
 Byrrhus 1152, 1322
 pilula 1321
 Cabera orbicularia 128
 Cabot, L. 1181
 Caecilius 1347

- Caenis* 130, 325, 341, 342, 424
 — *lactea* 212
 cänogenetische Bildung 1148
Cajal, R. v. 463, 525
Calciumoxalat 345
Calices 89
Calistella 223
Calix 98
Callicorixa praeusta 173
Callidium 125
Callidryas arganta 26
Calligrapha 614
 — *multipunctata* 615
 — *bigshyana* 615
 — *lunata* 615
Callimenus 1271
Callimorpha hera 564
Calliphora 220, 422, 469, 472, 473, 502, 574, 587, 964, 1123, 1177, 1236, 1288
 — *erythrocephala* 502, 615, 667, 668, 970, 973
Calliphoralarve 1225
Calliphora vomitoria 120, 142, 240, 556, 968, 972
Callosamia promethea 988, 991
Calmbach, V. 226
Caloppa 1205
Calops fuscus 1152
Caloptenus italicus 89, 412, 1130
Calopteryx 248, 348, 629, 1127
 — *virgo* 565
Calosoma 74
Calotermes rugosus 1255
Calycocten 274, 275, 277
Calycopteryx Moseleyi 536
Calyx 369, 491, 498
Camerano, L. 1358
Cameron, P. 525
Cannula 911
 — *pellucida* 852, 857, 911
Campion 1358
Campodea 300, 334, 479, 481, 574, 577, 584, 638, 699, 713, 753, 756, 1022, 1075, 1151, 1205, 1217, 1218, 1251, 1280
 — *staphylinus* 573, 652
Campodeiden 360, 1218
Campodeatheorie 1168
Camponotus 64, 574, 585, 595, 632, 633, 634, 646, 657, 696, 1024, 1063, 1067
 — *herculeanus* 998, 1000
Campylenchia binotata 955
 — *curvata* 955
Canalis spiralis 500
Candèze, E. 525
Canthariden 24, 150, 467, 1338
Cantharidin 25, 36, 406, 409, 510
Canto, P. 819
Capnia nigra 489
Capsidae 20, 21, 1244, 1264, 1315, 1319, 1326 bis 1329, 1347
Capsus 565
Capronsäure 439
Carabiden 10, 12, 25, 63, 87, 150, 213, 242, 244, 252, 262, 300, 307, 508 bis 511, 1011, 1070, 1075, 1269, 1318
Carabidenlarven 1210
Carabini 308
Carabus 112, 151, 243, 246, 308, 369, 454, 458, 506, 509, 1073, 1356
Carabus auratus 111, 247, 258, 462
 — *morbillosus* 506, 507
 — *silvestris* 98
 — *violaceus* 1074
Carausius 1029, 1031
 — *morosus* 914, 1029, 1030, 1093, 1095, 1341
Carazzi, D. 519, 1305
Carcharus 483
Carcinocoris erinaceus 1248
Cardia 237, 245—251, 261
Cardioblasten 783—796
Cardioblastenstränge 788
Cardioblastenverlötung 789—796
Cardo 490, 745, 1210, 1211, 1213, 1228
Carius, L. 55
Carlet, G. 55, 463
Carmon, H. G. 1116
Carnoy, J. B. 1097
Carothers, El. 1100
Carotin 51, 421
Carpenter, G. H. 1305, 1306
Carpocapsa pomonella 243
Carrière, J. 226, 819
Carrol, M. 1100
Carus, C. 433
 — *J. V.* 1181
Casagrande, D. 1181
Cassida 125
 — *australis* 1321
Cassididen 1321
Castniiden 1329
Catocala 13, 29, 45, 147, 626, 645, 646, 666, 668 bis 673, 682, 683, 690, 741, 742, 758, 778, 786 bis 788
 — *fraxini* 644, 674, 682, 757
 — *nupta* 625, 626, 644, 674, 693, 757
Cattie, J. Th. 136
Caudalanhänge 393
Caudalgefäße 393
Caudalkrümmung 732 bis 742
 — *Mechanismus* 732
Cauliculus 97
Causard, M. 1180
Cavum tympani 170
Cecidomyia 304, 615, 1158
Cecidomyiden 304, 354, 355, 470, 640, 818, 1169, 1273
Cecidomyidenlarven 469, 502
cellules à sphérules 409
Celyphus 1324
central body 49
Centriolen 833, 838, 844, 846, 862, 863, 883, 889, 898, 926, 930, 934, 939, 941, 943, 946, 981, 983, 988, 998, 1013, 1016, 1017, 1083
Centriole, hakenförmige 1009, 1010, 1020
Centriolenteilung 943
Centrodeseose 943
Centrosom 862, 906
Cephalokrümmung 739
Cephalopoda 712
Cephalotes 125
cephalothorakale Speicheldrüsen 287
Cephalothorax 1195
Cephiden 1322
Cerambyciden 9, 10, 63, 64, 150, 252, 510, 1011, 1213, 1313, 1318, 1322, 1330
Cerambyx dux 68
Cerapachys Peringueyi 1278
Ceraplatus 424
Cerapterus quadrimaculatus 308
Ceratipsocus venosus 1020
Ceratophyus 64, 66
Ceratopogon 196, 350
 — *bipunctatus* 356
Ceratopogoninen 1315
Ceratopsyllus canis 506, 1080
Cerci 1130, 1153, 1276, 1296—1298, 1304
Cercianlagen 747, 750—752
Cercopiden 949, 954, 1128, 1274
Cercopis 1275
Cerebellum 135
Cerebralganglion 89—107, 124, 125, 127, 130, 387
Cerebrofrontalkonnektive 82
Ceresa 951
 — *taurina* 950

- Cerfontaine, P. 525
 Ceria 1202
 Cerocoma 1338
 Cerula vinula 403
 Cetonia 13, 14, 510
 — aurata 126, 216, 266, 274, 511
 Cetoninen 510, 561
 Ceutophilus 857, 865, 886, 903, 910
 — maculatus 904
 Chabrier, J. 525
 Chadina, J. 226
 Chaîne 1361
 Chalcididae 157, 430, 1250, 1267, 1315, 1327
 Chalcididenlarven 1141
 Chalcosoma atlas 1338
 Chalicodoma 574, 585, 588, 634, 635, 657, 667, 669, 671, 690, 701, 749, 774, 777, 785
 — muraria 686, 688
 Champagnerpfropforgane 156
 Chapman, Th. A. 1181, 1358
 Charlton, H. H. 1114
 Chatin, J. 55, 136, 225, 311, 1306
 Chauliodes 1315
 Cheliceraten 1191, 1194, 1202, 1241
 Chermes 38, 289, 468, 470, 516, 955
 — abietis 1354
 — coccineus 225
 — Coolyei 1355
 — lapponicus 289
 — pectinatae 957
 — strobilobius 441, 517, 957
 Chermesidae 1132, 1161, 1163
 Chermesinae 957, 1132
 Cheloniarier 538
 Chelymorphia argus 1007, 1011
 Cheshire, F. R. 525
 Chiasma externum 94
 — inneres 94
 — interne 95
 — optico-olfactorium 100, 101
 Chiasmotypie 838, 866, 874 bis 877
 Chickering, A. M. 1104
 Child, Ch. 226
 Chilopoden 742, 756, 1207, 1233, 1234, 1238, 1241
 Chinesische Tusche 376
 Chionaspis 288
 — aspidistrae 289
 Chionea 1273
 Chironomiden 217, 429, 1249, 1273, 1315
 Chironomidenlarven 154, 179, 293, 335, 352, 353, 384, 385, 386, 391, 396, 402, 430
 Chironomidenpuppen 356
 Chironomus 174, 196, 203, 424, 574, 608, 615, 626, 1044, 1046, 1196
 — apulius 350
 — confinis 614
 — dorsalis 386, 396
 Chironomusfühler 1202
 Chironomus intermedius 429
 — plumosus 277, 356, 386, 407, 1144
 — riparius 386
 — variegatus 386
 — venustus 356
 — viridis 356
 Chironetes 326, 1208
 Chitin 3, 14, 141, 458, 459
 Chitinabscheidung 1170
 Chitinbäumchen 269
 Chitinbildung 265, 266, 269, 452
 Chitinbörstchen 271, 272
 Chitinecuticula 317, 1186, 1187
 Chitin, Durchlässigkeit für Flüssigkeiten 39
 — Gase 345, 373
 Chitinformel 4
 Chitinfortsätze, dorsale 452
 — innere 452, 453
 — laterale 452
 — ventrale 452
 Chitinhaare 426
 Chitinintegument 1196
 Chitinintima 265, 268, 269, 273, 485, 493—503, 507, 510
 Chitinlamellen 1252
 Chitinmembran, basale 273
 Chitinmodifikation 141
 Chitinnachweis 5
 chitinöse Hülle 472, 500
 Chitinpfeiler 1252
 Chitinsehne 446, 453
 Chitinskelett 1196
 Chitinsöhne 239
 Chitosan 4
 Chloëaltis 858, 911
 Chlor 427
 Chloroperla grammatica 489, 490
 Chlorophyll 8, 9, 14, 15, 257, 259
 Chlorophyllresorption 259
 Chlorophyllverdauung 257, 259
 Chobaut, A. 1181
 Cholodkovsky, N. 55, 311, 378, 519, 1097, 1100, 1107, 1109, 1116, 1306, 1358
 Chondriomiten 900, 944, 998
 Chondriosome 899, 900
 Chondriosomenteilung 900
 Chopard, L. 1305
 Chorda 176
 Chordotonalligament 174
 Chordotonalnerv 90
 Chordotonalorgane 142, 173—178
 — membrale 174
 — truncale 174
 Chordotonalorganinnervierung 114
 Chorion 478, 489, 504, 724, 732—734, 814, 1021, 1028, 1035, 1036, 1044, 1053, 1061
 Chorionporen 504
 Chorthippus 858, 861
 — curtipennis 857, 865, 868, 870, 886, 888, 911
 — parallelus 852, 854, 857, 859, 863, 874, 875, 876, 887, 912
 Chortophaga viridifasciata 865, 878, 887, 912
 Christophers, S. R. 1107
 Chromatiden 873
 Chromatinabgabe 1051, 1086
 Chromatindiminution 611, 613
 Chromatinfäden 861—864, 919, 973
 Chromatinknäuel 919, 978, 979
 Chromatinkörnchen 902, 917, 929
 Chromatinkörper, dichte 917, 918
 Chromatinnucleolus 841, 859, 878, 919, 929, 949, 952
 Chromatinplatte 950, 951
 Chromatinreifung 895
 Chromatinring 1070, 1072
 Chromatinspeicher 978
 Chromatinzerteilung, diffuse 1074
 chromatische Zentren 949
 chromatolytischer Zerfall 406, 407, 432
 Chromogen 17
 Chromomeren 933
 Chromosome 614, 833 bis 1097
 — accessorische 834, 840 bis 844
 — diffuse 917, 921, 922
 — diploid 839
 — Form 979
 — haploid 839
 — komplexe 856—859
 — mütterliche 856
 — spermiogonale 949

- Chromosome, überzählige 857
 — väterliche 856
 Chromosomenanheftung 834, 853, 854
 — atelomitic 884
 — median 834, 853, 893, 954
 — subterminal 834, 853
 — telomitic 834
 — terminal 834, 853, 882, 893
 Chromosomenauflockerung 902
 Chromosomenbläschen 850 bis 853
 Chromosomendiminution 1086
 Chromosomendegeneration 842
 Chromosomendrehung 926
 Chromosomenfäden 860
 Chromosomenfädenend-körnchen 870
 Chromosomengarnitur 855
 Chromosomenhüllen 968
 Chromosomenindividualität 834, 850, 856, 862, 873, 926
 Chromosomenkomplexe 603, 606, 881, 882
 Chromosomenkonjugation 831, 835, 836, 860, 863 bis 871, 920, 925, 982, 1094
 Chromosomenkontraktion 971
 Chromosomenkoppelung 986
 Chromosomenlängskonjugation 1025
 Chromosomennormalzahl 858, 890
 — diploide 964, 978
 — Variation 978, 979
 Chromosomenpaar B 868, 869
 Chromosomenpaarung 961, 963
 Chromosomenpermanenz 882—885
 Chromosomenpolarisation 971
 Chromosomenquerspalt 837
 Chromosomenreduktion 613, 831, 838, 890, 925, 926, 1085
 Chromosomensätze 483, 857, 899, 928, 931, 937, 1089, 1091
 Chromosomensatz, diploid 963, 969
 — *Drosophila* 965
 Chromosomensortimente 843
 Chromosomen, Spiralstruktur 853
 Chromosomentrennung 892
 Chromosomenverdichtung 922, 929
 Chromosomenverschmelzung 937
 Chromosomenzahl 833, 834, 839, 840, 910, 911, 912, 917, 935, 938, 978, 997, 1019, 1021, 1056, 1063, 1077, 1088—1091
 Chromosomenzerlegung 967
 Chrysis 1290
 — *ignita* 1289
 Chrysochraon 878
 Chrysogaster 200
 Chrysomela 125, 588, 645, 690, 774, 777
 — *coerulea* 119
 — *fastuosa* 511
 — *hyperici* 464, 516, 441, 675
 — *menthastri* 615
 — *populi* 37
 Chrysomeliden 64, 150, 308, 614, 690, 776, 1011, 1153, 1175, 1318, 1322, 1330
 Chrysomelidenlarve 37, 479, 1153
 Chrysomelidentypus 1325
 Chrysopa 14, 22, 47, 146, 189, 237, 239, 242, 246, 259, 260, 266, 267, 271, 273, 277, 279, 306, 307, 1079, 1158
 Chrysopalarven 40, 257, 273, 289, 290
 Chrysopa perla 238, 271, 491, 492
 — *vulgaris* 829
 Chrysotoxon vernale 1052
 Chun 311, 425
 Chylusdarm 251—261
 Ciaccio, G. V. 226, 463, 525
 Cicada 69, 70, 188, 201, 243, 757, 949, 1159, 1166, 1244, 1324
 — *concinna* 188
 — *mannifera* 517
 — *orni* 517
 — *plebeja* 284, 288, 467, 479, 1137, 1227, 1248
 — *septemdecim* 949, 952, 954, 1043
 Cicaden 70—72, 121, 180, 468, 517, 538, 1326, 1329, 1338
 Cicadariae 948—955, 959
 Cicadatra atra 288
 — *hyalina* 288
 Cicadellinae 13, 180
 Cicadetta montana 288
 Cicadidae 233, 538, 1161, 1163, 1233, 1313
 Cicadomyces *Ptyeli lineati* forma I. 424
 — — — — II. 424
 Cicindela 125, 225, 842, 1191, 1317
 — *sexguttata* 1006, 1008, 1009, 1012, 1014
 Cicindelidae 213, 216, 263, 509, 1011
 Cidaria bilineata 127
 — *ocellata* 644
 Cilien 273
 Cimbex 26, 300, 332, 333, 390, 397, 1154, 1276, 1278, 1294
 — *variabilis* 535
 Cimbicidenlarven 26
 Cimex 288, 301, 1274
 — *lectularius* 19
 Cimicidae 19, 1274
 Cimicinsäure 20
 Circotettix lobatus 856, 857, 858, 891, 892, 912
 — *rabula* 858, 912
 — *verruculatus* 857, 858, 876, 912
 circumintestinaler Leibeshöhlenraum 398
 Circumintestinalsinus 384, 398, 399, 400, 402
 Citerre, P. 1358
 Citronenfalter 1340
 Cixius 1276, 1286
 Cladodes 424
 Claparède, Ed. 226, 227
 Clastoptera obtusa 950
 Claus, C. 55, 227, 525, 1358
 Clavellaria 26
 Clavicornier 1315, 1321
 Clavicalae alae primae 541
 — *secundae* 541
 Claviger testaceus 52
 Claypole, A. 819, 1114
 Cleandrus graniger 413
 Cleophana linariae 128
 Cleriden 213, 215, 510, 1327, 1348
 Clitumnus serrulatus 1319
 — *patellifer* 484
 Cloë 210, 213, 392
 — *fuscata* 211, 212
 Cloëon 130, 210, 212, 345
 — *dipterum* 324, 345, 389, 392, 393, 399, 400, 488
 Clostera anachoreta 497
 — *anastomosis* 497
 Clypeolabralanlage 745, 747, 748, 750, 754
 Clypeus 745, 747, 1212, 1228, 1229
 Clytra 574, 584, 588, 669
 — *laeviuscula* 615
 Clytus 1328
 Cnaphalodes strobilobius 1354
 Cnemidolestes 1232

- Cnemidotus* 361, 1142,
 1300
 — *caesus* 1299
Cnemidotuslarve 362
Cobboldia 369
Cobelli, R. 227, 1909
Coccerin 39
Coccidae 38, 180, 235, 262,
 319, 384, 421, 516, 629,
 630, 640, 698, 726, 734
 bis 738, 818, 949, 959
 bis 961, 1024, 1027,
 1039, 1041, 1129, 1132,
 1135, 1148, 1149, 1150,
 1159, 1160—1163, 1166,
 1168, 1174, 1221, 1230,
 1250, 1266, 1274, 1303,
 1334, 1336, 1340, 1356
Coccinella 126
 — *bipunctata* 565
 — *ocellata* 511, 1070
 — *5-punctata* 125
 — *7-punctata* 25, 125
Coccinellidae 24, 25, 409,
 467, 510, 1011, 1321
Coccinellidenlarven 40, 47
Coccinellidentypus 1325
Coccus 288, 1023
 — *cacti* 39, 300, 384, 473
Cochenille 413
Cockerell, T. D. A. 1358
Coccum 236, 262—264, 270,
 272
 — *Innervierung* 134
 — *Funktion* 269
Coelom 384, 468, 779, 781
 bis 788, 793, 796, 800,
 801
Coelomsäckchen 779, 781
 bis 788, 793—796, 807,
 811
 — *Dreigliederung* 786
Coelomtheorie 705
Coelothel 414
coelotheliale Auskleidung
 364
Cohnheim 463
Cohnheimsche Felderung
 455
Colaenis 22
 — *dido* 7
Coleoptera adephaga 479,
 1022, 1027, 1069, 1070
 bis 1075
 — *polyphaga* 1022, 1024,
 1027, 1069, 1070, 1075
Coleopteren 11, 14, 22, 34,
 49, 52, 61, 63, 66, 67,
 72, 74, 79, 83, 87, 111,
 112, 114, 125, 126, 144,
 178, 180, 181, 196, 200,
 201, 213—216, 237, 243,
 253, 262, 272, 276, 277,
 285, 296, 300, 304, 319,
 330, 333, 334, 339, 340,
 362—364, 372, 393, 407,
 409, 420, 422, 424, 430,
 452, 453, 454, 458, 462,
 468, 469, 474, 479, 506
 bis 511, 536, 537, 540,
 553, 554, 560, 561, 565,
 577, 582, 584, 621, 625,
 640, 641, 666, 669, 671,
 674, 675, 690, 693, 695,
 697, 703, 756, 757, 767,
 776—778, 786, 792, 793,
 828, 834, 841—843, 847,
 941, 992, 1005—1016,
 1025, 1026, 1039, 1047,
 1069—1075, 1113 bis
 1114, 1119, 1123, 1125,
 1142, 1145, 1149, 1153,
 1156, 1158, 1159, 1160,
 1161, 1164, 1166, 1167,
 1175, 1200, 1201—1204,
 1207, 1209, 1221, 1227,
 1231—1233, 1241, 1243,
 1244, 1247, 1254, 1261,
 1262, 1272, 1277, 1278,
 1279, 1288, 1290, 1298,
 1300, 1304, 1313, 1315,
 1316, 1318, 1321, 1322,
 1324, 1327—1330, 1335,
 1337, 1338, 1340, 1348,
 1353
Coleopterenlarven 1121,
 1124, 1152, 1153, 1157,
 1211, 1221
 — *Nervensystem* 125, 126
 — *Schuppen* 9
 — *Sinnesorgane* 150, 151
Colias 26, 992
 — *edusa* 558, 564
 — *rhanni* 564
Collembolen 48, 144, 208,
 222—224, 282, 300, 320,
 321, 416, 419, 429, 479
 bis 481, 597, 638, 648,
 649, 652, 659, 671, 674,
 690, 695, 703, 708, 711,
 713, 718, 719, 720, 721,
 738, 739, 740, 742, 753,
 755, 756, 799, 801, 803,
 1075, 1130, 1146, 1150,
 1159, 1161, 1162, 1172,
 1192, 1196, 1218, 1232,
 1279, 1284, 1300, 1303,
 1304, 1315, 1338
Collembolenembryo, *Bla-*
stokinese 739
 — *Segmentierung* 753 bis
 756
Collembolen, *Hautsinnes-*
organe 144
Colletes 1339
Collum 250
Colpocephalum 189
Colymbetes 151, 1015
 — *fuscus* 1071
Colobathristiden 1319
Colobopsis 1344
Colobopsis etiola 1344
Columna ventralis 110 bis
 112, 115
Combes, B. 55
Commissura ventralis an-
terior 111, 115
 — *posterior* 111, 115
Comstock, J. H. 378, 1306
Condylus mesonoti 543
 — *supralaminae* 544
Coniopterygiden 1266, 1315
Conklin, E. G. 1100
Conopiden 142
Conorhinus sanguisugus
 935
Constrictotermes tenuiro-
stris 1345
Contarinia 1157, 1199
Conte, A. 311, 313, 378,
 433, 1111
Contejean, O. 378
Cook, M. H. 1109
Copeognathen 43, 1150
Copepoden 838, 1171, 1193
Copidosoma 1066
 — *Buyssoni* 606, 1064,
 1092
 — *gelechia* 1064, 1066,
 1092
Copriinen 510
Coprophagen 251
Coptocycla aurichalcea
 1011, 1015
 — *guttata* 1011
Coranus 1227
 — *subapterus* 64
Cordulia aenea 395, 565
Coreiden 19, 842, 925, 927
 bis 931, 937, 938, 1298,
 1244, 1250, 1319, 1327,
 1330, 1337
Corethralarve 174, 177,
 224, 236, 238, 239, 240,
 242, 295, 335, 351, 384,
 402
Corethra plumicornis 135,
 352
 — *Puppe* 336
Cori, J. 527
Corixa 160, 171—173, 207,
 332, 335, 339, 401, 629,
 1221, 1246, 1309
 — *Geoffroyi* 64, 1249
 — *Linnei* 1303
 — *striata* 64
Corixiden 1245, 1248
Cornalia 525
Cornea 180—194, 208—219
Corneabildung 202
Corneafacette 199, 200, 209
 bis 219
Corneagenzellen 180—199,
 202, 208
Cornealinse 180—199, 208
 bis 219
Corotoca 1331

- Corpo fungiforme 97
 -- stratificato 94
 Corpora allata 86, 87, 224
 -- pedunculata 103, 104
 Corps pédonculé 97
 Corpus adiposum 415—425
 -- allatum 86
 -- luteum 609, 814, 815, 818
 -- pedunculatum 97, 103
 Cornu, M. 1358
 Corrodentia 527, 1020, 1150, 1159, 1160, 1161, 1164, 1165, 1214, 1244, 1272, 1287, 1315, 1325
 Corydalis 1209, 1337
 -- cornutus 350, 1208
 Corydia 17
 Cossiden 242, 244, 321, 1313
 Cossus 128, 538
 -- cossus 78, 128, 291, 292, 554
 -- ligniperda 128, 331
 Costa 549, 550, 1256
 Costalader 551
 Costalfeld 550, 552
 Costalplatte 550, 552
 Costalteil 549
 Costalumschlag 27
 Coste, F. H. P. 55
 Cottreau, J. 227
 Couronne ganglionnaire 94
 Couvreur, E. 378, 1181
 Cowan, W. F. 525
 Cowdry, E. V. 1098
 -- N. H. 1098
 Coxa 113, 444, 446, 447, 449, 453, 1213, 1216, 1241
 Coxae cardinatae 1244
 -- rotatoriae 1244
 Coxaldrüsen 294
 Coxalfalte 446, 448, 449
 Coxalglied 1209, 1210
 Coxalkiemer 349
 Coxalmuskulatur 445
 Coxalorgane 1240
 Coxalrand 447
 Coxalwand 448
 Crabro 123
 Crampton, G. C. 1181, 1306
 Crataerhina 196
 Cratomorphus 424
 Crawley, W. C. 1358, 1359
 Cremastogaster 64
 Creophilus 125
 Creutzburg, N. 423
 Cricetomys 579
 Crioceris asparagi 1153
 -- merdigera 462
 Criocerinen 64
 Crista acustica 169
 -- postica mesonoti 543
 crossing-over 866
 Crurallobus 110—112
 Cruralmasse, untere 111
 Cruralnerv 111, 112
 Crustaceen 93, 385, 591, 704, 708, 722, 788, 1168, 1170, 1191, 1194, 1197, 1202—1207, 1209, 1211, 1233, 1238, 1241, 1298
 Cryptenschlauch 280
 Cryptocerata 207, 1247
 Cryptokristalle 419
 Cryptometabola 1161 bis 1163, 1167
 Cryptometabolie 1126, 1179
 Cryptorhynchus lapathi 64
 Ctenolepisma 412, 420
 -- lineata 413, 414, 416, 417
 Ctenophora 330
 -- Larve 387
 -- Puppe 355
 Cubitalader 1257
 Cubitus 1257
 Cuccati, G. 136
 Cucullia argentea 992
 Cuénot, L. 55, 311, 433, 525
 Culex 154, 179, 220, 424, 473, 502, 565, 922, 968, 971, 1226
 -- annulatus 565, 1142, 1303
 Culexeier 295
 Culexlarve 154, 174, 224, 336, 350, 351
 Culex nemorosus 350, 351, 417
 -- pipiens 62, 500, 565, 840, 962, 964, 969, 973, 1048, 1052
 Culexpuppe 335, 336, 351, 1303
 Culiciden 127, 178, 179, 217, 1049, 1143, 1229, 1302
 Culiciformes 127
 Cummings, B. F. 1307
 Cumulus primitivus 716, 718, 727
 Cuneus 1264
 Cunningham, J. T. 1358
 Curare 427
 Cureulioniden 9, 64, 72, 125, 150, 510, 511, 1070, 1244
 Cuticula 2—5, 14, 46, 47, 141, 317—319, 373, 410, 421, 452, 458, 775
 Cuticularbildungen 4—14, 46, 47, 141, 266
 -- Durchlässigkeit f. Gase 373
 Cuticularisierung 2, 3
 Cuticulaschichten 3, 4, 46
 Cuticularverlagerungen 452
 Cyaniris argiolus 1351
 -- parvipuncta 1351
 Cybister 239, 244, 246, 249, 252, 263, 266—270, 279, 280, 283, 284, 398, 1008, 1010
 -- Roeselii 402, 1007, 1009
 Cyclostomata 712
 Cyehrus rostratus 63, 64
 Cyclopslarven 1141, 1142, 1145, 1146, 1164, 1166, 1168, 1279, 1280
 Cyclorhapha 207, 1302
 Cydnidae 19, 1247, 1325
 Cylianderepithel 1033
 Cyliandracheta 1322
 -- Spegazzinii 1323
 cylindriform 1153
 Cymatia coleoptrata 173
 Cynipidae 105, 106, 154, 1277, 1327, 1340, 1341, 1352
 Cynips 1063, 1064, 1352, 1353
 Cynomyia mortuorum 153
 Cyphon 301, 362, 1252, 1277
 Cyphonia 1232
 Cyphoniden 362
 Cyphonlarve 1251
 Cyrtoneura stabulans 152
 Cysten 410, 481, 482, 829, 848, 915, 948, 962, 977
 Cystenwand 481, 482
 Cystenwandzellen 852, 977, 992, 996
 -- Teilung 852
 Cystenzelle 482
 Cystosoma Saundersi 1335
 Cytoplasma 406, 408, 411, 417—419, 424, 430, 432, 473, 897—900, 907, 939 bis 941
 Cytoplasmahülle 907
 Czerski, S. 819
 Dactylotum 912
 Dahl, F. 55, 227, 1307
 Daiber, M. 519, 1100
 Dalla Torre, K. W. 1348
 Dampf, A. 1181
 Danaiden 30
 Danais 27
 -- archippus 391
 -- cleona 7
 -- plexippus 6
 Dareste, C. 433
 Darm 234—309, 455, 1187
 Darmanatomie 235—265
 Darmatmer 473
 Darmatmung 265, 336, 344, 345, 348, 351, 359
 -- Histologie 265—282
 Darmaufhängung 543
 Darmblutsinus 791—793
 Darmentwicklung 660 bis 704
 Darmepithel 265

- Darmfalten 270
Darmfaserblatt 282—284
Darmkanal 236, 243, 247,
251, 254, 256, 260, 263,
264
— Anhänge 285—309
Darmkiemen 346—348,
374, 1128, 1140
Darmklappen 231, 282
Darmkrypten 720
Darmlänge 251, 252, 262,
270
Darmmuskelschichtanlage
783
Darmmuskulatur, Inner-
vierung 134, 283
Darmperistaltik 400
Darmpleura 458
Darmsekrete 257—259
Darmtracheenstämme 329,
367
Darmtraktus 234—309
Darwin, Ch. 75, 1179
Dasypoda 1154
Dasyllis grossa 962, 964,
968, 970—972, 975
Dasystoma 121
Dasytis niger 304
Dauerflug 462
Davis, H. Sp. 519, 1100,
1307
Davy, J. 311
Davydoff, C. 434
Debaissieux, P. 1113
Deckflügel 1203
Deckzellen, epidermale 3.
Decticus 73, 906, 908,
1032
bicolor 477
verrucivorus 64, 67, 68,
170, 372, 373, 412, 565,
829, 853, 854, 865, 874,
887, 898, 903, 907, 910
Deegener, P. 55, 227, 311,
525, 819, 1181, 1307
Defäkation, intermittie-
rende 262
Degeer, K. 525
Degeneration 406, 407, 411,
417
Degenerationsfeld 657 bis
659
degenerierende Amöbo-
cyten 406
Dehome, A. 1109
Deibel, J. 378
Deilephila 988, 1098
— elpenor 535
— euphorbiae 149, 216,
274, 277, 372, 377, 979,
981, 992, 1053, 1056,
1060, 1062
Dekapitation 107
Dekapoden 1170, 1193,
1207, 1238, 1241
Delage, J. 1358
Delamination 666, 668,
709, 768
de la Torre Bueno 524, 1307
Delboeuf 1332
Delias belisama 7
— egialea 7
Dell, J. A. 525
Delphaciden 1274
Delphacinen 1347
Delphusa 1170
Demandt, C. 1113
Demodikoff, K. 55, 525
Demodikoffs Linse 474, 475
Demoll 227, 568, 1307
Dendrit 117, 118
depress 1152
Depressor capitis horizon-
talis 109
Derham, Ch. 55, 525
Desny, A. 530, 1310
Dermaptera 86, 243, 301,
469, 479, 481, 482, 537,
625, 640, 672, 680, 744,
756, 773, 776—779, 785,
786, 792, 810, 812, 813,
892, 915, 1019, 1022,
1028, 1077, 1078, 1115,
1128, 1150, 1159, 1160,
1164, 1165, 1202, 1209,
1227, 1233, 1254, 1261,
1263, 1272, 1287, 1297,
1315, 1324
Dermapteren 301
Dermestes 34, 250, 281
— vulpinus 202
Dermesteslarve 281
Dermestiden 9, 180, 213,
1322
Desguin, E. 1307
Deuterencephalon 90 bis
100, 101, 130, 767—770
Deutocerebrallöben 97
Deutocerebrum 90—93,
97, 100, 101, 105, 130,
767—770
Deutrophragma 453, 454
Deuterozygie 1234
deutliches Sehen 203, 204
deutbroch 1040
Deveaux, H. 378
Dewitz, H. 55, 56, 311, 478,
434, 1181, 1305
— J. 1181, 1305
Diabrotica 938, 1011
— duodecimpunctata 1013
— soror 1013
Diakinese 836, 838, 860,
866, 871, 883, 922 bis
925, 930
Dianthoeia capsicola 992
Diamphipnoa 349
Diapheromera 304
— femorata 1033, 1034
Diaphragma 399, 790
— muskulöses 399
— ventrales 398, 399
Diaphragmata 377, 384,
396—400, 402
Diaspiden 1135
Diaspinen 1135
Diaspis 1166
Diastole 386, 390, 393, 396,
398, 401, 402
Dichonia 27
Dickdarm 251, 262, 265,
270
Dickel, O. 819, 1359
Dicranotropis hamata 1347
Dicranura bifida 258
— furcula 258
— vinula 36, 45, 258, 407,
992, 1155, 1283, 1284
Dictyoneuriden 1251
Dictyophora europaea
1263
Dictyopterus sanguineus
125
Dictyopteryx microcephala
489, 490
— signata 394
Dictyosome 941, 944
Dicyrtoma 419
— minuta 1285
Dicyrtomenen 1162
Didonis biblis 26
Dierekx 311
Diestrammena 1030, 1031
— marmorata 853, 879,
880, 887, 902, 910
Dietl 136
Dietrich, W. 227
Differenzierungsmitosen
1072
Differenzierungsteilung
1070—1072
Differenzierungszone 1068
diffuses Stadium 121, 923
Diffusion 374
digametisch 1088, 1090
Digestion, intracelluläre
410
dikondyle Mandibeln 1209
Dilar 1290
Dilatatoren 239, 283, 438
— dorsale 438
— ventrale 438
Diminutionsmitose 611,
612
Diminutionsvorgänge 609,
611, 613
Dimmock, G. 1181
Dimorphismen 1334—1350
Dimorphismus, sexueller
1334—1347
Dione 22
Diopsis 1200, 1202, 1330
dioptischer Apparat 180,
200
Diplatys 1128
Diplocodus 937
— exsanguis 935
diploid 831

- diplognathe Mandibeln 1209
 Diploglossaten 1150, 1164, 1165, 1206, 1272, 1287
 Diplomerata 1161
 Diplopoden 659, 720, 742, 1193, 1233, 1234, 1241
 Diplosom 841
 Diptoptera 1259
 Diplopterus dytiscoides 1262
 Diplotänstadium 835, 863, 920, 926, 933
 Dipneusta 712
 Diptera 10, 13, 78, 79, 126, 127, 142, 144, 179, 180, 194–196, 200, 201, 207, 216–221, 242–244, 262, 271, 277, 283, 291, 296, 300, 301, 326, 350 bis 357, 372, 396, 420, 430, 452, 453, 458, 468, 469, 472–474, 479, 500 bis 506, 536–540, 554, 565, 577, 626, 669, 671, 690, 693, 786, 828 bis 830, 833–835, 840 bis 843, 961–976, 1022, 1027, 1039, 1044 bis 1053, 1119, 1120, 1123, 1126, 1134, 1142, 1149, 1156, 1158, 1159, 1161, 1166, 1167, 1200, 1201–1204, 1209, 1224, 1225, 1227, 1228, 1230, 1231, 1233, 1234, 1244, 1245, 1249, 1254, 1266, 1267, 1269, 1271, 1273, 1274, 1277, 1278, 1286, 1288, 1290, 1298, 1302, 1315, 1319, 1321, 1324, 1325, 1327, 1328, 1329, 1330, 1334, 1336, 1337, 1356
 — brachycera 200, 207, 467
 — cyclorhapha 207
 — nematocera 468
 — pupipara 1126
 Dipterenchromosome, Größe 966
 Dipteren, Hautsinnesorgane 151–554
 — larven 53, 174, 235, 236, 242, 1178, 1205, 1224, 1233
 Dipterenmaden 1124, 1197, 1224
 Dipteren, Nervensystem 126, 127
 — parasitäre 365–369, 503
 Dipterenpuppen 354–357
 Dipterenretinula 218
 Dipterenrüssel 153
 Dircenna xantho 26
 direkte Bewirkung 1179
 Dipsocoridae 1264, 1274, 1315
 Distalchorda 177
 Dissosteira carolina 849, 854, 860, 861, 865, 872, 876, 878, 879, 883, 887, 905, 907, 912
 Divaz, N. 1104
 Divergenz, geschlechtliche 1333–1358
 Divergenzerscheinungen 1175–1179, 1333–1358
 Divertikel 279–281, 284
 Divertikelsekret 281
 Dixey, F. A. 1358
 Dixippus morosus 484
 Dixiden 127, 152
 Doenitz, W. 463
 Dogiel, J. 434
 Dogs, W. 378, 1307
 Doherty, W. 1358
 Dohrn, A. 525, 819
 Dolichopodidae 127, 952
 Dolichopus 472
 Donacia 125, 256, 296, 301, 364, 574, 584, 588, 589, 591, 596, 616, 623, 625, 640, 657–665, 696 bis 671, 674, 681, 682, 686, 690, 703, 733–738, 756–763, 765, 767, 777 bis 779, 780, 782, 785, 788–800
 — aquatica 363
 — crassipes 616, 623, 625, 661–665, 671, 680, 780 bis 785
 Doncaster, L. 1109, 1110, 1111, 1358
 Donisthorpe, H. St. 1359
 Doppelaugen 210–212, 216 bis 218
 Doppelbrechung 457
 Doppelchromosome 838, 982
 Doppelkernzellen 478
 Doppelknoten (Ganglien) 107, 108, 123, 128, 129, 131, 134.
 — abdominale 104, 115, 123, 124, 132.
 — thorakale 107, 108, 123
 Doppelkreuze (Tetraden) 922
 Doppeltetraden 876
 Dor, H. 227
 d'Orchymont, A. 1181
 Dorsallobus 110–112
 Dorsaldrüsen 19, 20
 Dorsalgefäß 789–796
 Dorsalkonnective 114
 Dorsalkrümmung 729 bis 742, 798
 — Mechanismus 729–731
 Dorsalorgane 639–660, 716, 718, 723, 732, 735
 Dorsalorgane, äußere 640, 647
 — amnionale 644
 — innere 640, 642, 647
 — primäre 658
 — sekretorische 659
 — sekundäre 658
 — seröse 644, 647, 650, 652, 732
 Dorsalplatte 651
 Dorsalsyncytium 594, 597, 630, 632, 639
 Dorsolateralzone 590–592
 Dorsoventralmuskulaturanlage 783
 Dorthesia 288
 Dorylus 1335
 — helvolus 1243
 Doryphora decemlineata 1017
 Dotter 479, 504, 576, 579, 581, 584–588, 597 bis 607, 617, 630, 633, 636, 641, 645, 662, 693, 696, 697, 706–737, 792 bis 794, 798, 1021, 1026, 1043, 1052, 1059
 dotterähnliche Kugeln 474
 Dotterbildung 1026, 1034 bis 1036, 1043, 1076
 Dotterelemente 712
 Dotterentoderm 706, 726
 Dotterfächer 484
 Dotterfurchung 597
 — sekundäre 602, 634, 698, 699, 710
 Dotterhaut 478, 1035, 1053, 1061
 Dotterkerne 576, 577, 584, 1076
 Dotterkugeln 573, 585, 699, 939, 1035
 Dotterpyramiden 708, 713, 722, 726
 Dottersack, mesodermaler 699
 Dotterschollen, eosinophile 1079
 Dotter, sekundärer 422, 423
 Dottersyncytium, zentrales 705, 710
 Dotterumwachsung 696, 697, 794
 Dotterzellen 584, 586, 601, 613, 617, 620, 626, 634, 698–701, 705–728, 734, 1060
 Dotterzellenbildung 586, 613
 Dotterzellendegeneration 698
 Dotterzellen, primäre 715, 716, 721, 725, 726
 — sekundäre 715–721, 726

- Doyère, L. 311, 519
Doyèresche Hügel 119 bis 121
— Anzahl 119
Drachenflieger 554
Dreiauge 213
Drenkelfort, H. 525
Drepanosiphum platanoi-des 1042
Dreyer, A. 56
Dreyfuß, L. 1859
Dreyling, 56
Drohen 104, 513, 548, 1003
— abnormale 1001
Drohenbrütigkeit 1340
Droheneier 1092
Drosophila 966, 968, 972, 1080—1086, 1271, 1341
— affinis 965
— ampelophila 972
— Chromosomensatz 965
— funebris 969
— melanogaster 827, 828, 840, 935, 961, 963—968, 973, 1081, 1082, 1084
— obscura 905, 964, 968
— repleta 965
— similans 969
— virilis 969
— willistoni 967
Drucksteuerung 560
Drüsen 466—518
— accessorische 19
Drüsenborsten 153
Drüsen, ellipsoide 51
— grüne 788
Drüsenkrypten 278
Drüsenorgan, embryonales 757, 758
— — Involution 758, 759
Drüsenreservoir 485, 486, 500
Drüsenschläuche 36
Drüsensäcke 17, 36
Drüsenzellen 432
Dryiniden 1273, 1327
Dryophanta divisa 430
— erinacea 989, 999, 1000
— Foli 1352, 1353
— Taschenbergi 1352, 1353
Dubois, R. 227, 311, 378, 434, 1181
Dubosq 313
Ducke, A. 1359
Duclaux, E. 378
Ductus duplex 497, 500
— ejaculatorius 467, 480 bis 482, 484—488, 490 bis 498, 500, 502, 505 bis 510, 512, 513, 516, 518, 805, 1212
— receptaculi seminis 500
— sebaceus 500
— seminalis 499, 500
Ductus simplex 497, 498, 500
Duesberg, J. 1098, 1111, 1112
Duerken, B. 463, 1181, 1307
Dufour, L., 227, 378, 434, 519, 520, 525, 526
Duftapparat 27—34
— accessorischer 30
Duftbüschel 28—30, 32
Duftdrüsen 26—34, 500
— Funktion 31
— Lepidopterenmännchen 26—31
— Lepidopterenweibchen 31—34
Duftdrüsensekret 27—34
Duftfalte 30, 31
Duftflecken 26, 27, 31
Dufthaare 28—30
Duftorgane 17, 27—34, 52
— kammförmige 28
Duftpinsel 30
Duftschuppen 27—33
Duftsekretreservoir 32
Dujardin, F. 56, 137, 227
Dünndarm 261, 262, 265, 269
Dünndarmanhänge 270
Dünndarm, Faltenbildung 270
— Histologie 268—270
Dünndarmklappe 262
Dünndarmlänge 262
Dünndarmsphinkter, zweiter 262, 268
Dünndarmzellen 268—270
Durchwanderung, spiralige, anisotrope 457
Durenoy, C. L. 434
Dutrochet, R. H. I. 378, 520
Dyaden 838, 881, 884, 893, 934, 985
Dyschirius globosus 308
Dyseritina 1128
Dynastes 1313
Dynastiden 1330, 1335
Dytisciden 10, 11, 50, 63, 151, 196, 213, 216, 235, 236, 238, 243, 244, 247, 252, 257, 258, 262, 263, 279, 300, 302, 307, 308, 309, 336, 338, 339, 509, 1005, 1006, 1012, 1016, 1017, 1069, 1071 bis 1075, 1153, 1221, 1245, 1302, 1322, 1348
Dytiscidenlarven 1245, 1250
Dytiscus 10—12, 49, 50, 112, 117, 135, 146, 150, 174, 196, 201, 235, 239, 243, 252, 257, 263, 266, 273, 276, 278, 279, 280, 281, 283, 284, 303, 308, 364, 394, 398, 476, 511, 574, 575, 621—623, 640, 669, 756, 757, 763, 1006, 1008, 1009, 1010, 1015, 1016, 1024, 1026, 1027, 1046, 1249, 1070, 1288, 1338
Dytiscus circumcinctus 1007
— Haftnäpfe 10
Dytiscuslarve 151, 262, 264, 335, 362, 376, 1219
Dytiscus marginalis 84, 86, 90, 91, 108, 109, 113, 116, 340, 414, 438—452, 1006—1009, 1012, 1016, 1070—1074
Dytiscus, Saugscheibe 12
— Saugnapf 11
Dzierzonsche Theorie 1004
Eaton, A. E. 1307
Ebaeus thoracicus 52
Eberli, J. 311
Echinomyia fera 508
— grossa 132, 152
Echinomyia 504
Echinophthirius 334
Eciton schmitti 514, 515
Ecnominae 357
Ectemnorhinus 536
Ectobia 515
ectognathe Mundteile 1218
Edwards, H. 56
Eiablage 499, 1081, 1290
Eibildung 1021—1080
— alimentäre 1022
— follikuläre 1022
— nutritäre 1022
Eier 423, 428, 466, 468, 475—479, 483, 484, 488, 489, 493, 500, 502, 504, 505, 511—515, 1021 bis 1097
— dotterarme 577—580, 628, 697, 698
— dotterreiche 573—577, 629, 652, 705, 708, 710, 716
Eiergang 515
Eierkapsel 468
Eierkelch 467, 489, 511, 517
— becherförmiger 467
— gabelästiger 467
— hufeisenförmiger 468, 489
— langgestreckter 468
— sackförmiger 467, 468
Eiernahrung 423, 504
Eierparasiten 1356
Eier, primitive 1078
Eierstock 1055, 1056
Eierstöcke, ästige 467
— büschelförmige 467, 479, 481, 488, 506, 510 bis 512, 517

- Eierstöcke, hufeisenförmige 468
 — kammförmige 468, 491, 493, 591
 — traubenförmige 467, 503, 511
 — unpaar, doppelt kammförmig 468
 Eier, unbefruchtete 428
 — verzweigte 1042
 Eifächer 467, 477, 478, 484, 502, 511, 1022, 1049, 1060, 1062
 eiförmige Drüse 491
 Eifollikel 502, 578, 579, 812—818, 1034, 1035
 Eifurchung 572—607, 704 bis 728
 Eigenmuskulatur, Kopf 438—444
 Eigenwärme 402—405
 Eihäutung 738
 Eihüllen 1021, 1035, 1044
 Eihüllenanlage 587—597
 Eikammer 477—479, 486, 488, 489, 511, 513
 Eikammern, Anzahl 488, 489
 Eikammerwände 476
 Eikapsel 488
 Eikern 576, 578, 579, 603, 606, 609
 Eikernteilung 576, 579
 Eileiter 467, 483, 500, 503
 Eimer, Th. 434
 Eimersche Orthogenese 1179
 Einbuchtungen (Sinus), longitudinale 399
 Eingeweidennervensystem 81—87, 116, 124, 130, 132, 133
 — Entwicklung 771—774
 Einknickung, Keimstreifen 645
 Einstülpung 667—669
 Einstülpungskeimstreifen 630
 Einstülpungsöffnung 317, 319—322
 Eintagsfliegen 129, 130, 146, 180, 186, 207, 210 bis 212, 261, 262, 274, 301, 321, 324, 325, 336, 340—346, 384, 389, 407, 458, 467—469, 479, 488, 489, 526, 756, 809, 1128, 1138, 1140, 1143, 1144, 1146, 1148—1150, 1158, 1159, 1161—1165, 1167, 1168, 1170, 1171, 1179, 1200, 1201, 1213, 1228, 1249, 1251—1253, 1258, 1271, 1277, 1281, 1282, 1292, 1296, 1298, 1315, 1328, 1336, 1337
 Einzelaugen 199, 208—219
 Eireifung, normale 1080 bis 1091
 — parthenogenetische 1091—1097
 Eiröhren 467, 468, 475 bis 479, 483—489, 491 bis 495, 498, 499, 501—506, 510—515, 517, 804, 1022, 1034, 1038, 1042, 1045, 1050, 1052, 1058, 1060
 — Anzahl 483, 484, 488, 499, 502, 504, 505, 510, 511, 513, 514, 515, 517, 1061, 1070, 1078
 — meroistische 479, 492, 513
 — panoistische 479, 489, 510, 1022, 1026, 1028, 1032, 1075—1078, 1080
 — polytrophe 492, 493, 499, 1022, 1026—1028, 1032, 1043, 1046, 1053, 1069, 1075, 1077—1079
 — telotrophe 488, 492, 513, 1022, 1026—1028, 1069, 1079
 Eiröhrenbau 1022
 Eiröhrenendkammer 476
 Eiröhrenepithel 504
 Eiröhrenhülle, peritoneale 1022
 Eiröhrenwand 477, 478
 Eischale 478, 482
 Eischläuche 1022
 Eisen 406
 Eisenhämatoxylin 407
 Eisenoxyd 406
 Eisenoxydul 406
 Eisensalzresorption 259
 Eisenkraut, M. 1100, 1101
 Eisig, H. 819
 Eistigma 1078
 Eistränge 467
 Eistrahlen 1044
 Eiweißoxydation 427
 Eizahl 1036, 1063
 Eizellen 476, 477, 603, 812, 1025, 1026, 1040—1043, 1046—1049
 Eizellenwachstum 1025, 1026
 Ektadenie 491, 493, 495, 502, 506—510
 Ektoderm 422, 584, 660, 666, 705—728, 763 bis 779, 790, 1086, 1087
 — permanentes 718
 — transitorisches 718
 Ektodermplatte 650
 Ektodermzelleneinwanderung 779
 Ektoskelett 2, 372
 Elaphrus riparius 63
 Elasmostethus interstinctus 19
 elastisches Fasernetz 397
 — Pericardium 397
 elastische Sehnen 397
 Elater 125
 — sanguineus 214
 Elateridae 61, 213, 301, 428, 510, 1011
 Elateroides dermestoides 1348
 Elcanen 1316
 Elementarfibrillen 121, 909
 Elemente, motorische 118
 — sensible 118
 — verbindende 118
 éléments purement germinatifs 407
 Eliminationschromatin 1087
 Eliminationschromosom 1087
 Eliminationskern 1087
 Eliminationsplatte 1087
 Elmiden 363
 Elmis 362, 1252, 1277
 Elvisura irrorata 1324
 Elytren 3, 4, 114, 444, 447, 553, 560, 561, 1262
 Elytrenmuskeln 444
 Elytrennnerv 111, 112, 114
 Embia 1304
 — mauritanica 43
 — ramburi 42, 43
 — sabulosa 1303, 1335
 — solieri 42, 43
 Embidarien 537, 1150, 1164, 1165, 1248, 1267, 1271, 1290, 1315
 Embiiden 42, 43, 1231, 1336
 — Spinndrüsen 43
 Embien 1209, 1232, 1296
 Embiodeen 1318
 Embleton, A. L. 526
 Embolie 709, 724
 Embryo 432, 482, 483, 489, 503
 Embryoanlage 581, 582, 587
 Embryoernährung 423, 482, 483, 489, 502, 506
 Embryo, geburtsreifer 817, 818
 Embryogenese 570
 embryoid 1150
 Embryonalfollikel 818, 815, 816
 Embryonalhüllen 620 bis 660, 704—728, 789
 — Degeneration 640—650
 — Fehlen derselben 638
 — Phylogenese 650—660
 Embryonalregion 606
 Embryonopsis haiticella 536

- Emeis, W. 1106
 Emeraldella 1193, 1202
 Emery, C. 56, 311, 526, 1359
 Emesa mantiformis 1320
 Emesiden 1329
 Emesinen 1246, 1319
 Empfängnishügel 1081
 Empidae 216, 218
 Empis 472, 473
 — borealis 218
 — morosa 1052
 Empodium 1243
 Empusa 1247
 Emus hirtus 1329
 Emydia 539
 Enchenopa 948, 949, 951, 952
 — binotata 947, 948, 950
 — bis 952, 955, 959
 — curvata 949—952, 955
 Encoptolophus 912
 Encyrtus aphidivorus 614, 615
 — fusicollis 1356
 Endampullen 804, 805
 Endbäumchen 105, 118
 Enddarm 235, 236, 261 bis 265, 269, 306, 336, 345, 351, 358, 370, 373, 816, 1187
 Enddarmausstülpungen 358
 Enddarmentwicklung 677 bis 689
 Enddarmepithel 265—272
 Enddarmmuskulatur 283
 Enderlein, G. 56, 378, 463, 1307
 Endfach 477, 481
 Endfaden 326, 467, 475, 476, 480, 481, 483—486, 488, 489, 492, 493, 495, 499, 500, 502, 503, 506, 507, 513, 909, 1023, 1029, 1036, 1045, 1054, 1061, 1070, 1078
 Endfadendegeneration 476, 1078
 Endfadenkerne 1029
 Endfadenplatte 806
 Endganglion 79
 Endgeißel 909
 Endit 1211, 1213
 Endkammer 467, 475—477, 493, 506, 511, 513, 1022—1025, 1030, 1036 bis 1040, 1070
 — Genese 1023—1025
 Endkörnchen 834, 838, 853, 854, 863
 Endkonjugation 836, 864 bis 871, 887
 Endometabolie 1161
 Endophagie 1174, 1175
 endophytophag 1175
 Endopodit 1211, 1213, 1240, 1241, 1242
 Endopterygota 1166
 Endoskelett 452—455
 — cephalis 774—776
 Endoskelettentwicklung 774—776
 Endoskelett, thorakales 776
 Endothorax 453, 454
 Endplättchen 195
 Endplatte 1013
 — nervöse 119—121
 Endromis 587, 657, 669, 671, 690, 787
 Endschläuche 167—170
 end-to-end-conjugation 864
 Eneucyla pusilla 359
 Engelmann, W. 311
 Engerling 1329
 Entfaltung der Flügel 3
 Entoderm 705—728
 Entodermanlagen, einfache 693
 — gabelförmige 693
 — hufeisenförmige 693
 — uhrschälchenförmige 693
 Entoderm, primäres 660
 — transitorisches 726
 Entomeren 709
 Entomesoderm 660, 705, 716, 726
 Entomobrya 649
 Entomobryidae 48, 222, 223, 416, 419, 479, 480
 entomophage Hymenopteren 370
 Entomophthoraceen 295
 entotrophe Mundteile 1218
 Entotrophen 1233, 1244
 Entotrophi 1075, 1161, 1218
 Entwicklung 1333
 — diffuse 669
 — direkte 1117, 1119
 — lokalisierte 669
 — postembryonale 1117 bis 1179
 Entwicklungstypus, indeterminierter 576
 Enzyme 259
 Eonymphie 1147, 1158
 Eoperipatus weldoni 715
 Eosentoniden 130, 131, 224, 294, 321, 348, 467, 481
 eosinophile Körnchen 416, 419, 420
 Epacromia 87
 Ephemera 130, 341, 344, 536
 — danica 210
 — vulgaris 146
 — vulgata 325, 1138, 1139, 1282, 1284
 Ephemerella 130, 341, 342, 344
 — vulgata 210, 225
 Ephemeriden 1158, 1162, 1210, 1219, 1318
 Ephemeriden 129, 130, 146, 180, 186, 207, 210 bis 212, 261, 262, 274, 301, 321, 324, 325, 336, 340 bis 346, 384, 389, 407, 458, 467—469, 479, 488, 489, 526, 756, 809, 1128, 1138, 1140, 1143, 1144, 1146, 1148—1150, 1158, 1159, 1161—1165, 1167, 1168, 1170, 1171, 1179, 1200, 1201, 1213, 1228, 1249, 1251—1253, 1258, 1271, 1277, 1281, 1282, 1292, 1296, 1298, 1315, 1328, 1336, 1337
 Ephemeridenlarven 340 bis 346, 392, 393, 1138, 1151, 1209, 1210, 1282
 Ephestia Kühniella 432
 Epheppiger 1271
 — brunneri 25
 Ephydra riparia 241, 326
 Epibolie 709
 Epicauta 1125
 Epiderm 2, 422, 430, 458, 459, 1187
 Epidermalfibrillen 458
 Epidermzellen 6
 Epididymis 506
 Epilachna chrysomelina 408, 409
 Epimeron 1236
 Epimerum 1300
 Epimetabola 1141, 1165, 1167, 1172
 Epimetabolie 1172
 Epimorpha 1137, 1141, 1160, 1162, 1164
 — typica 1160, 1165, 1166
 Epimorphose 1160
 Epinephele tithonus 564
 Epineuralsinus 693, 782 bis 785, 794—796, 801, 815
 Epiophticon 94
 Epipharynx 1212, 1213, 1216, 1225
 epipharyngeale Sklerite 1212
 Epiphragma 127
 Episternum 449, 1236, 1300
 Epistom 1212
 Epithera 700
 — binaculata 347
 — princeps 347
 Epithelblase 86
 epithelial buds 279
 Epithellamelle, hintere 690
 — vordere 690
 Epithelpfropf 1052

- Epithelproliferation 266, 272
 Epithelzellen 458, 1028, 1030
 Erdbienen 403
 Erebus 1813
 Eremnus 912
 Ergates faber 329, 457, 540, 1157
 Erhard, H. 311
 Eriogaster lanestris 305
 Eristalis 194, 220, 272, 338, 1802, 1803
 Eristalislarve 272, 352, 353
 Eristalis tenax 565, 972, 1265, 1329
 Erlanger, v. 1100, 1115
 Ernährungsorgane, embryonale 815
 Erregung 402, 403, 428
 Ersatzgeschlechtstiere 1149
 Ersatzkönig 1346
 Erstarren (Larven) 46
 Erstarrungspunkt, normaler 404
 Erstickungstod 375
 Escherich, K. 137, 520, 1307, 1359
 Eschscholtz, J. F. 527
 Eucaenus 1262
 Eucephalie 1178
 Eucera 123
 Euchelia 1055
 Euchirus 1250
 Euchroma 1157
 — gigantea 1008, 1012
 Euclides 22
 eucune Augen 199, 209, 210
 Eugaster 26
 — guyoni 25
 Eugeneon 1220
 — Boeckingi 1219
 Eugonia quercinaria 644
 Eulen 558
 Euphaea 348
 Euphaealarve 458
 Eupholus schoenherri 13
 Euploea 26, 27
 — asela 31
 Euploen 30
 Euprepia aulica 147
 — caja 194
 Euproctis 35
 Eurema 26
 Eurycorypha 1128
 — fallax 1128, 1325
 Eurydema 19
 Eurytoma 1203
 Euschistus 830, 866, 904, 916—926, 941, 943, 944, 1041
 — servus 942
 — euschistoides 939—942, 944
 Euschistus variolarius 916
 — bis 927, 932, 939, 947
 Eusthenia spectabilis 1281
 Eusthenes 1250, 1291 bis 1293
 — robustus 1294
 Eutermes 574, 582, 587, 593, 625, 626, 640, 642, 669, 690, 770—778, 1345
 — chaquimayensis 248
 — monoceros 486
 — rotundiceps 486
 Eutrachelus Temmincki 1338
 Evania 1278, 1279
 Evaniiden 154, 157
 Evans, T. 819
 Ewing, H. 137
 Exechia 1156
 Exkonjugation 873, 874, 925, 952
 Exkreme 236, 260
 Exkrete 416, 420, 421
 — Mitteldarmzellen 277
 — Vasa Malpighii 302 bis 305
 Exkretkristalle 303, 305
 Exkretzellen 417, 419, 420
 Exkretionsorgane 432, 1298
 exkretorische Anhänge 304
 — Zellen 411—413, 419, 421
 Exner, S. 227
 Exochorion 1021
 Exopodit 1209, 1213, 1240, 1241, 1242
 Exopterygota 1165, 1166
 Explosionsgeräusch (Brachinus) 69
 Expiration 371, 372, 374, 452
 Expirationsbewegung 371
 Extensor trochanteris major 114
 Extensoren 440, 441, 442, 444—448
 extracoelomiale Räume 384
 extraintestinale Verdauung 257, 258
 Extremitäten 446—449, 729, 1187, 1191, 1194, 1196, 1202, 1213, 1234, 1238—1250
 Extremitätenanlagen 1205
 Extremitätenkiemen 1150
 Extremitätenmuskulatur 446—449
 Extremitäten, prämandibulare 755
 Exuvialdrüsen 46—48
 Exuvialflüssigkeit 46, 47
 Eysell, A. 378
 Fabre, J. 75, 434
 — M. 1181, 1359
 Facettenauge 199—219, 1199, 1200
 — Bau 208—219
 — Funktion 203—207
 Facettenaugenanlage 769
 Facettenglied 199
 Fadenschleifenbukett 836
 Fächerflügler 534, 1255
 fächerförmiges Gebilde 99
 Fächermuskel 395, 396, 398, 458
 Faivre, E. 137
 Faktorenaustausch 866, 867
 Fallou, M. 520
 Faltenbildung (Dünndarm) 270
 Faltendecke 324
 Faltenkante 324
 Faltenwand 324
 Fangbeine 1246, 1247
 Fangheuschrecken 1246, 1261
 Fangmaske 1127, 1128, 1140, 1216
 Farben 7, 1332, 1339
 Farbenanpassung 15
 Farben, dermale 14
 — dünner Blättchen 7, 14
 — hypodermale 14
 — kombinierte 8
 — metallische 14
 — optische 7
 Farbensehen 206, 207
 Farbstoffe, Herkunft 8
 Farbensuccession 8
 Farben trüber Medien 7, 15
 Farbenunterscheidung 206, 207
 — Tabelle 207
 Farmer, J. B. 1098
 Fasermasse 118
 Fasern, interzonale 902
 Faser, postretinale 94
 — zentrale 834
 — zentripetale 94
 Faucheron 433
 Fauré-Fremiet, E. 1098
 Faussek, V. 312
 Faust, E. C. 1099, 1100, 1104
 Fauvel, A. 1359
 Fazettenauge 199—219, 1199, 1200
 Fazettenauge, Bau 208 bis 219
 — Funktion 203—207
 Fazettenaugenanlage 769
 Fazettenglied 199
 Federbuschschuppen 27
 Federbüschel (Atemorgane) 356
 Federley, H. 1109
 Federlinge 1214
 Federmotten 538, 1269
 Feigeninsekten 1273, 1335

Feldgrillen 68, 1029
 Feldheuschrecken 830, 834,
 849, 1227, 1244
 Felt, E. P. 1107, 1359
 Fernur 114, 1242
 Fénard, A. 520
 Fenn, C. 56
 Ferment (Kropf) 243
 — oxydierendes 405
 Fernald, H. T. 227, 312
 Feronia 511
 — nigra 1009
 — vulgaris 510, 1070
 Feroniinen 509
 Fett 405, 409, 419—421
 Fettfütterung 244
 Fettkörper 13, 367, 384,
 399, 407, 412, 415—424,
 425, 427, 428, 430, 431,
 457, 472, 474, 493, 502,
 511, 513, 518, 779, 801
 Fettkörperanlage 783, 784
 Fettkörperbogen 399
 Fettkörper, Histologie 417
 bis 422
 — imaginaler 417, 422
 — larvaler 418, 422
 Fettkörpertracheen 326
 Fettkörper, Tracheenendi-
 gungen 329
 Fettkügelchen 420
 Fettresorption 259, 269
 277
 Fettschicht, subkutane 399
 Fetttropfen 416, 417, 511
 Fettwehroorgane 40
 Fettzellen 415, 417—422,
 431, 457, 491
 Fettzellengranula 457
 Feuerborn, H. J. 1307
 Feuerwanze 827, 941, 1347
 Feyer, O. 137
 Fibrillärschubstanz 118
 Fibrillenbündel 394, 455
 Fibrillen, Ganglienzellen
 117
 — Muskeln 455—462
 — Nervenfasern 119—123
 Fibrin 406
 Fichtengallenläuse 957
 Fick, R. 1098
 Fidonia 147, 148
 — atomaria 128
 — piniaria 147
 Fiebrig, K. 378
 Fielde, A. 227
 Filippi, E. de 312
 de Filippische Drüsen 297,
 300
 Filum terminale 467
 filtre oesophagienne 246
 Filzkammer 354—356
 fingerförmige Drüsen 518
 fingerförmige Körper 369
 fingerförmiges Organ 370
 Finot 524

Fiori, A. 1359
 Firnisdrüsen 12
 Fischer, E. 227
 — L. H. 56, 527
 Fitchia 937
 — spinulosa 935
 Flächenbelastung 564—567
 Flagellen 273
 Flaschen 158
 Flata 38
 Fleck, dunkler 665
 Fleischfresser 251, 252
 Fleischmann, A. 527
 Flexor alae primae 543,
 545, 547
 — coxae 112, 114
 Flexoren 440, 441, 444 bis
 448, 545
 Flexor trochanteris major
 112
 — minor 112
 Flexor radii quinti 544, 545
 — — alae primae 546
 Fliegen 10, 13, 78, 79, 126,
 127, 142, 144, 179, 180,
 194—196, 200, 201, 207,
 216—221, 242—244,
 262, 271, 277, 283, 291,
 296, 300, 301, 326, 350
 bis 357, 372, 396, 420,
 430, 452, 453, 458, 468,
 469, 472—474, 479, 500
 bis 506, 536—540, 554,
 565, 577, 626, 669, 671,
 690, 693, 786, 828—830,
 833—835, 840—843, 961
 bis 976, 1022, 1027,
 1039, 1044—1053, 1119,
 1120, 1123, 1134, 1136,
 1142, 1149, 1156, 1158,
 1159, 1161, 1166, 1167,
 1200, 1201—1204, 1209,
 1224, 1225, 1227, 1228,
 1230, 1231, 1233, 1234,
 1244, 1245, 1249, 1254,
 1266, 1267, 1269, 1271,
 1273, 1274, 1277, 1278,
 1286, 1288, 1290, 1298,
 1302, 1315, 1319, 1321,
 1324, 1325, 1327—1330,
 1334, 1336, 1337, 1356
 Fliegenlarven 53, 259, 293,
 294, 319, 418, 460
 Fliegenmaden 1121, 1143,
 1179, 1229
 Fliegen, pupipare 1174
 Fliegenpuppen 1123, 1143
 Flimmersaum 909, 947
 Fliegen am Ort 554
 Flohfühler 1203
 Flohlarven 1226
 Flohrüssel 1226
 Flögel, J. H. 137, 527
 Flöhe 1120, 1201, 1225,
 1233, 1245, 1298, 1300,
 1315, 1324, 1336

Floyd, R. 137
 Flügel 534—567, 1171,
 1229, 1232, 1233, 1235,
 1239, 1250,—1274 1307,
 1335, 1336
 — Abflachung 547
 — Ableitung 346, 444 bis
 446, 454
 — Achse 561
 — Adern 535, 538, 539,
 1254, 1256, 1267
 — — erste 446
 — — hintere 446
 — — Reduktion 1269
 — — Querschnitt 539
 — — Vermehrung 537
 — Anlagen 1123, 1135
 — Aufschlag 555
 — Basis 540
 — Bau 534—553
 — Beweglichkeit 536, 1253
 — Bewegung 538, 539, 540
 bis 553, 563
 — — mittelbare 547—553
 — — unmittelbare 541 bis
 547
 — Bewegungsformen 555
 bis 560
 — Bewegungskurven 558
 — Bildung 536, 553, 1164,
 1165, 1168—1174
 — — Hinausschieben
 1113, 1135, 1166, 1168,
 1174—1176
 — Borsten 536
 — -decken 1254, 1255,
 1262, 1318
 — Differenzierung 536 bis
 538
 — Drehbewegung 547
 — Dreifachfaltung 540
 — Entwicklung 1252
 — Epiderm 3
 — Faltung 539, 540
 — Fläche 564, 565, 567
 — Form 534—536
 — Geäder 538, 539, 1254,
 1256—1261, 1265
 — Gelenk 446, 548—553,
 1260, 1264
 — Grund 446
 — Grundschemata 1256
 — Hauptadern 536, 539
 — -heben 540—549, 558
 — -heber 444—446
 — -herzen 392
 — Längsadern 536, 539
 — Längsfaltung 539, 546
 — Längsgelenk 1260, 1264
 — Lappen 1252, 1254
 — -losigkeit 1162, 1271,
 1328, 1336, 1352, 1354
 — -male 1267, 1268
 — Muskel 386, 387, 395
 bis 398, 411—414, 444,
 445, 457, 545, 552

- Flügel, Neigung 555, 556
 — Nerv 114, 158
 — Nervenwurzelreduktion 111
 — Niederschlag 555
 — paar, drittes 1255
 — Verbindung 538
 — Querader 536, 539
 — Querfaltung 539, 540
 — Reduktion 1229, 1269, 1270—1274, 1335, 1336, 1343—1346
 — Resonanz 67
 — Rippen 1256
 — Rudimente 453, 1255, 1270
 — Rückbildung 536
 — Ruhelage 546
 — Säcke 1252
 — Scheiden 1252, 1259
 — Schläge 61
 — — Anzahl in der Sek. 564, 565
 — Schuppen 1255
 — Schwingungszahlen 564, 565
 — Senken 540—549, 558
 — Sinnesorgane 158—160
 — Stellung 552, 556, 1252 bis 1254
 — Strahlen 543
 — Tracheen 1256
 — Verschmälnerung 1265
 — Wurzel 540—553
 — zerschnittene 538
 Flug 376, 402, 403, 446, 534—567, 1234
 — Arbeitsleistung 564, 565
 Flugarten 545
 Flugbilder 556, 557
 Fluggeschwindigkeiten 560, 566—568
 Flugleistungen 567
 Flugmechanik 534—567
 Flugmuskelbündel 120
 Flugmuskulatur 120, 444 bis 446, 453, 457, 458, 540—553
 Flugorgane 453, 534—567
 Flugrichtung 552
 Flugstärke 403
 Flugtöne 61, 62, 72
 — sekundäre 62
 Flugunfähigkeit 1271
 Flugvermögen bei Gehirnzerstörung 134
 Flußkrebs 1170
 Foa, A. 1360
 Focke, W. 237
 Foerster, E. 1307
 Foetalplacenta 816, 817
 Follikel 830, 1022
 Follikelbildung 1033
 Follikelepithel 477, 478, 482, 813—818, 1033, 1052, 1061
 Follikelkammer 813
 Follikelzellen 476—478, 813, 814, 1028, 1034 bis 1036, 1052, 1060
 Follikelzellen, Genese 1025
 — Sekretion 477, 478, 1034—1036, 1041
 Follikularplacenta 482, 814—818
 — Involution 815, 816
 Folsom, J. W. 819, 1307
 Folsomia 223
 Fontanellendriese 287
 Foot, K. 1104, 1116
 Foramen ani 265
 Forbes, W. 1181
 Forel, A. 137, 227, 1359
 Forels Flaschen 156
 Forficula 18, 145, 271, 448, 482, 574, 575, 582—584, 586, 588, 589, 596, 615, 616, 618, 625, 640, 669, 672, 689, 703, 728—738, 741, 748, 749, 756, 764, 767, 769—774, 777, 787, 789, 793, 796, 798, 805 bis 810, 813, 887, 1019, 1077
 — auricularia 18, 482, 865, 887, 915, 1019
 Forficuliden 18, 145, 183, 200, 413, 421, 430, 470, 540
 Formen 1346—1349
 — brachyptere 1347
 — makroptere 1347
 — neotenische 1141, 1149, 1167
 Formica 49, 154, 272, 574, 577, 585, 594, 595, 630, 631, 633, 634, 646, 647, 657, 695, 696, 774, 777, 778, 1038
 — rufa 430, 515, 1065
 — rufibarbis 278
 — sanguinea 1092
 Formiciden 103, 156, 236, 244, 300, 431, 514
 Formicidenlarven 430
 Formicinae 315, 1279
 Fortbewegungsorgane 1229
 Fortpflanzungsfähigkeit 470
 Fossilien 1252, 1253
 Fossorien 106
 Fottinger, A. 137
 Foustka, O. 380
 Foyer, J. C. 1356
 Fracker, St. Black 1181
 Frédéricq, L. 463
 Frederikse, A. M. 1113
 Fremdkörper 407—410, 412, 431
 Frenulum 1267
 Frenzel, J. 312
 Freßzangen 1209
 Frey, R. 527, 1307
 Friederichs, K. 819
 Fricke, W. v. 378
 Friese, H. 1359
 Frings, C. 1332, 1359
 Frupp 312
 Fritze, A. 312
 frontale Ocellen 1200
 Frontalregion 412
 Frontalsack 401
 Froschei 709
 Frons 748
 Frostspanner 1336
 Frowlowa, S. 1106
 Fröhreife 470
 Fruhstorfer 1359
 Fühler 120, 1202, 1304, 1337
 Fühlerbasis 454
 Fühlergeißel 155
 Fühlerglieder 1203, 1204
 — Anzahl 1204
 Fühlergruben 150
 Fühlerreduktion 1203, 1204
 Fühlerschaft 1203, 1204
 Fühlersegment 1201, 1202
 Fühlerspitze 150
 Fürth, O. v. 434
 Fugner, K. 56
 Fulgora 1313
 Fulgoriden 38, 288, 950, 954, 955, 1233, 1254, 1261, 1264, 1274, 1291, 1322, 1330, 1347
 Fulgorina 1264
 Fulinski, B. 819
 Fulmek, L. 434, 527
 Fumea casta 842, 976, 985, 1086, 1088
 Fundatrix 289
 Fungicolae 127
 Funiculus 90
 Furca 755, 1284
 Furcaseitenast 449
 Furcasternit 1237
 Furchung 572—620, 705 bis 728, 813
 — äquale 597, 602
 — discoidale 585, 708, 722, 725
 — inäquale 602, 707
 — kombinierte 572, 597 bis 609
 — partielle 572, 708, 713
 — partiell-totale 607
 — superfizielle 573—597, 601, 602, 708, 713, 721, 725
 — totale 597, 603—607, 701, 708, 713, 721
 Furchungselemente, propagatorische 607, 609
 — somatische 607, 609
 Furchungshöhle 598—602
 Furchungskerne 576—585, 601, 602, 609—614, 707

- Furchungskerne, lappenförmige 582
 — somatische 613
 — Teilung 582—584, 597, 609—613
 — amitotische 582
 — mitotische 582, 583, 587, 604, 609
 Furchungsspindel 610
 Furchungsteilung 582—620
 — synchrone 582
 — heterochrone 582
 Furchungsvorgänge, erste 580—620
 Furchungszellen 600, 601, 606, 706—728
 Fusiform 1153
 Fußglieder 1242, 1245
 Futtersaft 295
- Gabelschwanz 1284
 Gadd, G. 312
 Gadzikiewicz, W. 819
 Gaede, H. M. 312
 Galea 1210, 1213
 Galeruca 24, 25
 — monticola 409
 Galerucella crataegi 422
 Galgulus oculatus 935
 Galläuse 959
 Gallen 1352, 1353
 Gallenbildung 289
 Gallenflüssigkeit 25
 Galleria 259, 410
 — cerella 405
 — melonella 249, 274, 407, 410, 411, 981, 988, 993
 Gallwespen 422, 581, 997, 1001, 1064, 1066, 1083, 1092
 galvanischer Strom 426
 Gangbeinanlagen 746
 Ganglbauer, L. 1307
 Ganglia allata 84, 86, 772—774, 794
 — pharyngea 84, 85, 771 bis 774
 — postcerebralia 773
 — splanchnica 773
 Ganglien, Anzahl 125, 127
 — deutognathale 107
 Ganglienbelag, dorsaler 133
 — ventraler 133
 Ganglienfibrillen 117
 Ganglienkette, abdominale 114, 115
 Ganglienknotten 77
 Ganglienmasse, thorakale 123, 124, 126, 128, 129
 — innere 94, 95
 — vordere 94, 95
 Ganglienplatte 93, 94
 Ganglienverschmelzung 79
 Ganglienzellen 82, 117 bis 123, 133
 Ganglienzellen, abdominale 114—117, 128, 180, 131
 gangliöser Lappen, vorderer 97
 Ganglion 88, 89, 91—93, 108—110, 113, 124, 126, 129—133
 Ganglion abdominis primum 117
 — — quartum 117
 — — quintum 117
 — — secundum 117
 — — tertium 117
 Ganglionanlage 765, 767
 Ganglion en coin 94
 — frontale 81—83, 91, 123, 135, 771, 773, 774
 — hypocerebrale 83
 — infraoesophageum 128
 — keilförmiges 94
 — labiale 108
 — mandibulare 108
 — maxillare 108
 — mesothoracis 114, 128
 — metathoracis 114, 128
 — ocellare 89, 98
 — occipitale 87—89, 771, 773, 774
 — oesophagi 773
 — opticum 89, 769, 770
 — pharyngeum 86
 — protognathale 107, 128
 — prothoracis 112—114
 — respiratorisches 115
 — stomogastricum 92, 100
 — suboesophageum 107
 — sympathisches 119
 — thoracale 121—131
 — — Bau 110—112
 — — Nerven 110—112
 — tritognathale 107
 — ventriculare 83, 123, 773
 Ganin, M. 527
 Gasaustausch 317, 345, 351, 368, 373—376
 — Unterbrechung 375, 376
 Gassekretion 374
 Gestralherde 724
 Garber, J. F. 1359
 Garman, H. 312, 1307
 Garnier, J. 227
 Gastrilegiden 106
 Gastridenlarve 366—369
 Gastroidea 588, 666, 671, 674, 687, 688, 689, 690, 695
 — viridula 657, 686
 Gastropacha quercus 475
 — quercifolia 305, 497
 — rubi 192, 193
 Gastrophysa 584, 588
 — raphani 615
 Gastrulation 705, 706 bis 728
 Gastrulationsphase, centrifugale 706, 709, 713, 714, 725
 — centripetale 706, 714 bis 728
 — erste 706, 709, 713, 725
 — zweite 714—728
 Gastrus equi 366, 367, 456
 Gatenby, J. Br. 1101, 1109, 1111
 Gaumen 151
 Gaumenorgan 144, 146, 157
 Gautiers Chitinformel 4
 Gazagnaire 138, 237
 Geburt 469
 Geburtsöffnung 1291
 Gefäße 383—402
 Gefäßschicht, äußere 401
 — innere 401
 — mittlere 401
 Gehbewegung 446
 Gehirn 79—81, 85, 89, 91 bis 93, 103, 104, 108, 109, 117, 118, 119, 134, 229, 400, 763, 767 bis 771, 794
 — Entwicklung 767—770
 Gehirnganglion 77, 80
 Gehirngröße 103—105
 Gehörgänge 53, 160—179, 224
 Gehörsinn 170, 171, 173, 178
 Gehörstifte 173
 Gehuchten, van 312
 Geise, O. 1305
 Geißelglieder 1203, 1204
 Geißeln 273
 Gelastocoris 937, 1039, 1041
 — oculatus 935
 Gelbrand 10—12, 49, 50, 112, 117, 135, 146, 150, 174, 196, 201, 235, 239, 243, 252, 257, 263, 266, 273, 276, 278, 279, 280, 281, 283, 284, 303, 308, 364, 394, 398, 476, 511, 574, 575, 621—623, 640, 669, 756, 757, 763, 1006, 1008, 1009, 1010, 1015, 1016, 1024, 1026, 1027, 1046, 1070, 1249, 1288, 1338
 Gelenk 1243
 Gelenkband 441
 Gelenk, elastisches 444
 Gelenkkopf 550
 Gelenkpfanne 453, 550
 gemeinsamer Stiel 97
 gemachte Nerven 133
 Genae 1228
 Generationswechsel 1096, 1355
 Genitalanlage 616, 617, 700, 734, 735

- Genitalapparat, Anomalien 500
 Genitalfollikel 808, 804
 Genitalfüße 1286
 Genitalgänge 808, 804
 — rudimentäre 804
 Genitalöffnung 468, 488, 490, 492, 499, 500, 502, 506
 Genitalorgane 184, 466 bis 518
 — äußere, Innervierung 184
 — innere. — 184
 — männliche 466—518
 — weibliche 466—518
 Genitalregion 1284
 Genitalzellen 472
 Genitalzellenwanderung 798—806
 Genitalzentrum 134
 Genthe, K. W. 1307
 Geometriden 27, 146, 149, 528, 588, 1284
 Geophiliden 1160
 Geophilus 712, 713, 742, 762
 Geotrupes 64, 66, 1070
 — stercorarius 462, 477, 511
 — sylvaticus 511
 — vulgaris 1075
 Geotrupinen 510
 Geradflügler 10, 13, 15, 16, 25, 63, 66, 73, 86, 89, 103, 119, 144, 160, 183, 184, 209, 243, 244, 252, 255, 257, 271, 285, 293, 301, 302, 324, 393, 398, 403, 406, 407, 409, 412, 413, 414, 416, 417, 421, 430, 453, 458, 462, 468, 469, 472, 476, 479, 483 bis 486, 536, 537, 554, 560, 565, 577, 584, 625, 640, 669, 671, 674, 680, 690, 693, 695, 697, 701, 723, 744, 751, 753, 755, 757, 771, 773, 776—779, 785—788, 792, 803, 806, 808, 810, 828—830, 833 bis 837, 841, 842, 846 bis 915, 938, 941, 1018, 1022, 1025, 1028—1036, 1047, 1075, 1086, 1100 bis 1103, 1133, 1159, 1160, 1163, 1165, 1227, 1228, 1231, 1247, 1254, 1261, 1267, 1286, 1294, 1296, 1315, 1319
 Gérard, P. 1100
 Gerbig, F. 1181
 Gerhardt, U. 1100
 Gerould, J. H. 1359
 Gerriden 1245, 1247, 1274, 1319, 1347
 Gerris 301, 401, 517
 — lacustris 37
 Gerschler, M. W. 1359
 Gerstäcker, A. 56, 378, 520, 1181, 1305
 Gerstfeld, G. 1307
 Geruchsgruben 152—154
 Geruchskegel 150, 154
 Geruchsorgane 142, 149, 151, 156, 157, 163
 — Anzahl 142, 152, 157
 Geruchssinn 142
 Gerüst 97
 Geschlechtsanlage 616, 617
 Geschlechtsbeeinflussung 1089
 Geschlechtsbestimmung 842—844, 935, 936, 947, 948, 957, 968, 1003, 1004, 1090, 1092, 1096
 Geschlechtscharaktere, primäre 1334
 — sekundäre 429, 1334
 Geschlechtschromosome 939, 984—987
 Geschlechtsdimorphismus 1334—1340, 1345
 Geschlechtsdrüsen 1187
 Geschlechtsgruppen 877
 Geschlechtskerne 614
 Geschlechtsleiste 783, 784, 801, 805, 806
 Geschlechtsöffnung 467, 468, 488, 490, 492, 499, 500, 502, 1290
 Geschlechtsöffnungsanlage, männliche 751
 Geschlechtsorgane 466 bis 518, 779
 Geschlechtsorganentwicklung 796—812
 Geschlechtsorgane, Fehlen 786
 — männliche 467—518, 1291—1295
 — Reduktion 1342, 1343
 — weibliche 466—518, 1286 bis 1291
 Geschlechtsreife 470
 Geschlechtszellen 466 bis 518, 607—620, 797 bis 812, 829, 1024, 1340
 — abortive 1039
 — Differenzierung 476
 — Entwicklung 572
 — — Rhythmus 829
 Geschlechtszellenforschung 825—829
 Geschlechtszellen, Genese 607—620
 — männliche, Ernährung 830
 Geschlechtszellensonde-
 rung 607, 798—806
 — aktive 798, 799, 803
 — centrifugale 799, 801
 Geschlechtszellensonde-
 rung, passive 799
 Geschmacksnerv 144
 Geschmacksorgane 143, 144, 151, 153, 154, 157
 — Anzahl 151
 — äußere 143, 151
 — innere 143—146
 Gesichtsfeld 203
 Gesichtsvorstellung 203
 Gestalt 1317—1332, 1335
 Gestell (Hakenapparat) 241
 gestielter Körper 96—99, 103
 Gewebeatmung 373
 Gewebeer-nährung 384
 Gewebe, retikuläres 415
 Gewichtsregulierung 264
 Gewichtssteuerung 560
 Ghiliani, V. 520
 Giacomini, E. 527
 Giard, A. 227, 312, 1107, 1181, 1359
 Giardina, A. 520, 820, 1100, 1101, 1113, 1307
 Giftdrüsen 49, 1207
 Giftklauen 1241
 Giftstachel 1286—1288, 1339
 Giglio-Tos, E. 1101, 1111
 Gill, T. 1181
 Gillmer, M. 75
 Gilson, G. 56, 312, 1098
 Gilsonsche Drüsen 44, 291
 Girard, M. 434
 Girschner, E. 227
 Gißler, C. F. 56, 527
 Glandulae accessoriae 468
 — ferruminiferae 468
 — labiales 294
 — maxillares genales 294
 — praecerebrales 294
 — sebaceae 468, 498, 500
 Glandula mucosa 508, 513
 — odorifera 500
 Gleichgewichtssinn (Zen-
 trum) 185
 Gleichen-Rußwurm, v. 527
 Gleitflächen 1243
 Gleitflieger 554
 Gliederung 1239
 Gliederwürmer 294, 468, 597, 704—728, 791 bis 793, 811, 1168—1191, 1194, 1237
 Gliedmaßen 446—449, 729, 1187, 1191, 1194, 1196, 1202, 1218, 1284, 1238 bis 1250
 Gliedmaßen-derivate, ven-
 trale 1288
 Gliedmaßen, einfache 1202
 — Mundteile 1218
 Gliedmaßen-segment, erstes 1201

- Gliedmaßen, zweikästige 1289—1241
 Globuli 102, 105, 106
 — Ganglienzellen 106
 Glomeris 742
 Glomeruli olfactorii 101
 Glomerulus 118
 Glossa 109, 441, 753, 1207, 1211, 1213
 Glossina 278
 Glossosoma boltoni 358
 Glossosomatidae 357
 Glykogen 419
 Glykogenese 419
 Gnathobasen 1210
 Gnathencephalon 77
 Gnathocephaleum 761
 Gnathocephalum 107—110
 Gneuee (statt Guenee), A. 56
 Gobelet 98
 Goedart, J. 1181
 Goldi, E. A. 1307
 Götze, A. 527
 Goldschmidt, R. 1098, 1110, 1360
 Goldsmith, W. M. 1104, 1113
 Goldwespe 1289
 Golgikörper 939, 941, 944, 946
 Goltischer Apparat 833, 835, 844, 846, 904, 905, 940—942, 944, 946, 991, 1015, 1020
 Goliathus 1313
 Gomphocerus 856, 1035
 — antennatus 161
 — rufus 145, 161
 Gomphus forcipatus 491
 Gonade, junge 806
 Gonaden 466, 467—518, 1187
 — Histologie 472—479
 Gonadenhöhle 468
 Gonapophyse 1284, 1286, 1287
 Gonatopus 1249
 Gonepteryx rhamni 7, 31 bis 33
 Gonia 503
 — atra 503
 Goniocotes compar 389
 Goniodes cervicornis 1215
 Gonocoel 468
 Gonoderm 507
 Gonoducte 2, 458, 467 bis 469, 479—518
 — Anhangsorgane 484
 — ektodermale 469
 — mesodermale 469
 — paarige 468
 — unpaare 468
 Gonomerie 1086
 Gonopoden 1284, 1286, 1291
 Goodrich, E. S. 1807
 Goossens, M. 56
 Goot, P. van der 1181, 1360
 Gorka, S. 312
 Gorytes quinquecinctus 1248, 1290
 Gottsche, C. M. 228
 Goureaux 56, 228
 Govaerts, P. 1113
 Grabbeine 1247, 1248
 Graben 462
 Graber, V. 228, 312, 434, 527, 820
 Grabersches Organ 53, 54
 Grabwespen 1223, 1295, 1328
 Granata, L. 1101, 1111
 Grandi, G. 1360
 Grandis, v. 312
 Granula, proximale 853, 854
 Graphopsocus 1347
 Graphosoma 1289
 Grassi, B. 527, 820, 1114, 1181, 1359
 Greene, Ch. 1181
 Greifzange 1216
 Grenacher, H. 228
 Grenzlamelle 3, 284, 302
 — hintere 702
 — vordere 702
 Griffel 1130, 1280
 Griffelorgane 1241
 Griffini, A. 1360
 Griffiths, A. B. 56, 312
 Grillen 66, 67, 74, 83, 183, 413, 540, 554, 1226, 1227
 Grobben 527
 Größe 1313—1317, 1335
 Gross, A. 520
 — J. 378, 1098, 1104, 1116, 1360
 — W. 228
 Grosse, F. 520, 527, 1307
 Großkeimer 588—597, 652, 718, 719
 Grube 312, 527, 1181
 Grubenhaare 146
 Grubenkegel 145, 146, 148, 156
 Grünberg, K. 520, 1110, 1307
 Grützner, P. 228
 Grummach, E. 463
 Grundglieder 1241
 Grundsubstanz 119
 Gryllacriden 1271, 1296
 Grylliden 145, 170, 209, 244, 246, 248, 252, 286, 302, 413, 421, 485, 761, 806—811, 892, 909, 910, 1247, 1271, 1287, 1294, 1296
 Grylloblattiden 1296
 Gryllodeen 414, 1304
 Gryllotalpa 45, 66, 180, 183, 242, 244, 255, 274, 301, 302, 330, 877, 413, 421, 462, 485, 574, 577, 584, 587—590, 596, 625, 640, 669, 671, 674, 686, 688, 690, 693, 745, 757, 767, 787, 793, 840, 859, 876, 883, 887, 896, 899, 900, 908—910, 1032, 1247, 1248
 — borealis 842, 877, 896, 899, 902—904, 906, 908, 910
 — vulgaris 878, 897
 Gryllotalpiden 1247, 1271, 1287
 Gryllus 413, 574, 582, 584, 586, 588, 593, 615, 618, 625, 640, 643, 669, 701, 711, 740, 741, 757, 773, 774, 777, 778, 787, 788, 793, 799, 811, 859, 878, 887, 893, 1029, 1031 bis 1035
 — abbreviatus 1034, 1035
 — assimilis 865, 887, 903, 910
 — campestris 67, 68, 375, 484, 865, 1030, 1198, 1205, 1212
 — desertus 865, 887, 911
 — domesticus 68, 395, 412, 910
 Gryse, J. J. de 1307
 Guajakperoxydase 258
 Günther, K. 228
 Günthert, T. 1113
 Guilbeau, B. H. 56
 Gula 109, 1228
 Gulaerostria 1227
 Gulde, J. 56, 1181
 Guthertz, J. 463, 1098, 1101, 1104
 Guyenot, E. 312
 Guyot, J. 1181
 Gynandromorphismus 470, 1356
 Gymnocerata 207
 Gyrocampa stagnalis 365
 Gyropus 629
 — gracilis 389
 — ovalis 629
 Gyrinidae 300, 336, 1245, 1246
 Gyrinus 125, 1200, 1283
 Gyrinuslarve 362
 Gyrinus marinus 361
 — mergus 216
 Haarlinge 1214
 Haarmücken 975
 Haase, E. 56, 378, 527, 820, 1308, 1360
 Habitus 1318, 1331
 Haden 27

- Hadentomum 1259, 1267
 — americanum 1259
 Hadrotettix 912
 Haecker, V. 1098, 1101
 Häkchenstigmata 364
 Haematopinus 488, 1023,
 1078, 1215
 — asini 1020
 — spinulosus 389, 390, 476
 Haematopoda 1202
 — pluvialis 565
 Haemochlorin 406
 Haemocoel 364
 Haemocrocin 406
 Haemocyten 386, 401, 405
 bis 411, 415, 416
 Haemoglobin 367, 407
 Haemolymph 383, 399,
 402, 405, 409, 416
 Haemonia 296
 Haemophaein 406
 Haemoprasin 406
 Haemopyrrhin 406
 haemosteatisches Gewebe
 415
 Haemoxanthin 406
 Hänsel, G. 1181
 Häutung 3, 14, 15, 45—48,
 263, 282, 296, 354, 421,
 422, 1138, 1140, 1141,
 1149, 1164—1166, 1168,
 1170, 1173, 1197
 Häutungsdrüsen 85, 45 bis
 48
 — Sekret 46, 47
 Häutungsflüssigkeit 46, 47
 Haftapparate 1267
 Haftbeine 1249
 Haftdrüsen 12, 13
 — sexuelle 11—13
 Hafteinrichtungen 538
 Hafthaare 10—13
 Haftläppchen 10—18
 Haftlappen 1243
 Haftorgane 1249
 Haftscheiben 1338
 Hagemann, J. 527
 Hagen, H. A. 56, 58, 379,
 463, 520, 527, 1181,
 1308, 1360
 Hagenmüller, P. 313
 Hakenapparat 240, 241
 Haken, paarige 241
 — zahnartige, unpaare 258
 Halbflügler 10, 18, 37, 64,
 73, 146, 160, 171—173,
 180, 288, 300, 430, 467,
 469, 475—479, 517, 518,
 915—961, 1022, 1025,
 1028, 1047, 1103—1106,
 1200, 1209, 1219—1221,
 1227, 1232, 1238, 1245,
 1246, 1248, 1250, 1254,
 1262, 1264, 1267, 1274,
 1277, 1286—1288, 1297,
 1300, 1304, 1313, 1315,
 1319, 1322, 1324, 1330
 Halbspindel 999
 Haldeman, S. S. 1181
 Halias prasinana 258
 Halictostylops Spencii
 1125
 Halictus 1341
 Haliday, A. H. 520
 Hall, C. G. 56
 Haller, G. 137, 228, 379
 Halsloch 454
 Haltbeine 1246, 1249
 Halteapparate 1291
 Halter der Flügel 454
 — — Metapophyse 454
 Halteren 219—221, 553,
 562, 1266
 Halterenbewegung 220
 Haltica 301
 Halticiden 1244
 Halticus 1244
 Hammer, A. G. 137
 Hammerschmidt 820
 Hamulus 755
 Hance, R. T. 1107
 Handlirsch, Ad. 379, 1182,
 1308, 1332
 Haniel, C. B. 1110
 Hansen, F. 1308
 — H. I. 1308
 Hantelchromosome 924,
 925
 — Ring 925
 Hantelform (Tetraden) 924,
 925
 haploid 831, 920
 Harmann, M. T. 1101
 Harcourt, Bath, W. 1360
 Harmonikatheorie 374
 Harnsäure 7, 305, 409
 Harnsäurederivate 7, 9, 36
 harnsaurer Ammoniak 303,
 305, 425
 harnsaurer Natron 303
 harnsaure Salze 419
 Harnzellen 419—421
 Harpalus 511
 — aeneus 510
 — confusus 510
 — pubescens 1009
 Harrison, R. M. 57, 1110
 Hartmann, Fr. A. 1101
 — M. 1098
 Harvey, E. N. 1098
 — Browne 1104
 Harwood, W. H. 1360
 Hasebroek, H. 1360
 — K. 1360
 Hasey 1306
 Hasper 820
 Hatschek, B. 527, 820
 Hauptadern 1260
 Hauptflugton 61, 62
 Hauptmasse (rotes Organ)
 367, 368
 Hauptpigmentzellen 202,
 210, 212, 218
 Hauptsklerite 1235
 Hausbiene 1342
 Hauser, G. 228
 Hausmann, J. 379
 Haut 317, 408
 Hautast 90
 Hautatmung 320, 335, 339,
 351, 352, 357, 358, 360,
 365, 370, 384
 — allgemeine 335, 344, 357
 — lokalisierte 335, 340,
 357, 358
 Hautdrüsen 3, 10, 12, 16
 bis 54, 307—309
 Hautdrüsenkomplex 516
 Hautdrüsensekret 49—52
 Hautdrüsen unbekannter
 Funktion 48—52
 Hauteinstülpungen, trich-
 terförmige 512
 Hauteithelanlage 765
 Hauteithel, definitives
 719
 Hautfarben 13—16
 Hautflügler 10, 13, 37, 49,
 64, 78, 79, 86, 87, 103,
 106, 123, 124, 142—144,
 154—158, 178, 180, 197
 bis 199, 201, 242, 243,
 271, 295, 301, 320, 321,
 331, 364, 365, 370, 372,
 376, 402, 420, 430, 453,
 458, 462, 467, 469, 479,
 483, 512—515, 536 bis
 541, 553, 554, 560, 564,
 574, 584, 588, 615, 625,
 626, 640, 649, 669, 671,
 672, 690, 756, 759, 767,
 774, 777, 778, 785, 1009,
 1022, 1026, 1043, 1052,
 1061—1069, 1085, 1119,
 1123, 1142, 1145, 1146,
 1153, 1156, 1158, 1159,
 1161, 1164, 1166—1175
 1176, 1200, 1203,
 1204, 1207, 1209, 1221,
 1228, 1231, 1233, 1250,
 1255, 1264, 1266, 1267,
 1273, 1277, 1278, 1279,
 1284, 1287, 1288, 1290,
 1298, 1313, 1315, 1316,
 1321, 1322, 1328, 1329,
 1335, 1336, 1337, 1356
 — Nervensystem 123, 124
 — parasitäre 603, 607, 614,
 818, 1066, 1082, 1142,
 1156, 1169
 — Sinnesorgane 154—158
 — staatenbildende 108,
 1147
 — Stridulationsorgane 64
 Hautnerven 121
 Hautpanzer 453
 Hautsäckchen 357, 358

- Hautsinnesorgane 10, 140,
142—160
— Topographie 141
Hauttaschen 16
Hauttracheen 357
Hay, B. 1360
Hayden, M. A. 1113
Hayek, G. v. 527
Heathcote, F. 820
Heber, gerader der Kehl-
schiene 454
— des Prothorax 454
Hebrus 1347
Hecht, E. 527
Heeger, E. 527
Hefe 421
Hegetschweiler, J. 520
Hegh, E. 1360
Hegner, R. W. 820, 1098,
1108, 1112, 1113
Heidemann, O. 520
Heider, K. 529, 820, 821,
1182
Heikertinger, F. 1332
Heimann 1108
Heinemann, C. 434
Heliconius 22
Helioscirtus capsitanus 15
Helm, F. E. 312
Helmholtz, H. L. F. 137
Helodes 301, 362
Helomyza 151
Helophilus 194, 195, 201,
353
— floreus 152, 1052
Hemerobiiden 538, 1325
Hemerobius 146, 248, 259
— nervosus 491—493
Hemerobiuslarven 40
Hemilytren 4
Hemimeroiden 469, 482,
483
Hemimeriden 1201
Hemimerus 469, 482, 579,
812, 813—817, 1206,
1324
— talpoides 482, 579, 580,
812—818, 1077
Hemimetabola 1128, 1137,
1140, 1148, 1158—1166,
1172, 1175
Hemimetabolie 1159, 1163,
1167, 1174
Hemiptera 10, 18, 37, 64,
73, 146, 160, 171—173,
180, 288, 300, 430, 467,
469, 475—479, 517, 518,
915—961, 1022, 1025,
1028, 1047, 1103—1106,
1200, 1209, 1219—1221,
1227, 1232, 1238, 1245,
1246, 1248, 1250, 1254,
1262, 1264, 1267, 1274,
1277, 1286—1288, 1297,
1300, 1304, 1313, 1315,
1319, 1322, 1324, 1330
Hemiptera heteroptera 73,
915—947, 1027
— homoptera 947—961,
1106, 1107
Hemipteren, Gehörorgan
171—173, 180, 288, 300
— Mundteile 1218
— Stridulationsorgane 64
Hemipteroidea 1150, 1162,
1164
Hemisphaerus 1322, 1325
Hemmerling, H. 57
Henderson, W. D. 1113
Henking, H. 820, 1098,
1104, 1108, 1110, 1113
Henneguy, L. 137, 434,
463, 527, 1110, 1182,
1308, 1360
Hennings, C. 228
Hensen, V. 228, 463
Henseval, M. 57, 312
Hepialiden 6, 27, 242, 261,
321, 1223, 1313, 1315
Hepialus 128
— hecta 28—31
— humuli 78, 127, 128,
496, 497
Heppner, C. L. 463
Heptagenia 130, 340, 344
— longicauda 341
— sulphurea 325
— venosa 186, 187
Herabzieher des Deutero-
phragmas 454
— — Flügels 454
— — Proterophragmas
454
— — Tritophragmas 454
Herbig, C. 228
Heremetabola 1160, 1166
Hering, M. 1360
Herkuleskäfer 1337
Hernaphroditen 1356
— frontale 471
— gemischte 471
— laterale 471
— transversale 471
Hermaphroditismus 470,
471
— normaler 470, 471
— rudimentärer 810, 1334,
1356
Herold, M. 434, 1182
Hertwig, O. R. 434, 820
—, P. 1098, 1360
— R. 527
Herz 370, 383—402, 411
— bis 413, 449, 483, 790
— bis 795
Herzganglien 395
Herzinnervation 395
Herzkammern 385—388,
395, 400
Herzklappen 384—388, 391
Herzkontraktionen 384 bis
402
Herzlumen 790—792
Herzmuskeln 393
Herznerven 165, 395
Herzpulsationen 398, 402
— Anzahl 402
Herzraum 398
Herzrohr 779, 789—796
Herzrohrabschluß 790
Herzschlauch 383—402,
415
Herzschlaucherweiterun-
gen 386, 392, 402
Herztätigkeit 401, 402
Herzwand 364, 402
Herzwandmuskelzellen
393, 394
Hesperia comma 28
— pyrophorus 13
— sylvanus 28
— thaumas 28
— uraniae 13
Hesperiden 27
Hesperiden 27, 28
Heteroceren 6
Hesperotettix brevipennis
912
— festivus 912
Hesperotettix pratensis
881, 883, 912
— speciosus 859, 881 bis
883, 887, 912
— viridis 856—858, 876,
881, 882, 912
Hesse, R. 228, 568, 1332
Heterochromie 582, 583,
603
Heterochromosome 833,
834, 840—844, 851, 853,
858, 878, 880, 896, 910
bis 912, 918, 920, 921,
925—927, 939, 949, 952,
955—959, 968, 972, 974,
984, 1011—1013, 1018,
1088—1091
— überzählige 927, 937,
938, 1013
— ungleiche 927
— unpaare 927, 931, 947,
949, 962, 968, 984, 1088
— Verdichtung 929, 934
Heterochromosomenkon-
jugation 934
— Rückbildung 952
Heterochromosomenpaar
952
Heterochromosom, mehr-
teiliges 1016
— Nachschleppen 954
— paariges 927, 931—936,
961, 968, 984
Heterogenea 302, 303
— limacodes 301, 420
Heterogonie 1351—1355
Heterogynen 1327, 1328
Heterokinese 840, 841, 879,
893, 927, 934

- Heteromeren 1318
Heterometabola 1130 bis
1137, 1144, 1145, 1150,
1156, 1160, 1165, 1166,
1175, 1176, 1200, 1201,
1208, 1216, 1219, 1250,
1252, 1270, 1315, 1322,
1328
Heterometabolie, typische
1130, 1163
Heteromorpha 1158, 1159
heteronome Segmentie-
rung 1191
Heteronomie 1194, 1204
Heteronotus 1326
heterophyletisch 1167, 1175
Heteroptera 188, 287, 565,
842, 915—947, 959,
1024, 1036—1044, 1133,
1163, 1165, 1244, 1261,
1274, 1324, 1347
Heteropyknose 834, 840,
841, 846, 851, 878, 893,
927, 931, 936, 938
Heterosyndese 840, 841,
927, 934, 938
Hetrodes 1271
Heuschrecken 83, 393, 554,
828, 830, 1144, 1148,
1159, 1162, 1173, 1261,
1262, 1318, 1338
Heuschreckengestalt 1324
Heuschreckentypus (Mo-
nosom) 930, 952, 1011
Heuschreckenzirpen 171
Hewitt, G. 520, 528, 1098
Hexade 882
Hexanephria 301
Heyke, E. 228
Heymons, R. 137, 379, 520,
820, 821, 1114, 1115,
1182, 1308, 1332
Heymons' Binnenkugeln 86
— Sinnesgrube 338, 528
Hicks, G. C. 228, 1108
Hickson 228
Hilaria 217
Hilferufe 73
Hilfszelle 474
Hilton, Wm. A. 137
Himantoptera 1266
Hinterast 97, 98
Hinterbeine 1238, 1245,
1247, 1250, 1330, 1337
Hinterbeinmuskulatur 447,
448, 461
Hinterflügel 534, 536 bis
553, 1233, 1254, 1260,
1261, 1263, 1266, 1267,
1269
Hinterflügelmuskeln 444
bis 446
Hinterflügelvergrößerung
1260, 1268
Hinterflügelverkleinerung
1266
Hinterhaupt 1228
Hinterhauptloch 440—443,
453
Hinterleib 116, 372, 373,
384, 438, 449, 450, 451,
452, 752, 1194, 1195,
1229, 1274—1298
Hinterleibskiemien, laterale
349
Hinterschenkel 1244, 1245
Hinterschienen 1247
Hippiscus 878
— phoenicopterus 912
— tuberculatus 865, 866,
878, 880, 887, 912
Hippiscustyp 853
Hippobosca 196
— camolina 505, 506
Hippobosciden 1227, 1274,
1324
Hirschkäfer 1196, 1337,
1348
Hirschler, J. 312, 821
Hirudineen 216
Hispinen 1330
Histeriden 213, 214, 1301,
1247
Histeridentypus 1325
Histiolysse 428, 432, 482,
1169, 1177, 1238
Hochzeitsflug 105
Hoden 467, 470—475, 479
bis 518, 829, 830, 847
bis 849, 915, 916, 948,
962, 976, 996, 1006,
1018
Hodenausführgang 508
Hodenbau 497, 847, 848,
915, 916, 948, 977, 996,
1006
— Chrysalidentypus 497
— definitiver 497
— embryonaler Typus 497
— larvaler 497
— Imaginaltypus 497
— Puppentypus 497
— Raupentypus 497
— Typen 497
Hoden, büschelförmige
509, 510
Hodencysten 481, 482
Hodenepithel 472, 473
Hodenfärbung 475
Hodenfollikel 467, 472 bis
475, 488, 493, 495 bis
497, 502, 510, 512, 515
bis 518, 807, 829, 830,
847, 849, 916, 948
— Anzahl 829, 847
— Torsion 496
— Wandung 472, 473
Hodenhüllen 472, 473
Hodenkapsel 472, 473, 496
Hodenkörperchen 473
Hodenpigment 847
Hodenreservoir 510
Hodenscheidewände 473
Hodenschläuche 467, 473
Hoden, traubenförmige
509, 510
— tubulöse 509
Hodenumhüllung 472, 512,
513
Hodenverschmelzung 495
Hoden, zusammengesetzte
509, 510
Höckeraugen 213
Höcker, präantennale 749
Höhlenkäfer 216, 1272,
1327
Höhlensilphiden 1330
Höhlenheuschrecken 1271
Hörleiste 169
Hoernes, H. 568
Hörnlein 520
Hofer, B. 137.
Hofmann, F. 1182
Hoff, W. 568
Hoffmann, R. W. 57, 528,
821, 1308
Hogben, L. 1112, 1114,
1115
Hollande, A. 435
Holliday, M. 520
Hollis, W. A. 1308
Holmgren, E. 113, 137,
312, 379, 463, 520, 528,
1182, 1308
Holomerentoma 1141
Holomerie 1141, 1161
Holometabola 45, 319, 416,
470, 1136, 1143, 1145,
1147, 1150—1152, 1158,
1161, 1162, 1164, 1166,
1175, 1176, 1177, 1197,
1200, 1201, 1203, 1221,
1223, 1233, 1234, 1237,
1250, 1252, 1255, 1277,
1297, 1302, 1315, 1316
— typica 1161
Holometabolie 1124 bis
1126, 1135, 1168, 1174,
1175, 1178, 1179
Holophthalmie 1337
holopneustisch 319
Holste, G. 137
Holzfresser 252
Holzkäfer 1213, 1214
Holzwespen 1328
Homalomyia 554
Homarus 1170, 1205
Homologisierung 1197
Homometabola 1161 bis
1164, 1166
Homomorpha 1158, 1159
Homonomie 1194, 1238
— sekundäre 1233
Homoptera 180, 188, 422 bis
424, 565, 842, 947 bis
961, 1025, 1036—1044,
1092, 1128, 1132, 1133,
1163, 1165, 1227, 1228,

- 1232, 1233, 1244, 1250,
1262, 1266, 1267, 1269,
1274, 1322, 1324, 1329,
1330, 1337
Honig 243, 295, 1223
Honigbiene 40 - 42, 62,
107, 123, 142, 154, 155,
157, 203, 271, 390, 391,
417, 421, 422, 431, 462,
478, 512, 513, 514, 548
bis 552, 564, 567, 828,
969, 997 - 1005, 1024,
1027, 1061 - 1067, 1081,
1083, 1092, 1221, 1286,
1337, 1338, 1340, 1341
Honigfütterung 1223
Honigkrüge 1344
Honigröhren 40
Honigsammelapparat 1222
Honigsaugapparat 1223
Honigtau 40
Hopkins, F. F. 57
Hoplia 214
Hormone 1172
Hornisse 13, 103, 566, 1328
Horvath, G. 57, 379
Hosenbiene 567
Hosford, R. 1308
Houlbert, C. 1308, 1332
Hovasse, R. 1101
Hoy, W. E. 1104
Huber, F. 228
Hudson, G. V. 1360
Hüftanhänge 1241
Hüften 114, 455, 1241,
1243 - 1246
Hüftgelenke 1243
Hüftgriffel 1240, 1242
Hüftmuskeln 453
Hüftnerv 112
Hüftpfanne 1243
Hügelchen, spongiöse 400
Hüllenanlage 629 - 639,
666
Hüllenektoderm 659, 666,
706, 716, 718, 719, 725,
726
Hüllenepithel 587, 592, 623
bis 635, 646 - 649, 719,
721 - 723
-- Degeneration 721 - 735
-- Dehnung 592
-- Elimination 635
Hüllenregion 588, 590
Hüllensprengung 640, 651,
732, 735, 738
Hüllhaut 422, 455
Hüllzellen 159
Huettner, A. F. 1108
Hughes-Schrader, S. 1106,
1116, 1360
Humerus 544
Hummeln 561, 566, 996,
1061, 1068, 1337, 1338,
1342
Hummer 1170, 1205
Hundefloh 196, 1080
Hundeläuse 1020
Hunger 276
Hungerformen 1343
Hunter, S. 1360
Hurst, C. H. 528
Hurthle, K. 463
Huxley, Th. 528
Hyatt, A. 528, 1182
Hydrobius fuscipes 280
Hydrocores 20, 287, 288,
334, 336, 337, 401
Hydrocyphon 362
Hydrometra 128, 129, 515,
841, 946
-- paludum 939
-- stagnorum 1320
Hydrometridae 20, 1274,
1319
Hydrophiliden 252, 273,
279, 280, 301, 336, 339,
510, 1011, 1245, 1322
Hydrophilus 119, 120, 243,
257, 277, 278, 280, 281,
283 - 285, 302, 328, 329,
262, 298, 455, 457, 460,
461, 507 - 509, 574, 576,
584, 588, 615, 625, 626,
640, 649, 669, 671, 672,
690, 756, 759, 767, 774,
777, 778, 785, 1009
-- piceus 281, 282, 329, 406,
411, 414, 457, 461, 507,
1008, 1012, 1015, 1262,
1269
Hydroporus pictus 340
Hydropsyche 336, 358, 359
Hydropsychidenlarve 358,
359
Hydroptila 121
Hydroscaphiden 1315
hydrostatische Apparate
338, 351
Hydrous 363
-- aterrimus 202
-- caraboides 280
-- fuscipes 280
Hygrorezeptor 158
Hylecoetus 1317
Hylesinen 247, 253
Hyllobius abietis 511, 1070
Hylotoma 749
Hylotomafühler 1202
Hylotoma rosarum 199
Hymenoptera 10, 13, 37,
49, 64, 78, 79, 86, 87,
103, 106, 123, 124, 142
bis 144, 154 - 158, 178,
180, 197 - 199, 201, 242,
243, 271, 295, 301, 320,
321, 331, 364, 365, 370,
372, 376, 402, 420, 430,
453, 458, 462, 467, 468,
469, 479, 483, 512 - 515,
536 - 541, 553, 554, 560,
564, 574, 584, 588, 615,
625, 626, 640, 649, 669,
671, 672, 690, 756, 759,
767, 774, 777, 778, 785,
1009, 1022, 1026, 1043,
1052, 1061 - 1069, 1085,
1119, 1123, 1142, 1145,
1146, 1153, 1156, 1158,
1159, 1161, 1164, 1166
bis 1175, 1176, 1200,
1203, 1204, 1207, 1209,
1221, 1228, 1231, 1233,
1250, 1255, 1264, 1266,
1267, 1273, 1277, 1278,
1279, 1284, 1287, 1288,
1290, 1298, 1313, 1315,
1316, 1321, 1322, 1328,
1329, 1335, 1336, 1337,
1356
Hymenoptera aculeata 197
entomophaga 300
Hymenopteren, Nerven-
system 123, 124
-- parasitäre 603, 607,
614, 818, 1066, 1082,
1142, 1156, 1169
-- Sinnesorgane 154 - 158
-- staatenbildende 103,
1147
-- Stridulationsorgane 64
Hymenopterlarven 124,
259, 1141, 1154
Hymenopterentyp (Flügel-
form) 537
Hyperepimorpha 1160,
1166
Hypermetabola 1162, 1163,
1167
-- -Hypermetamorphose
1161
-- reducta 1167
-- spuria 1167
Hypermetamorphose 1167
-- echte 1163
-- reduzierte 1164
Hypermetamorphose 1125,
1159, 1163, 1167, 1179
hypermetamorphosis spu-
ria 1163
Hyperneuralseptum 398
Hypertelie 1232, 1250,
1330, 1331
Hypertrophien 1330
Hyphydrus 1015
-- ovatus 340
Hypocephalus armatus
1247, 1330
Hypoderma 127
Hypodermalarve 369
Hypodermis 2, 1187
hypognath 235, 238, 1127,
1128
Hypolimnas 8
Hyponomeuta 495
-- evonymella 44, 45
Hypopharynx 748, 1207,
1212 - 1217, 1225

- Ibalia** 1277
Icerya 629, 1085, 1341
 — purchasi 840, 949, 960, 1039, 1040, 1088, 1098, 1341
 — Rasse, englische 1098
 — — kalifornische 1098
Ichneumoniden 40, 105, 106, 123, 142, 154, 157, 271, 285, 364, 1221, 1277, 1327, 1328, 1329, 1341
Ichneumon luctatorius 143
Idaea dealbaria 128
Idiochromosome 834, 841
 bis 843, 877, 927, 931
 bis 936
Idiochromosom, großes 842
 bis 844
 — kleines 842—844
Idiochromosome, paarige 927
 — ungleiche 927
Idiochromosomenkomplex 897
Idiozom 833, 846, 902, 939
Ihering, H. 1360
Ileum 261, 262
Illig, K. G. 57
Ilybius 151
Imago 1138, 1148, 1158
Imaginalring 249—251, 266, 267, 300, 304
 — hinterer 261, 267
Imaginalscheiben 422, 431, 1123, 1133, 1166, 1178, 1252
Imhof, O. E. 520, 528, 1308
Immigration 709, 717
 — multipolare 709
 — unipolare 709
Imms, A. D. 520, 528
Immunität 411
Imprägnation 1080—1083
Incurvaria 6
Indigoniere 303
Indusium 652, 657
Infektionen 376
Infektionskrankheiten 429
infrastigmale Kiemenreihe 360
Ingluvies 237, 242—244
Injektionen 409, 410, 413, 421, 428
Innenast 1241
Innenladen 1213, 1220, 1221, 1223
Innenlippe, obere 1213
 — untere 1213
innere Fettkörperstränge 416
 — Kolben (Antennalorgan) 144
Ino 146
 — pruni 147
Inocellia 189
Inschaschjanz, S. 1182
Insecta amniota 621, 623, 634, 738, 742
 — anamnia 621
 — ovipara 468, 469, 814
Insektenabstammung, phylogenetische 704
Insekten, ametabole 455
 — amphipneustische 319
Insektenbein, Ableitung 1240, 1241
Insekten, dekapitierte 134
Insekteneier 1021
Insekten, einhüllige 646
 bis 649
Insektenembryo, Ernährung 812—818
Insektenflug, Mechanik 534
 bis 567
Insekten, geflügelte 454
Insektengehirn, Größe 78
Insekten, hemimetabole 455
 — holometabole 319, 455
 — holopneustische 319
 — hüllenlose 648, 649
Insektenkörperanhänge 1186
Insektenlarven 403, 1229
Insektenmaxille, ursprüngliche 1209
Insekten mit Verwandlung 1159
 — ohne — 1159
 — parasitäre 319
 — peripneustische 319
 — propneustische 319
 — soziale 471
 — ungeflügelte 453
 — vivipare 469, 812
 — zweihüllige 639—646
Insertionspunkt 453
Inspiration 371, 372
Inspirationsbewegung 371
Instinkt 104, 106
Integument 2, 1196, 1339
intellectiv cells 118
Intelligenz 103—105, 119
Intelligenzsphäre 102
Interala 1257
interanisotrope Kräfte 457
Interbasilare anticum alae
 primae 543, 546
 — posticum — 543, 544, 546
Intercalaranhänge 755 bis 756
Intercalarextremitäten 755, 756
Intercalarsegment 744 bis 749, 751, 753, 755, 761, 776, 781, 788, 1205
Interferenzfarben 7, 8, 14
Interkinese 839, 889, 926, 975, 1009
Interkolumnärsubstanz 455
Intersegmentalfalte 389
Intersegmentalhäute 372
interstitielle Körnchen 457, 461
 — — Anzahl 461
 — Stränge 417
Interventrikularlappen 385, 402
Intestinum 261, 262
Intima 239, 246, 303, 317, 324, 394, 401
Intimaborsten 246
Intimafalte 318
Intimafurchen 324
Intimaporen 269
intrauterine Atmung 371
intramolekuläre Atmung 375
Invagination 626—630
Invaginationskeimstreifen 630
Involution 641, 751, 752
Irishaut 71
Irispigment 180, 191
Ischnorrhynchus didymus 1294
Isopoden 1207
Isopteren 625, 640, 669, 690, 777, 778, 1160, 1164, 1204, 1244, 1272, 1287
Isopteryx tripunctata 490
Isosoma grande 1351, 1352
 — tritici 1351
Isotoma 282, 598—600, 638, 648, 665, 668, 669, 671, 675, 690, 695, 700, 703, 711, 713, 718 bis 720, 744, 753—755, 799, 801—803, 809
 — cinerea 597, 601, 602, 617, 620, 648, 649, 652
 — viridis 223
isotrope Substanz 457, 462
Isserlin, M. 435
Ithysia zonaria 839, 978
Ithytrichia 358
 — lamellaris 357, 359
Iunonia almana 1351
Iwanowa, S. A. 1101
Izquierdo 57
Jabot 242—244
Jacobi, A. 1332
Jacobson, E. 1360
Jackson, W. H. 1360
Jaeger 57
Jamaicana flava 856, 910
 — subguttula 856, 910
 — unicolor 876, 910
Janet, Ch. 137, 228, 312, 435, 463, 528, 568, 1182, 1308
Janssens, F. A. 1098, 1101
Japygiden 1130, 1218, 1297

- Japix 319, 479, 481, 753,
759, 1022, 1075, 1300
Jassiden 954, 1269, 1274,
1315, 1347
Jaworowski, A. 435, 528,
821
Jeffrey, E. C. 1108
Jegen, J. 1112, 1360
Jensen-Haarup, A. C. 1332
Jod 308
Jodjodkalium 5
Jørgensen, M. 1098
Johannsen, O. 1182, 1360
Johansen, H. 229
Johnson, A. J. 229
— H. M. 1101
Johnston, Chr. 229
Johnstonsches Organ 178,
179
Jolia 342, 344
— Roeselii 343
Joly, N. 435, 528
Jonescu, C. N. 137
Jordan, H. E. 313, 1101,
1308, 1360
— K. 520
— R. 528
Joseph, G. 137, 229, 1360
Jourdain, S. 528, 1308
Jourdan, E. 229
Jousset de Bellesme 229,
313
Jucca-Motten 1223, 1224
Jucci, C. 1360
Judeich, J. F. 528
Jugendstadien 1122
Jugularnerv, erster 109
— zweiter 110
Jugum 1258, 1267
Julus terrestris 712
Junker, H. 1115, 1360
Jura 1176
Jusbaschjanz, S. 1182
Juxtaposition 44
Käfer 11, 14, 22, 34, 49,
52, 61, 63, 66, 67, 72,
74, 79, 83, 87, 111, 112,
114, 125, 126, 144, 178,
180, 181, 196, 200, 201,
213—216, 237, 243, 253,
262, 272, 276, 277, 285,
296, 300, 304, 319, 330,
333, 334, 339, 340, 362
bis 364, 372, 393, 407,
409, 420, 422, 424, 430,
452—454, 458, 462, 468,
469, 474, 479, 506 bis
511, 536, 537, 540, 553,
554, 560, 561, 565, 577,
582, 584, 621, 625, 640,
641, 666, 669, 671, 674,
675, 690, 693, 695, 697,
703, 756, 757, 767, 776
bis 778, 786, 792, 793,
828, 834, 841—843, 847,
941, 992, 1005—1016,
1025, 1026, 1039, 1047,
1069—1075, 1113 bis
1114, 1119, 1123, 1125,
1142, 1145, 1149, 1153,
1156, 1158, 1159, 1160,
1161, 1164, 1166, 1167,
1175, 1200, 1201 bis
1204, 1207, 1209, 1221,
1227, 1231—1233, 1241,
1243, 1244, 1247, 1254,
1261, 1272, 1277, 1278,
1279, 1288, 1290, 1298,
1300, 1304, 1313, 1315,
1316, 1318, 1321, 1322,
1324, 1327—1330, 1335,
1337, 1338, 1340, 1348,
1353
Käferfarben 14
Käfer, flugunfähige 111,
112
Käferhoden 506, 509
Käferlarven 1121, 1124,
1152, 1153, 1157, 1211,
1221
Käfer, Locktöne 72
— Nervensystem 125, 126
Käferschuppen 9
Käfer, Sinnesorgane 150,
151
— stridulierende 63, 64
— Stridulationsapparat 67
Käfertypus 125, 1324, 1325
Kälteeinwirkung 1176,
1179
Kafka, K. L. 1182
Kahle, W. 520, 821, 1108,
1360
Kalk, kohlensaurer 409
oxalsaurer 46
Kalligrammiden 1316
Kamensky, N. 1332
Kanäle in Schuppen 5
Kapzov 3
Karawajew, W. 313, 528,
821, 1182
Karmin 415
Karminfütterung 244
Karminkörnchen 376, 409,
410
Karny, H. 75, 1182, 1309,
1361
Karyokinese 422
karyokinetische Teilung
407, 415, 421, 422
Karyosphäre 1007—1009
Kasten 1342, 1343, 1344
bis 1346
kauende Insekten 235, 242,
277, 294
Kaukerfe 1214
Kauladen 1211, 1223
Kaulade, äußere 1211, 1223
— innere 1211, 1223
Kaulappen, äußerer 1211
Kaumagen 237, 244—249
Kaumagen, Bau 246—249
Kaumuskel 440
Keferstein, A. 57
Kegelzellen 199
Kehle 109, 441, 442, 1228
Kehlplatte 1228
Kehlschiene 442, 454
Keilin, D. 1182
Keimanlage 588—597, 626,
629—638
Keimbahnanlage 588, 590
Keimbahnbestimmer 615,
1067
Keimbahnkörper 1066,
1073
Keimbahnplasma 608 bis
615
Keimbläschen 1021, 1032
Keimblätter 618, 704 bis
728, 796
Keimblätterschemen 727
Keimblättertheorie 704 bis
728
Keimdeformation 408, 409
Keimdrüsen 466—518, 1054
Keimektoderm 666, 706,
716, 726
Keimentoderm 660, 706
Keimepithel 587, 592
Keimepithelschrumpfung
592
Keimhautblastem 574 bis
578, 583—585, 608,
1021
Keimlager 476, 515, 1041
Keimregion 588
Keimscheibe 593, 594
Keimstelle 474
Keimstreifen 590, 615 bis
818, 1191
— Abdominalregion 743
— Blastokinase 728—743
— Caudalkrümmung 732
bis 742
— Cephalkrümmung 739
— Dorsalkrümmung 729
bis 742
— Entwicklung 620—660
Keimstreifenevolution 740
bis 743
Keimstreifen, immenser
634, 652, 734
— invaginierter 734—738
— Kopflappenregion 743
— Längenwachstum 733,
798
— Maxillarregion 743
— oberflächlicher 652
Keimstreifensegmentie-
rung, äußere 728, 743
bis 763
Keimstreifen, Streifenre-
gion 743
— superficieller 652, 728
bis 734
— Thorakalregion 743

- Keimstreifen, Umrollung 640, 732—738
 — Ventralkrümmung 732 bis 742
 — Verkürzung 732
 — Verlagerung 740—743
 — versenkter 652
 Keimstreifenwucherung 635
 Keimstreifen, zweischichtiger 663, 664, 705
 Keimzellen 466—518, 848, 852, 1030, 1039, 1334
 Keimzellenanlage 1054
 Keimzellenbildung 825
 Keimzellendegeneration 474
 Keimzellenernährung 474
 Keimzellenkerne 1030
 Keimzellen, weibliche 929
 Keimzone 479—481
 kelchförmige Organe 151
 Kelchtypus, Marksubstanz 106
 Keller, C. 57
 Kellogg, V. 57, 229, 1309, 1361
 Kemnitz, A. G. v. 1110
 Kennel, J. V. 229, 528, 1361
 Kenyon, C. F. 137, 138
 Kenyons Bichromat-Silbermethode 117
 Kerguelen 536
 Kermes 1322
 Kern, P. 1113
 Kerne 902, 906, 922, 943, 945, 987, 1013
 — accessorische 1026, 1041, 1052, 1064
 — protogoniale 1056
 — verzweigte 417, 418
 Kernewitz, Br. 1110
 Kernspindel 582, 611, 925
 Kernteil 212
 Kershaw 821, 822
 Kerville, H. G. de 435
 Kettelhoit, Th. 57
 Keulentypus (Marksubstanz) 106
 Keuneke, W. 1108
 Kheil, Nap. A. 1361
 Kiefer 1197
 Kiefersegmente 746—750, 767, 776
 Kiefertaster 1210
 Kieffer, J. J. 1309, 1358
 Kiemen 335, 336, 340 bis 365
 Kiemenanhänge 1280 bis 1284
 Kiemenbewegung 359
 Kiemenblättchen 347, 348, 374
 Kiemenentwicklung 1281 bis 1283
 Kiemenfäden 358, 360, 364
 Kiemengliedmaßen 1128, 1164, 1165
 Kiemenkammer 345
 Kiemenquasten, laterale 349
 King, R. L. 1101
 Kirbach 229
 Kirby, W. 57, 528
 Kirchhoffer, O. 229
 Kirkaldy, G. W. 1309
 Kittdrüsen 468, 495, 500, 515, 517
 Kittsubstanz 506
 Klammerbeine 1246, 1247
 Klammerorgane 1292
 Klapalek, Fr. 520, 1309
 Klappen 239, 384—388, 391, 393, 400
 Klappenfalten 385
 Klatt, B. 57
 Klauen 1243
 Klauenbasalapparat 1243
 Klebdrüsen 39
 Kleiderlaus 1020, 1246
 Kleinkeimer 588—597, 718, 719
 Klemensiewicz, S. 57
 Kletterbeine 1246
 Kleuker, F. 57, 1309
 Klinkhardt, V. 1309
 Kloake 370
 Klodnidski, J. 1361
 Klöppel 146
 Klopfen 61
 Kluge, M. H. E. 521
 Klunzinger, C. B. 1309
 Knab, F. 1181
 Knäuel, postsynaptischer 1056
 Knäuelstadium 860—862, 879
 Kniegelenk 1243
 Knipsen 61
 Knospe, fingerförmige 999, 1000
 Knospen 355, 356
 Knoten 875
 Knower, H. 821, 1361
 Knüppel, A. 313
 Kochi 1306
 Köhler, A. 521, 1104
 — Fr. 57
 Kölliker, A. 435, 463, 529, 821
 König, A. 1182
 Königin 471, 515
 Körbehen 1338
 Körnerreihe 273
 Körnerschicht (Ganglienplatte) 93
 Körperanhänge, Anlagen 745
 — Entwicklung 743—763
 — Homologie 746—763
 — Topographie 746—763
 Körperende, Abschluß 750, 751
 Körpergliederung 1186 bis 1197
 Körper, massive 950
 Körpermuskulatur 779, 783, 785
 Körpersegmente 729, 745, 751—763
 Körpertemperatur 402 bis 405
 Koestler, M. 138
 Kohlensäure 373—377, 428
 Kohlensäureabgabe 374, 375
 Kohlensäureabsorption 377
 Kohlenstoff 377
 Kohlweißling 1340
 Kokon 296, 305
 kokonerweichendes Sekret 258
 Kolbe, H. J. 529, 568, 1182, 1309, 1361
 Kolbentypus (Marksubstanz) 106
 Kolbia 1347
 Kollmann, M. 529
 Kolossalzellen 87, 88
 Komarek, J. 1309
 Kommissuralnerv, erster 110
 Kommissuralstränge 118
 Kommissuren 77
 Kommissurensystem 99
 Kommissurstrang 96
 Kommunikationsschlauch 488
 kompaktes Spirem 950
 Komplexaugen 81, 83, 102, 103, 197, 199—219
 — Bau 208—219
 — Nerven 89
 — Physiologie 202—207
 kompreß 1323, 1324
 Konjugation der Chromosome 831, 835, 836, 920, 925, 973
 — endweise 836
 — parallele 836
 Konjugationspalt 973
 Konkavdern 1255
 Konnektivalnerv, dritter 114
 — erster 114
 — zweiter 114
 Konnektivdurchschneidung 134
 Konnektive 77, 125, 127, 130, 134
 Konstanz 1333
 kontraktile Elemente 456
 — Kerne 387
 — Substanz 394, 461
 Kontraktion 456, 457
 Kontraktionsfigur 959 1056

- Kontraktionsfigur, erste 921, 950, 953, 1007
— zweite 922
Kontraktionsmaximum 402
Kontraktionsphasen (Herz) 402
Kontraktionsstadium 917, 919–921, 933, 947, 979, 1056
Konvexadern 1255
Kopce, S. 1361
Kopf 452, 454, 1194, 1197 bis 1229, 1233
Kopfab-schluß 748–750
Kopfaorta 789, 793–796
Kopfauswüchse 1337
Kopfblase 817
Kopfblutgefäßentwicklung 788–796
Kopfbrustschild 1195
Kopfentwicklung 748–750
Kopffalte 622, 626
Kopfform 1226–1229
Kopfganglien 123–125, 455
Kopfgliedmaßen 1206
Kopfkapsel 439–441, 748 bis 750, 1197
Kopfkienen 341, 342
Kopflage 1226–1229
Kopflappen 743, 744, 753, 768
Kopflappenregion 743, 744, 751, 759–763
Kopfleuchtorgan 428
Kopfmeteren 1196, 1198, 1205
— Anzahl 1198
Kopfmuskulatur 438–444
Kopfnervenanlagen 770
Kopforgane 1197–1229
Kopflplatten, ventrale 453
Kopfrinne 454
Kopfschild 1212, 1228
Kopfsegmente 1194, 1197 — Anzahl 1194
Kopfsinnesorgan 103, 224
Kopfspeicheldrüsen 285, 288, 290
Kopfstigmenpaar 1300
Kopulation 377, 468, 499, 502
Kopulationsapparat 1291, 1338
Kopulationsbein 1249
Kopulationsöffnung 499
Kopulationsorgan 377, 467, 498, 499, 509
Kopulation, wiederholte 480
Korf, K. v. 1113
Kormus 1291
Kornhauser, S. J. A. 1106, 1115
Korotneff, A. 821, 1182
Korrelationen zwischen Auge u. Antenne 207
Korschelt, E. 313, 521, 529, 821, 1098, 1099, 1182
Koschevnikov, G. 435, 521
Kot 236, 260, 263
Kotausspritzen 263, 264
Kotreservoir 263
Koulagin, M. V. 821
Kowalevsky, A. 313, 435, 821, 1182
Kowalevskys „rate“ 413
Kowalski, J. 1101
Kraepelin, K. 229, 1309
Kraepelins Porenplatten 154, 155
Kafka, K. 1182
Krallen 1243, 1246
Kramer, P. 229, 529, 1361
Krancher, O. 229, 379
Krause, W. 463
Krauß, H. 57
Krauß, A. 1361
Krawkow 4, 57
Kreide 1176
— A. 75
Kreisbewegungen nach Gehirnzerstörung 134, 135
Kreuztetraden 872, 873, 875, 876, 883, 884
Kreuzung, äußere 94
— innere 95
Kreuzstränge 97
Kreuzungsbündel 97
Kriechschwielen 1156
Krieger 1342–1346
Kristalle 409
Kristallkegel 180, 199, 200 bis 202, 209–219
Kristallkörper 190, 193, 194
Kristalloide 409
Kristallzellen 200, 201, 208 bis 212
Krohn, A. 314
Kropf 236, 237, 242–244, 249, 266, 276
Kropfganglion 82, 83
Krüger, E. 57, 1309
Krummdarm 261, 262, 265, 270
Krukenberg, C. Fr. W. 57, 313
Krukenbergs Chitin-formel 4
Krypten 252, 253, 255, 279 bis 282, 284
Kryptenfundus 274
Kryptenhalszellen 281
Kryptenmuskelzellen 283
Kryptensekret 280, 281
Kuckucksspeichel 43
Küchenschabe 121, 302, 1336
Kügelchenzellen 409
Kühne, K. v. 138
Künstler, J. 1361
kugelförmige Drüse 517
Kugelgelenk 1244
Kuhlgatz, Th. 1182
Kulagin, M. 57, 313, 379, 521, 1108, 1182, 1309
Kunckel d'Herculaïs, J. 57, 138, 463, 521, 529, 1182
Kunckel, J. 128, 229
Kupfer, K. v. 138
Kurzformen, flache 1321
— gewölbte 1321, 1322
La Baume 529
Labellen 1225
Labialdrüsen 286
Labialnieren 306, 307, 329, 1300
— Tracheenendigung 329
Labialpalpus 145, 149
Labialtaster 144, 145, 412
Labidura 467
— advena 482
— gigantea 482
— riparia 915
Labium 412, 441, 746, 748, 1211, 1213
Laboulbène, A. 57, 313, 521, 529
Labralanlage 768, 770
Labralast 90
Labraldrüsen 286
Labralmuskelnerv 90, 102
Labralsegment 761
Labrofrontalnerv 90, 102
Labrum 745, 747, 748, 751, 768, 1211, 1213
Laccophilus obscurus 340
Lachnosterna 1009
Lacón murinus 22
Lacordaire, Th. 529
Lacumensystem 784, 785
Lacinia 1211, 1213
Lade, äußere 1213
— innere 1213
Laden 1207, 1213, 1216
Laemobothrium 189, 1215
Längsadern 1259, 1260, 1267
Längskommissur 765, 766
Längskonjugation 1008
Längsnaht (Kopf) 748
Längsrinne 621
Längsseptum 401
Längsspalt, primärer 867
— sekundärer 867, 872, 890
Längsstrang, fibrillärer 484
Längszonen 596
Läuse 1020, 1130, 1144, 1159, 1214, 1246, 1316, 1336
Lamarck 1179
Lambrecht, A. 313, 379
Lameere, A. 1183
lame ganglionnaire 93

- Lamelle, basale 5
 — stomodeale 679
 Lamellicornier 9, 64, 66,
 150, 238, 251, 252, 254,
 262, 266, 269, 273, 280,
 283, 321, 331, 372, 376,
 421, 462, 477, 540, 1070,
 1153, 1204, 1238, 1247,
 1250, 1313, 1330, 1337
 Lamellicorniertypus 1325
 Lamiinae 510
 Laminae anales 753, 755
 — subanales 750, 752
 — supraanales 750, 752
 — tensoris alae primae pars
 major 543
 — tensoris alae primae pars
 minor 543
 Lamprocera 424
 Lamprophorus 424
 Lamprorhiza 424
 Lampyriden 301, 323, 424
 bis 429, 468, 1011, 1070,
 1272
 Lampyris 204, 424—429
 — noctiluca 408, 424 bis
 429, 511
 — splendidula 204, 424 bis
 429
 Lams, H. 1112
 Lancefield, R. C. 1108
 Landinsekten 403
 Landkäfer 1204
 Landwanzen 535, 1204
 Landois, H. 74, 229, 379,
 435, 521, 568, 1183
 —, L. 529, 1116
 Landung 563
 Lang, A. 529, 821
 Langendorff, O. 379
 Langer, K. 1309
 Lanice 811, 812
 Laphria 200, 472—474, 962
 — flava 218
 — gibbosa 565
 Lappen mit Windungen 98
 Largus 930
 — cinctus 918, 920—922,
 929
 Larva coarctata 1156
 Larven 831, 1120—1179
 — acephale 1156
 — acerke 1153
 — archaische 1150—1165
 — archibranchiate 1153
 — asselförmige 1158
 — apode 1155
 — blattaeforme 1153
 — campodeide 1151
 — cercophore 1153
 — Chitinisierung 4
 — chrysomeloide 1153
 — coenogenetische 1152
 — cyclopoide 1156
 — cylindrifforme 1153,
 1155
 Larvendarm 236
 Larven, embryonale 1050
 — engerlingförmige 1153
 — eruciforme 1151, 1155
 — erucoide 1153
 — eucephale 1156
 Larvenhäutung 422
 Larvenhoden 941
 Larven, holomere 1170
 — holometabole 1142
 — imaginiforme 1150, 1164
 bis 1166
 — limaciforme 1155
 — mastikante 1153
 — melolonthoide 1151
 — Nervensystem 131, 132,
 407, 411, 416, 427, 428,
 430—432, 470, 474, 502
 bis 504, 511
 — oligomere 1141, 1442
 — oligopode 1153
 — onisciforme 1153, 1155
 — oviforme 1155
 Larvenorgan, provisori-
 sches 59
 Larven, paedogenetische
 1044, 1353, 1354
 — polypode 1154, 1155
 — regressive 1150
 — neotenische 1354
 — schabenförmige 1153
 — semi-imaginiforme 1150
 — staphylinoid 1153
 — sugente 1153
 — thysanuroide 1151
 — vermiforme 1151, 1156
 Larvenstadium, embryo-
 ides 1150
 Lasiocampa 625, 626, 669,
 690, 787
 — pini 402
 — quercus 305
 Lasiopogon 973
 — bivittatus 962, 964, 968,
 971, 973, 975
 Lasius 260, 1064
 — flavus 242, 249—251,
 260, 262, 265, 274, 277,
 278, 279, 283, 284
 — fuliginosus 103
 — niger 80—82, 89, 90,
 1092
 Laß, M. 529
 Lateralborsten 392
 Lateralfalte 548
 Lateralfelder 744—746
 Lateralhügel 111
 Lateralloben 99
 Lateralmembran 547, 550
 Lateralocellus 184, 185,
 187—189
 Lateralorgane 757
 Lateralostien 384—388,
 391, 402
 Lateralasche 547, 550
 Lateralzellen 385
 Laterosternite 1237
 Latham, A. G. 57
 Latter, O. 313
 Laubheuschrecken 1128,
 1227, 1244, 1267
 Laudon 57
 Lautäußerung 61—74
 — Biologie 72—74
 — Morphologie 61—72
 — Organe 61—72
 — Physiologie 61—72
 — Psychologie 72—74
 Lautapparate 1338
 Lauterborn, R. 229, 379
 Laufbein 1244
 Laufkäfertypus 1318
 Lawson Anstruther, A.
 1099
 Leach, W. E. 1183
 Leberorgane 256, 305
 Lebert 463
 Lebia 305, 307, 1123, 1147,
 1158, 1162, 1168
 — scapularis 307, 1122,
 1125, 1164, 1183, 1309
 Lebrede, M. G. 529
 Lécaillon, A. 521, 529, 821,
 1108, 1114, 1183
 Lecanium 288, 421, 516,
 629, 1230
 — hemisphaericum 421,
 1039, 1040
 — nigrum 1231
 Lee, A. Bolles 229, 1101
 Leeuwenhock, A. v. 1163
 Lefevre, G. 1104
 Legebohrer 1287, 1288,
 1290, 1339
 Léger, L. 313
 Legeröhren 492, 1290
 Legesäbel 1287
 Legescheide 1286, 1287
 Lehmann, F. E. 1309
 Lehmanns Chitinformel 4
 Leibeshöhle 383—432, 469,
 502, 511
 — definitive 784, 785, 792
 — primäre 792, 793
 Leibeshöhlenräume 384
 Leibeshöhle, sekundäre 468
 — Tracheenendigungen
 330
 Leiby, R. 1112, 1361
 Leidy, J. 58, 1181
 Leitungsbahnen, motori-
 sche 133
 — sensorische 133
 Lelièvre, E. 58
 Lemoine 822
 Lendenfeld, R. v. 568
 Lentigenzellen 180
 Lepidophthirius 334
 Lepidoptera 10, 13, 14, 22,
 26—37, 61, 74, 78, 79,
 83, 86, 127, 128, 144,
 158, 178, 180, 192—194,

- 207, 216, 236, 238, 239,
242—244, 249, 250, 252,
258, 261, 262, 271, 272,
277, 279, 291, 292, 296,
301, 305, 321, 330, 333,
360—362, 392, 401, 402,
407, 420, 430, 432, 453,
458, 462, 467—470, 472,
474—476, 479, 495 bis
500, 534, 536—540, 553,
554, 560, 563, 564, 577,
582, 588, 625, 644, 666,
668—671, 674, 675, 682,
690, 693, 695, 697, 699,
741, 757, 758, 776—778,
786, 787, 828—830, 840,
842, 846, 906, 941, 962,
976—996, 1022, 1024 bis
1027, 1039, 1043, 1047,
1053—1061, 1083, 1085,
1086, 1088, 1109 bis
1111, 1119, 1120, 1123,
1124, 1145, 1149, 1153,
1154, 1156, 1158, 1159,
1161, 1166, 1168, 1201,
1203, 1204, 1223, 1224,
1231, 1233, 1244, 1245,
1255, 1266, 1267, 1269,
1273, 1277, 1284, 1288,
1290, 1313, 1315, 1317,
1318, 1324, 1329, 1330,
1336, 1341, 1347, 1348,
1353, 1356
- Lepidoptera heterocera*
538, 539
- Lepidopterenflügel* 1270
- Lepidopteren, Hautsinnes-*
organe 146, 150
— *Hoden* 496
— *Larven* 47, 64, 74, 267,
270, 273 275, 303, 375
— *Stridulationsorgane* 64
— *Nervensystem* 127, 128
- Lepidopterenpuppen* 377,
1143
- Lepidopteren, Raupen* 14,
45, 193, 252, 257, 261,
284, 291, 292, 296, 430,
1120, 1124, 1155, 1222
— *Rüssel* 149, 1223, 1225
— *Weibchen* 499
- lepidotic acid* 8
- Lepidosaphes ulmi* 1129
- Lepisma* 89, 208, 209, 467,
469, 479, 481, 577, 588,
593, 620, 655—657, 659,
665, 666, 669, 672, 700,
701, 703, 710, 711, 713,
739, 741, 744, 752, 753,
755, 756, 763, 803—805,
829, 1016, 1017, 1075,
1130, 1172, 1270, 1284
— *aurea* 413
— *domestica* 1016, 1017
— *saccharina* 208, 414,
481, 655, 699, 751
- Lepisma, Schuppen* 10
- Lepismatiden* 416, 420,
1130, 1218
- Lepismina* 481
- Leptidae* 127, 152, 216,
1243
- Leptidia lathyri* 1351
— *sinapis* 1351
- Leptinotarsa* 614, 1011
— *decemlineata* 615, 1007
— *signaticollis* 842, 1012,
1071
- Leptis* 220, 472, 473, 565,
1196, 1243
- Leptoceridae* 359
- Leptocerenlarve* 358
- Leptocerus aterrimus* 495
- Leptocoris trivittatus* 921,
925, 927
- Leptogenys elongata* 515
- Leptoglossus* 1250
- Leptophlebia* 340, 344
— *fusca* 341
- Leptophyes* 1026, 1030,
1031, 1088
— *punctatissima* 876, 892,
910, 1031
- Leptopterna* 517
- Leptotän* 1056
- Leptotänfäden* 835, 862,
866—871, 918, 919, 920,
950, 952, 1098
- Leptotänstadium* 835, 836,
862, 863, 879, 950, 952,
961, 979, 1007, 1018,
1025, 1047, 1064, 1076,
1077
- Leptothorax* 639
— *emersoni* 515
- Leptura* 68, 125
- Lepturinen* 510
- Leptynia* 483, 484
— *attenuata* 475, 483, 484,
859, 881, 887, 914
- Lerema* 180
- Lemmermann* 227
- Lesne, P.* 1183
- Lespès, Ch.* 229
- Lestage, J. A.* 1183
- Lethargie* 375
- Leucania* 27
— *salicis* 305
- Leuchten* 424—429
— *Vernichtung* 427, 428
- Leuchtkäfer* 429
- Leuchtkäferchen* 1200,
1936, 1937
- Leuchtorgane* 424—429
— *getrocknete* 428
— *knollenförmige* 424 bis
426
— *Lichtintensität* 429
- Leuchtplatte* 425
- Leuchtstoff* 426—428
- Leuchtzellen* 426—428
- Leucin* 303
- Leucotermes* 468
— *tenuis* 486
- Leuctra cylindrica* 490
— *nigra* 489, 490
- Leuckart, R.* 521
- Leukozyten* 407, 408, 415,
418, 430
- Levator elytri* 114
— *glossae internus* 109
— *labii* 109
- Levrat, D.* 313
- Lewis, M. R.* 1101
- Leydig, Fr.* 229, 313, 435,
521, 529, 1101, 1309
- Leydig'sche Punktsubstanz*
119
- Lias* 1176
- Libellen* 37, 94, 143, 148,
372, 373, 376, 536 bis
547, 553, 557, 558, 561,
563, 847, 1026, 1128,
1137, 1140, 1144, 1200,
1216, 1238, 1247, 1254,
1264, 1268, 1336, 1338
- Libellenflügel* 561, 562
- Libellengestalt* 1324
- Libellenkiefer* 1215
- Libellenlarven* 458, 1216,
1245
— *Flügel* 1255, 1256
- Libellula* 94, 207, 565, 1017,
1088, 1128
— *basalis* 1018
— *cancellata* 565
— *depressa* 43, 346, 399,
535, 542, 565, 567, 1018,
1076
— *quadrimaculata* 565
— *vulgata* 205, 255, 565
- Libelluliden* 336, 629, 630,
659, 698, 700, 701, 711,
720
- Libelluloidea* 1115
- Lichtenstein, F.* 1361
- lichtperzipierende Organe*
179—219
- lichtperzipierender Augen-*
teil 180
- Lichtproduktion, Biee-*
flussung 427
- Lichtreize* 141
- Lichtsinnesorane* 179 bis
219, 1196
- Lichtstrahlen* 206
- Lidth de Jeude, v.* 313
- Liebe, O.* 379
- Liegl, H.* 58
- Liénard, V.* 138
- Ligament* 543
- Ligamenta* 546
- Ligamentum alae primae*
543, 544, 547
- Ligneau* 822
- Ligula* 109, 1213
- Ligusterschwärmer* 1316
- Limacodes testudo* 258

- Limbeck, R. v. 464
 Limenites populi 472
 Limnius troglodytes 385,
 386, 389, 363, 364
 Limnobiidenlarven 127
 Limnophilidae 359
 Limnophilidenlarven 358
 Limnophilidentypus 291
 Limnophilus bipunctatus
 493—495
 — flavicornis 44, 290, 291
 — vittatus 495
 Limothrips poaphagus 1131
 Limulus 759, 1241
 Lina 584, 588, 625, 667,
 669, 756, 767, 777
 Lina populi 511, 615
 — tremulae 615
 Lindemann, K. 435
 Linden, Maria v. 58, 379,
 1183
 Lingua 1207, 1211, 1213
 Lininfäden 917
 Link, E. 229
 Linom 3
 Linse 180—199
 Linstow, v. 1361
 Liogryllus campestris 1198
 Liotheiden 189, 487, 488
 Liparidenlarven 35
 Liparis dispar 257
 Liparocyten 417—422
 Lipeurus 469, 487, 488
 — bacculus 389, 390
 — jejunos 272, 389
 Lipochrom 409, 421
 Liponeura 1144
 Lipoptera 196, 1271
 Lippentaster 191, 1220
 List, J. H. 529, 1106
 Lithobiiden 1233
 Lithobius 1192
 Litomastix truncatellus
 606, 614, 1085, 1356
 Lixus 13
 lobe à circumvolutions 98
 Lobi 1—3, 768—769
 Lobo olfactorio 100
 Lobulus glomerulatus 101
 Lobus cruralis 110—112
 — dorsalis 100, 101, 110
 bis 112, 115
 — externus 441, 1210,
 1213
 — — Anlage 745, 746
 — internus 441, 1211, 1213
 — — Anlage 745, 746
 — medianus 99
 — olfactorius 90—101, 106
 — — accessorischer 101
 — opticus 104, 105
 — ventralis 111, 112
 — — inferior 111, 115
 Lochkerne 1059
 Lochmaea crataegi 409
 Lockdüfte 26, 31
 Locktöne 72, 73
 Locusta 145, 302, 905, 906,
 908
 — cantans 401
 — virdissima 15, 68, 88,
 145, 205, 372, 377, 401,
 829, 833, 840, 848 bis
 853, 855, 861, 862, 865,
 866, 868, 869, 874, 878
 bis 880, 883, 885, 886,
 887, 892, 895, 898, 902,
 903, 905, 907, 908, 910
 Locustiden 13, 26, 64, 66,
 72, 73, 145, 167—170,
 183, 207, 244, 246, 248,
 252, 255, 286, 295, 301,
 302, 399, 400, 412, 413,
 421, 485, 538, 844, 854,
 856, 872, 878, 880, 892,
 894, 898, 906, 908, 909,
 930, 1036, 1128, 1227,
 1256, 1294, 1319, 1322,
 1330
 Locustodea 1271, 1304,
 1330
 Locustoiden 1203, 1238,
 1287, 1313
 Locy, W. A. 529
 Loew, H. 229, 313, 521, 529
 Loewe, C. L. W. 379
 Lohita 1335
 Lokalisieren (Sehen) 203
 Lokomotion bei Gehirn-
 zerstörung 134
 lokomotorischer Beinast
 1042
 Loman, J. G. 313
 Lomen, Fr. 1108
 Lonchodryinus tricolor
 1249
 Longitudinalmuskeln 548,
 551, 552
 Lopadorhynchuslarve 1188
 Lophogastridenbein 1239
 Lophyrusfühler 1202
 Lophyruslarve 26
 Lopus 517
 Lovell, J. 229
 Lowne, B. 58, 229, 230,
 464, 521, 530, 1108,
 1183
 Lubbock, J. 379, 464, 530,
 1183
 Lucaniden 301, 1029, 1213,
 1335, 1348
 Lucanus cervus 262, 372
 Lucas, R. 313
 — W. J. 1183, 1309
 Lucernula 424
 Lucidota 424
 Luciani, L. 379
 Lucilia 254
 — caesar 615, 968, 970,
 972
 — illustris 615
 — regina 241, 615
 Luciola 424
 — italica 425, 426
 Ludford, R. J. 1101
 Ludwig, A. 1361
 — F. 435
 Lübben, H. 530, 1183
 Luftatmer 319, 375
 Luftaufnahme 347
 — Zeit 340
 Luftdruck 536, 548, 555,
 556—559
 Lufterneuerung 374
 Luftgehalt der Schuppen 8
 Luftkammer 366
 Luftkanal 337
 Luftloch 317, 319—322
 Luftraum 339
 Luftreservoirs 334, 338,
 339, 369
 Luftsäcke 321—324, 372,
 576, 577, 1304
 Lufttastorgane 160
 Luftwiderstand 534, 536,
 540, 547, 556, 560
 Luks, C. 464
 Lustdüfte 31
 — sexuelle 31
 Lutein 406
 Lutmann, B. F. 1116
 Lutz 58
 Lycaena 31, 472, 497, 1349
 — argiolus 564
 — argus 52, 564
 — boetica 51, 52
 — dorylas 52
 Lycaeniden 8, 26, 27
 Lycia hirtaria 978
 Lyciden 301
 Lyda 142, 1153
 Lygaeidae 20, 188, 842,
 927, 931, 1274, 1315,
 1319, 1321, 1327, 1347
 Lygaeus 20, 129
 — bicrucis 921, 926, 932,
 933
 — saxatilis 476
 — turcicus 927, 931
 Lygaeustyp 927, 1011,
 1090
 Lyman, H. H. 1369
 Lymantria 987, 1082
 — dispar 35, 328, 839, 983,
 1086, 1087, 1093
 — japonica 1086
 — monacha 983, 1086,
 1091
 Lymantriiden 261
 Lymexyilden 1322
 Lymexylon navale 1323
 Lymphocyten 408
 lymphoide Organe 415
 Lynchia 196
 Lyonet, P. 530
 Lyonetiidae 1162
 Lyonetsche Drüsen 297 bis
 299

- Lyriothemis 1296
 Lystra 38
 Lythria purpuraria 1351
 — rotaria 1351
 Lytta 125, 406, 669
 — vesicatoria 25, 321
 Macaire 435
 MacChung, C. E. 1099,
 1101, 1102, 1104
 MacCook, H. Ch. 530
 MacDougall, W. 464
 MacDunnough, J. 1309
 MacDunnough, J. 311
 MacGill, C. 1104, 1114
 MacGillivray, A. 379, 1309
 Machaerites mariae 216
 Machida, J. 1101
 Machiliden 1130, 1218
 Machilis 182, 202, 208, 320,
 334, 479, 481, 577, 588,
 653, 654, 710, 713, 718,
 722, 739, 759, 1022,
 1130, 1208, 1210, 1229,
 1280, 1284, 1285
 Machilis alternata 653 bis
 655
 Machilisbein 1240
 Machiliskopf 1206
 Machilis maritima 305 bis
 306, 329, 1207
 Machilis polypoda 144
 MacIntire, S. J. 521
 MacLachlan, R. 57
 MacLaskie, G. 379
 MacLeod, J. 380
 Macrocorixa geoffroyi 171,
 173
 Macrodytes 246
 MacroGLOSSa 992
 — stellatarum 149, 215,
 216, 401
 Macromeren 602, 707 — 725
 Macronema 336
 Macronemalarve 359
 Macronychuslarve 362
 Macroplea 340, 363
 Macrosomite 760 — 763
 Macrosthethus grossus 161,
 164
 Macrostoma 601
 — plumbea 282, 479, 480
 Maden 1151, 1156, 1224,
 1229, 1329
 Männchen 1334 — 1358
 Männcheneier 1077
 — Degeneration 1077
 Männerschuppen 31
 männlicher Vorkern 1086
 Magen 251 — 261
 Magretti 58
 Maigon 497
 Maikäfer 83, 84, 108, 110,
 112, 216, 243, 266, 301,
 322, 373, 405, 454, 477,
 535, 553, 560, 567, 588,
 625, 659, 690, 756,
 1337
 Makrochromosom 1040
 Makrochromosomenpaar
 949, 952, 955
 Makrolepidopteren 423,
 495 — 500
 Makrosomentetrade 954
 Malachiiden 301
 Malachius aeneus 52
 — bipustulatus 52
 Malacodermata 52, 213,
 1318
 Malacosoma 301
 — castrense 242, 266 — 268,
 272, 274, 277, 284, 305,
 406
 — neustria 305
 Mallock, A. 230
 Mallophagen 129, 189, 242,
 256, 287, 300, 389, 390,
 398, 417, 453, 475, 476,
 479, 486 — 488, 615, 629,
 630, 1023, 1078, 1130,
 1150, 1161 — 1163, 1165,
 1201, 1209, 1214, 1272,
 1287, 1315, 1324
 Mallophagenmundteile
 1215
 Malotalarve 353
 Malpighi, M. 1183
 Malpighische Gefäße 236,
 255, 261, 284, 300 — 306,
 1399
 — Anzahl 300, 301
 — Entwicklung 703
 — Schläuche 300 — 306
 Mamestra 27
 — pisi 150
 Manders, N. 1361
 Mandibel 412, 440, 745,
 747, 748, 1205 — 1207,
 1209, 1212 — 1214, 1216,
 1218, 1220 — 1225, 1229
 Mandibeldeformation 1213
 Mandibelhypertrophie 1213
 Mandibelnerv 102, 108, 109
 Mandibelreduktion 1209,
 1214, 1215
 Mandibelvergrößerung
 1209, 1213
 Mandibularanlage 745, 753
 Mandibulardrüsen 286, 290
 bis 295
 — innere 291
 Mandibularmuskeln 440
 Mandibularganglion 108
 Mandibularsegment 744 bis
 755, 761, 781
 Mandibulartergit 748
 Mangold, F. 435
 Mania 27
 — maura 13
 Manometabola 1160, 1166
 Mansel Weale, P. P. 1361
 Mansonia 502
 Mantelfasern 834, 883
 Mantiden 183, 207, 244,
 248, 252, 255, 286, 300,
 413, 481, 485, 892, 897,
 1232, 1304, 1330
 Mantis 79, 145, 246, 577,
 587, 588, 690, 693, 757,
 759, 767, 770, 777, 787,
 1031
 — religiosa 286, 292, 293,
 412, 1086
 Mantispa 1123, 1124, 1164,
 1168, 1246
 — pagana 1124
 — styriaca 1124
 Mantodeen 1165, 1203,
 1204, 1209, 1228, 1246,
 1254, 1262, 1264, 1272,
 1287, 1290, 1296, 1315,
 1319, 1330
 Marchal, P. 313, 521, 822,
 1361
 Marchand, W. 1183
 Marey 569
 Margarodes 1166
 Margarodinen 1135, 1160
 Margo 464
 Marienkäferchen 1321
 Mark, E. L. 230, 530
 Marklager, äußeres 94 — 96
 — inneres 95, 96
 — — hintere Partie 95
 — — mittlere — 96
 — — vordere — 96
 Mark, Nerven 119
 Markzellenschicht 424
 Marlatt, C. L. 1309
 Marshall, G. A. K. 1361
 — Hall. 380
 — Wm. S. 230, 521, 530,
 822, 1101, 1112, 1116
 Marsupium 816
 Martin, J. 380, 1309
 — J. F. 822, 1112, 1183,
 1309, 1361
 Martynow, A. B. 1309
 Masicera vanessae 132
 Mason, E. D. 1108
 masse médullaire externe 94
 — — interne 95
 massive Körper 950
 Massonat, E. 530
 Mastdarm 261
 Mastotermes 1261, 1262
 — Darwiniensis 1261
 Matheson, R. 313
 Matrix 2, 3
 Matrixzellen 194
 Mauerbiene 1001
 Maulwurfsgrillen 1247
 Maurice, Ch. 1183
 Maxillardrüsen 287, 290,
 291
 Maxillarfortsätze 1223
 Maxillarladen 1211, 1213,
 1216, 1218, 1224

- Maxillarnerv 102, 108, 109
 Maxillarregion, Keimstrei-
 fen 743
 Maxillarsegmente 744 bis
 749, 751—755, 760, 761,
 772, 781, 782
 Maxillarsegment, zweites
 729, 782
 Maxillartaster 441, 1210,
 1211, 1216, 1220, 1223
 bis 1226
 Maxillartergit 748
 Maxille, erste 745, 1205 bis
 1207, 1210, 1212—1229
 — zweite 1205, 1207, 1211
 bis 1213, 1224—1229
 Maxillen 746, 747, 1025,
 1027, 1213—1229
 Maxillenbeweger 441
 Maxillennuskulatur 440
 Maxillulae 1206, 1207, 1213
 Maxillulaesegment 1207
 Mayer, A. G. 58, 230
 — P. 75, 230, 530, 822
 — S. 464
 — T. T. K. 58, 1361
 Mayet, V. 1183
 Maynard, C. L. 58
 Mayr, G. 1309
 Mazeration 5
 Maziarski, St. 1112
 Mead, A. D. 822
 Meckel, J. F. 314, 435, 530
 Meconema varium 401
 Mecostethus 685, 866,
 869, 873, 912
 — grossus 161, 162, 870,
 875
 Media 393
 Medialader 1257
 Medialis 1257
 Medialsegment 1278
 Medianfelder 744—747
 Medianlager 766
 Medianocellus 186
 Medianplatte 661—664
 Meek, C. F. U. 1099, 1102,
 1115, 1361
 Meerkrabben 1170
 Megachile 123, 402
 — bombycina 391
 Megachiliden 1338
 Megaloblatta 1313
 Megalophthalmus 424
 Megaloptera 243, 1022,
 1079, 1119, 1145, 1153,
 1166, 1168, 1175, 1176,
 1203, 1204, 1209, 1228,
 1232, 1244, 1261, 1273,
 1280, 1315, 1336
 Meganeura Monyi 1314
 Megasecopteren 1252, 1265,
 1267, 1288, 1296
 Megasoma, 1313
 Megušar, F. 521
 Mehläuse 1133
 Mehlwurm 258, 1123
 Meigen, J. W. 530
 Meigs, E. Ps. 464
 Meijere, J. de, 380, 1183,
 1309, 1362
 Meinert, F. 230, 314, 380,
 521, 530, 1183, 1309,
 1310
 Meißner, O. 1362
 Meixner, A. 522
 Melander, F. 530
 Melandryidae 1011
 Melanismen 1332, 1356,
 1357
 Melanitis Leda 1351
 Melanoplus 906
 — angustipennis 912
 — atlanis 912
 — bivittatus 855, 887, 912
 — dawsoni 912
 — differentialis 912
 — femoratus 865, 887, 913
 — femur rubrum 913
 — packardii 913
 Melasoma populi 23
 — tremulae 23
 Melasomen 25
 Melecta 1339
 Meliponen 41
 Meliponinen 1273, 1288,
 1338
 Melitaea 45
 Meliturga 1337
 Mell, A. 1332
 Melnikow, N. 822
 Meloë 25, 125, 406, 454,
 574, 584, 588, 625, 640,
 641, 678—680, 685, 690,
 756—759, 767, 777
 — proscarabaeus 406, 640,
 669, 672
 — violaceus 669, 674, 678,
 681, 757
 Meloidae 24, 25, 252, 1011,
 1124, 1125, 1156, 1158
 bis 1164, 1167, 1168,
 1179
 Melolontha 83, 84, 108,
 110, 112, 216, 243, 266,
 301, 322, 373, 405, 454,
 477, 535, 560, 567, 588,
 625, 659, 690, 756, 1337
 — vulgaris 84, 108, 126,
 216, 266, 332, 454, 462,
 477, 1075
 Melolonthinen 510
 Melophagus 196, 221, 453,
 470, 506, 1271
 — ovinus 1044
 Membraciden 947, 949, 950,
 952, 954, 955, 1129,
 1232, 1238, 1324, 1326,
 1330, 1337
 Membrana dorsalis 650, 651
 — fenestrata 202
 — nucleata 606
 Membrana propria 472,
 474
 — vitellina 675
 Membrankanäle 154
 Membranton 62
 Menexenus 484
 — obtusispinosus 484, 881
 Menopon 189, 248
 — pallidum 389
 Mentum 109, 748, 1211,
 1213
 Mercier, L. 1183
 Merian, M. S. 1183
 Meridionalfurche 599
 Merkel, F. 464
 Merle, R. 1362
 Mermiria 865
 — bivittata 856, 858, 881
 bis 883, 887, 892, 913
 — maculipennis macclungi
 856
 Merrifield, Fr. 1362
 Mesadenie 506—508, 510
 Mesembrina meridiana 503
 bis 505
 — mystacea 505
 Mesenchymzellen 717
 Mesenteriallamellen 791,
 792
 Mesenterialsinus 791
 Mesenteron 236, 251—261
 Mesoapodem 453, 454
 Mesoapophyse 453, 454
 Mesoderm 282, 422, 618,
 660, 679, 680, 779—812
 Mesodermdifferenzierung
 782
 Mesodermmetameren 780,
 781
 Mesodermsegmentierung
 779—812
 Mesodermstreifen 672 bis
 677, 714—728, 779, 780
 Mesomesenteron 254
 Mesometathorax 171
 Mesonotum 444, 447, 453,
 541, 543, 546, 549
 Mesophragma 444, 446,
 448, 549, 552
 Mesopleuron 541
 Mesosternalapophyse 447,
 448
 Mesosternum 548, 459
 Mesotergit 1235
 mesothorakale Stigmen
 319
 Mesothorax 447, 448, 452,
 547—549, 551, 553, 750,
 1231, 1233, 1234, 1300
 Mesothoraxvergrößerung
 1233
 Mesozoikum 1176
 Mesobregma 913
 Metabola 1117, 1158, 1160,
 1166
 Metachlorophyll 259

- Metagenese** 1354
Metalnikoff, S. 314, 550, 1183
Metameren 1194, 1196, 1199, 1204, 1233, 1241
Metamorphose 407, 410, 415, 416, 422, 1020, 1021, 1117—1179
 — abgekürzte 1149
 — echte 1123
 — heteromorphe 1161
 — rückschreitende 1124, 1125, 1129, 1134
Metanotum 453, 454, 541, 543, 546
Metaphase 833, 881, 883 bis 886, 893, 1010, 1083
Metaphasentetrade 873
Metaphragma 444, 449
Metapleuron 541, 548, 549
metapneustisch 319
Metapodem 453
Metapodius 840, 857, 917, 927, 937
 — latipes 1250
Metapophyse 453—455
Metapterygota 1209
Metasternalapophyse 447, 448
Metasternit 1236, 1237
Metasternum 548, 549
Metasyndese 836, 864, 887
Metatergit 1235, 1236
metathorakale Stigmen 319
Metathorax 448, 449, 452, 547—549, 551—553, 1231, 1233, 1234
Metcalf, Z. P. 1310
Methoca 1327
Methylenblau 413
Metopodontus Umlangi 1348
Metschnikoff, E. 1183
Metz, C. W. 1108
Meves, Fr. 314, 1099, 1110, 1112
Meyer 1362
 — H. 530
Miall, S. C. 380, 1183, 1310
Miastor 574, 582, 610—612, 626, 786, 799, 818, 1025, 1027, 1044, 1050, 1063, 1083, 1094, 1353
 — americana 1050
 — metraloas 501, 609, 614, 615, 1050, 1354
Michels, H. 188
Micrasemapuppe 357
Microcentrum 910
Microdon 1322
Microlepidopteren 146, 180, 997, 998
Micromeren 602, 707—725
Micronecten 1315
Microphysa 1274, 1336
Micropterygiden 1223
Micropteryginen 6, 242
Micropteryx 1223, 1284
 — aruncella 1224
 — calthella 1155, 1283
Micropteryxflügel 1268
Microsomite 761
Microthorax 1233
Mictis 1250
Miecznikow, E. 822
Mikrochromosome 842, 922, 925, 927, 938, 955
Mikropyle 1021, 1081
Mikropylenaufsatz 1079
Mikropylkanal 1081
Mikropylkegel 1081, 1082
Mikroorganismen 429
Milchdrüsen 470
Milieuwechsel 1171—1175
Miltogramminen 504
Miltz, O. 58
mimetische Gruppen 1318
Minchin, E. A. 58
Mindarus 39
 — abietinus 39
Mingazzini, P. 314
Mischanlagen 691
Mistkäfer 567
Mitochondrien 833, 835, 844, 846, 848, 853, 898 bis 900, 906, 909, 916, 930, 944, 958, 975, 989 bis 991, 996, 998, 1011, 1013, 1026, 1035, 1043, 1074
Mitochondrienkörper 900, 902, 946, 989
 — Substanzumlagerung 889—991
Mitose 406, 408, 431, 482, 883
Mittelbeine 447, 1238, 1245, 1250
Mitteldarm 235, 236, 251 bis 261, 281, 282, 705 bis 728, 815, 1187
Mitteldarmanhänge 255
Mitteldarmanlage 635, 676, 677, 680—704
 — hintere 681, 685—688, 693
 — röhrenförmige 693
 — vordere 681—683, 686 bis 688, 693
Mitteldarmentwicklung 682—703, 720—728
Mitteldarmepithel 257, 273, 274, 685—711, 716 bis 726, 779, 784, 785
 — Oberflächendifferenzierung 273, 274
 — provisorisches 701
 — Regeneration 280—282
Mitteldarmepithelrohr 696
Mitteldarm, Funktion 257 bis 261
Mitteldarm, Funktionsverlust 261
Mitteldarm, Histologie 273 bis 282
Mitteldarmkiemen 260
Mitteldarmlamelle 682, 683, 687—689
Mitteldarmmuskulatur 283
Mitteldarmplatte, ventrale 690—693
Mitteldarmrohr, ektodermales 690, 692—703
Mitteldarmsack 699, 700
Mitteldarmsekrete 257 bis 259, 274—277
Mitteldarm, Speicherung 261
Mitteldarmstreifen 692
Mitteldarmzellen 274—276
Mittelfaser 909
Mittellappen 99
Mittellplatte 588, 590, 592, 690, 709, 783, 785
 — chromosomale 611, 613
Mittelsegment 1231, 1278
Mittelstrang 667, 672 bis 695, 719—728, 776, 779, 780, 783, 785
 — neuraler 764—767
Mittelstück 844, 908, 909, 1014
Mixocoel 384
Mjöberg, Er. 1362
Mochlonyx culiciformis 177, 178
Modellgruppen 537, 538
Möbusz, A. 314
Mohr, O. S. 1102, 1108
Molanna angustata 495
Molekularschicht 94
Mollison, Th. 522, 1113
Mollusken 468, 597, 992
Monaco, Lo 379
Monedula signata 1296
moniliforme Fühler 1204
Monnier 380
monogametisch 1088
monognathe Mandibeln 1209, 1210
monokondyle — 1209
Mononychus pseudacori 64
Monophlebus 1265
monoscolopisches System 174
Monosom 834, 841—843, 846, 854, 858, 859, 878 bis 882, 892—897, 902, 919, 922, 927—931, 949, 952
Monosomaauflösung 902
Monosomkonflexion 880
Monosom, überzähliges 857
 — Zweiteiligkeit 881
Montgomery, T. H. 1099, 1102, 1104, 1105, 1362
Monti, R. 138

- Moore 1098, 1115
Mordella 125
Mordwilko, A. 530, 1362
Morgan, T. H. 1099, 1107,
1108, 1310, 1362
Morill, Cl. V. 1105
Mormolyce 1330
Morphiden 8
Morphismen 1333—1357
Morphologie 1186—1304
Morse, M. 230, 1196
Morstatt, H. 1362
Morulae, primäre 606
— sekundäre 606
Moseley, H. N. 380, 435
Moses, M. S. 1108
Mosher, E. 1183
Motivationszentrum 135
motorische Endverzwei-
gungen 395
Mottenhabitus 1329
Mücken 61, 295, 566, 1044,
1203
Mückenpuppe 335
Müggenburg, F. H. 531
Müllenhoff, K. 569
Mueller, A. 1310
Müller, F. 58, 522, 1183
— Fr. 380, 1352
— G. E. 464
— G. W. 380, 1362
— J. 138, 230, 531
— J. G. 435
— W. 58
Müllersches Endorgan 165
Münch, K. 464
Muir 822
multiples 856
Mumienpuppe 1158
Mund 235
Mundfalte 755
Mundgliedmaßen 80, 1197,
1205—1229
Mundhaken 1224
Mundhöhle 237, 238, 266,
1229
Mundmagennervensystem
395
Mundöffnung 744, 747, 748,
751, 1199
Mundteile 1211—1229
— kauende 1207—1214,
1221—1224
— leckende 1223
— orthopteroide 1214,
1216, 1217, 1221
— Reduktion 1214—1218,
1221—1229
— saugende 1215, 1216,
1221, 1225
Mundwerkzeuge, Collembolen
754, 755
Munson, J. P. 1110
Muraoka, H. 435
Murexidreaktion 9
Murgantia 946
Murgantia histrionica 916,
942
Murray, M. R. 230, 1102
Musca 241, 245, 472, 502,
574, 577, 582, 614, 1024,
1026, 1044, 1046, 1047,
1049—1052
— carnaria 243
— domestica 120, 205,
220, 535, 565, 968, 970,
972, 974, 975
— larvipara 504
— vomitoria 200, 241, 271,
366, 565, 566, 574, 615,
1045, 1048—1050
Muscidae 285, 319, 321,
326, 365, 376, 422, 459,
474, 502, 503, 588, 626,
635, 667, 669, 671, 672,
686, 690, 692, 1049,
1200, 1224, 1228, 1274,
1329, 1337
— calyptratae 126
Muscidenlarven 124, 132,
240, 254, 256, 269, 294,
387, 396, 413
Musciden, vivipare 459
musculi compressores pha-
ryngis 438
— conjungentes meta-
phragmo-abdominis 449
— depressores antennae
439
— dilatatores 438
— extensores coxae meta-
thoracis 447
— — prothoracis 446
— — trochanteris meso-
thoracis 447
— — — metathoracis 447
— — — prothoracis 447
— flexores alae 446
— — coxae mesothoracis
447
— — — prothoracis 446
— — trochanteris III, la-
terales 448
— — — mediales 448
— — — posteriores
448
— — — metathoracis
448
— furco-laterales mesotho-
racis 448
— laterales metathoracis
anteriores 445, 446
— — — medii 446
— — — posteriores 444,
446
— transversales abdominis
452
— ventrales abdominis ex-
terni 452
— — — interni 450
— — — laterales 449
— — — medii 452
musculus adductor articuli
secundi antennae 439
— compressor pharyngis
82, 91
— conjungens coxo-abdo-
minis a 449
— — — — b 449
— coxodorsalis metatho-
racis 446
— — — lateralis metathora-
cis 449
— depressor antennae 90
— — capitis horizontalis
443
— — — obliquus 442
— depressor capitis verti-
calis 442
— — — elytrae 444
— — — glossae 441
— dorsalis abdominis 449
— dilatator 91
— expirator metathora-
cis 449
— extensor alae anterior
446
— — — posterior 446
— — — antennae 90, 439
— — — lobi externi 441
— — — mandibulae 440
— — — maxillae 440
— — — palpi maxillaris 441,
442
— — — trochanteris meta-
thoracis anterior 447
— — — — III, inferior 448
— — — — medius 448
— — — — posterior 447
— flexor antennae 90
— — articuli palpi maxil-
laris 441
— — lobi externi 441
— — coxae mesothoracis
444
— — — mandibulae 440
— — — maxillae anterior
440
— — — inferior 440
— furco-coxalis metatho-
racis 449
— furco-dorsalis metatho-
racis 448
— furco-lateralis metatho-
racis 449
— levator capitis horizon-
talis 442, 444
— — capitis verticalis 442
— — — elytrae 444
— — — glossae externus 441
— — — internus 441
— — labii 441
— — — mesothoracis 448
— — — prothoracis 448
— mesonoti superior 444
— — inferior 444
— metathoracis medianus
444—446

- musculus relaxator alae* 446
 — — *extensoris* 446
 — *retractor mesothoracis* 448
 — — *prothoracis* 448
 — *rotator capitis dexter* 442
 — — — *inferior* 442
 — — — *superior* 442
 — — *prothoracis* 448
 — *tentorio-pharyngealis* 439
Mushroom body 97
musivisches Sehen 202, 206
Muskelsansatz 438—455, 458—460
Muskelbündel 457
Muskelfächer 456
Muskelfasern 119, 396, 397, 411, 455—462
 — *glatte* 458
 — *quergestreifte* 397, 455 bis 458
Muskelfibrillen 455—457
Muskelfibrillenbündel 455
Muskelfibrillensegment 456, 457
Muskelgefühl 120
Muskelinserktion 459, 460
Muskelkanal 167
 — *Innervierung* 80
Muskelkerne 455
Muskelnkontraktion 120
Muskelkontraktion 457, 460—462
Muskelkraft 462
Muskelleisten 455
Muskeln, direkte 444, 446
Muskelnnetz 488
Muskeln, Histologie 455 bis 462
 — *indirekte* 444
 — *intraviscerale* 397
Muskelpeloten 385, 386
Muskelpleura 301, 302
Muskelp primitivbündel 394
Muskelquernetze 455—457
Muskelquerstreifen 457
Muskelsäulchen 394, 455, 456, 458, 460, 461
Muskelsäulchensegmente 460
Muskeltätigkeit 402
Muskelverlauf 438—452
Muskelzellen 455
Muskulatur 2, 328, 329, 463, 1197, 1286, 1289
 — *quergestreifte* 1187
Mutationen 1957
Mutilla 64
 — *europaea* 123
 — *rufipes* 123
Mutilliden 1273, 1327, 1336
Mutterlarve 501
Mycalesis 1351
Mycalesis hesione 1350
Mycetocyten 424
Mycetom 424, 626, 631, 633, 735
Mycomelinsäure 8
Myen 283, 394, 455
Mymar 539
Mymariden 554, 1315, 1316
Mymarinen 1313
Myoblasten 784
Myochondrien 457, 461
Myofibrillen 455—462
Myofibrillengruppe 456
Myofibrillenleiste 456
Myofibrillensäulchen 455
Myolemma 458, 459
Myon 455
Myopa 472
Myoplasma 455, 458, 461
Myosarc 455
Myriopoden 93, 195, 224, 596, 597, 619, 650, 660, 704, 708, 709, 712—728, 742, 759, 827, 1160, 1168, 1171, 1191, 1194, 1197, 1202, 1205, 1233, 1240, 1241, 1251
 — *Keimblatt* 727
Myrmecocystus bombyceus 1343
 — *hortideorum* 1344
 — *mexicanus* 1344
Myrmecoidie 1327, 1328
Myrmecophana 1128, 1326
 — *fallax* 1128
Myrmecophila 183, 209, 485
 — *acervorum* 485
Myrmedonia 1274
Myrmecophilendrüsen 52
Myrmeleon 132, 189, 190, 239, 243, 258, 259, 290, 306, 307, 442, 536, 1151.
Myrmeleon formicarius 492
Myrmeleontiden 538, 563, 1324
Myrmica 64, 278, 585, 595, 596, 634, 1199, 1200
 — *rubra* 49, 50, 455
 — *rufa* 156
Myrmicinen 515, 1279
Myrmoplasta mira 1326
Myrmosa 1327
Mysia oblongoguttata 408
Mystacides 554
Mystronemis erythrothorax 1325
Mytilaspis 516
Nabelkanal 645
Nabidae 19, 21, 1347
Nabis ferus 1276
 — *lativentris* 1325, 1326
Nachahmung 1325
Nachtfalter 160, 202, 203, 206, 207, 216
Nachtfaltermännchen, Sinnesorgane 148, 149
Nachtschmetterlinge 1207, 1337
Nachtsheim, H. 1099, 1102, 1112, 1362
Nackengabel 50, 51
Nackengabelsekret 51
Nägeli 1179
Nährfach 478, 1022
Nährkammer 478, 479, 484, 511, 513, 609, 1022, 1023, 1027, 1042, 1046
Nährpflanzen 406
Nährstoffe 383, 423, 457, 474, 477, 478, 479, 504
Nährstoffspeicher 423
Nährstränge 477, 818, 1023, 1040
Nährsubstanzen 1027, 1052, 1059
Nährzellen 274, 277, 423, 474, 476—479, 482, 493, 504, 515, 813, 814, 818, 830, 991, 992, 1022, 1024, 1026, 1027, 1039 bis 1043, 1046, 1049 bis 1052, 1055—1063, 1067, 1069, 1071—1075, 1079.
 — *Abstanmung* 1049
 — *Degeneration* 814, 818, 1043, 1059
 — *Kerne* 1068
 — *Rosette* 1073
 — *Anzahl* 1046, 1049, 1055, 1067, 1075, 1077, 1078
Nagel, W. 230, 314
Nahrungsaufnahme 242, 243, 276
Nahrungsausnutzung 257
Nahrungsdotter 482, 573, 574, 601
Nakahara, W. 1115
Nansen, F. 138
Narbenfilzkammer 356
Narbenstrang 354
Nashornkäfer 1337
Nassonow, N. 522, 1183, 1310
Nasuti 1345, 1346
Nath, V. 1108, 1110
Natriumurat 305
Naucoriden 1247
Naucoris 146, 173, 338, 517, 1039
Nauplius 1191
Nazari, A. 435
Neala 1258, 1259
Neanura 48, 419
Nebencentriole 998
Nebenflugton 62
Nebenhoden 506
Nebenkern 833, 846, 902, 941, 944, 989—991
Nebenpigmentzellen 202, 210, 212

- Nebenretina 198
 Nebenstäbchen 212, 213
 Nebenstigmen 1300
 Nebenzungen 109, 1211, 1212, 1222
 Nebria brevicollis 462
 — complanata 1210
 Necrophorus 125, 150, 262, 462, 1247
 — humator 214
 — sayi 1009
 — vespillo 64
 Necydalis 1263
 Needham, J. G. 314, 1183, 1306, 1310
 Neides tipularius 1320
 Nektar, Invertierung 295
 Nektarien 40
 Nematocera 207, 224, 1329
 Nematoden 597, 607, 828
 Nematois 6
 — metallicus 499
 Nematus 174, 1341
 — Fühler 1202
 — ribesii 1092, 1093
 Nemobius fasciatus 1033
 Nemognatha 1221
 Nemophora 6
 Nemoptera 1232, 1266
 Nemopteriden 1266, 1330
 Nemopteridenlarve 1231
 Nemopteron 1232
 Nemura 349, 475, 489, 1077
 — cinerea 348
 — lateralis 348, 349
 — inconspicua 348
 — variegata 489
 Neolenus 1192
 — serratus 1296, 1297
 Neometabola 1137, 1163, 1166, 1176, 1177
 Neometabolie 1131, 1135, 1163, 1167, 1173, 1175
 Neophylax 577, 587
 Neoptera 1258, 1259
 Neotenie 1141, 1149, 1172
 Nepa 128, 129, 146, 173, 262, 332, 334, 336 bis 338, 401, 517, 629, 757, 1039, 1044, 1301
 — cinerea 128, 254, 287, 337, 476, 518, 1201 bis 1203
 Nephelopteryx nebulosa 1128, 1240, 1241
 Nephridialgänge 812
 Nephridien 811, 1298
 Nephrocyten 411—413
 Nephroducte, umgewandelt 468
 Nepiden 188, 337, 1245, 1246, 1301, 1319
 Nepticula 1146
 Nepticuliden 6
 Nepticulinen 1315
 Nereis 714, 726
 Nervenbündelschicht 93
 Nervenendigung 119
 — Haut 121
 — Muskelfasern 119—121
 — sensible 120
 — Speicheldrüsen 121
 — Spinndrüsen 121
 Nervenendkörperchen, chordotonale 175, 176
 Nervenendorgan, tympanales 165
 Nervenendplatte 119—121
 Nervenfasern 117—122
 — marklose 395
 Nervenketten, ventrale 77
 Nervenknötchen, gestieltes 123
 — sympathisches 123
 Nerven, Leuchtorgane 426
 — motorische 90, 115, 395
 Nervennetz 121
 Nerven, periphere 115 bis 117
 Nervenplatte 82
 Nervenplexus 120
 Nervenscheide 122
 Nervenschicht, postretinale 93
 Nerven, sensible 115
 — sensorische 90
 Nervensystem 76—135, 427, 455, 1187
 Nervensystemanlage 747, 763
 Nervensystem, Entwicklung 764—776
 — Histologie 117—122
 — sympathisches 119, 123, 395
 — thorakales 128
 — viscerales 80—88, 763
 Nervenzellen 765, 766
 nervöser Apparat 427
 Nervi pharyngeales 83, 85
 — splanchnici 771, 773
 Nervus abdominalis 115
 — alae mesothoracis 114
 — — metathoracis 114
 — antennalis 80, 90, 101
 — — accessorius 80, 90
 — coxalis anterior prothoracis 112
 — — inferior — 112
 — — posterior — 112
 — cruralis 111, 114
 — extensoris trochanteris prothoracis 113
 — frontalis 90, 91
 — integumentarius capitis 92
 — ischiadicus prothoracis 114
 — jugularis primus 109
 — — secundus 110
 — labialis 80, 101, 109
 — labralis 80, 90
 Nervus mandibularis 80, 84, 108
 — maxillaris 80, 109
 — ocellaris 89, 98
 — octavi-ultimi segmenti abdominis 117
 — olfactorius 80, 90, 101, 142
 — opticus 80, 84, 89, 770, 771
 — partis secundi segmenti abdominis 117
 — primi segmenti abdominis et partis secundi 117
 — recurrens 82—85, 123, 771—774
 — septimi segmenti abdominis 117
 — sternalis prothoracis 112
 — stomatogastricus 83
 — stomentericus 82
 — suprainestinalis 90, 100
 — tegumentalis 90, 100
 Nestgeruch 50
 Nestparasiten 1272
 Netzflügler 1227, 1254, 1315
 Netzhautbild 204
 — aufrechtes 202, 203
 — Schärfe 204
 — Verzerrungen 204, 205
 Neurallamelle 122, 204
 Neuralrinne 764, 768
 Neuralwülste 764, 765, 768
 Neurilemma 82, 119, 120, 122
 Neurit 117, 118
 Neuroblasten 765, 769
 Neuroblastentochterzellen 119
 Neurochondrien 117
 Neurofibrillen 119
 Neuropil 119
 Neuropleura 82, 122
 Neuropteren 10, 22, 79, 144, 146, 178—180, 189, 190, 235, 242, 258, 271, 283, 301, 306, 307, 350, 403, 420, 430, 458, 491, 492, 536, 537, 553, 841, 1079, 1116, 1119, 1153, 1161, 1166, 1168, 1175, 1176, 1201, 1203, 1204, 1209, 1232, 1244, 1246, 1262, 1267, 1273, 1280, 1290, 1315, 1316, 1329, 1330
 Neuropterenlarven 1151
 Neuroterus 1064, 1093
 — fumipennis 1352
 — lenticularis 1000, 1001, 1092, 1094, 1341
 — tricolor 1352
 Neveu-Lemaire, M. 522

- Newbiglin, M. J. 58.
 Newell, A. G. 1310
 Newport, G. 230, 380, 435, 531
 Newportscher Nerv 87
 Newton, E. T. 138
 Nezara 931
 Nichols, L. 1113
 Nicholson, A. J. 1108
 Nicolet, H. 435
 Nicoletia 481
 Nieden, F. 230, 1362
 Nielsen, J. C. 1183
 Nietsch, V. 380
 Nigmann, M. 380
 Nigrisnus 1356, 1357
 Nirmus 389, 1078, 1215
 Nisslsche Körperchen 117
 Nitzsche, H. 528
 Noack, W. 822
 Noctuiden 27, 148, 149, 192, 193, 201, 221—229, 299, 538, 540, 554, 992
 Nodus 1268, 1269
 Noë, G. 230
 Nomada 1339
 Nomotettix cristatus 914
 non-disjunction 892, 935
 Nonidez, J. F. 1108, 1113, 1114
 Nonnenschleier 296
 Noterus sparsus 340
 Nothris verbascella 31, 159
 Notodonta camelina 128
 Notonecta 128, 146, 173, 207, 243, 338, 364, 401, 927, 1043, 1301
 — glauca 37
 — insulata 927
 — irrorata 927
 — maculata 927
 — undulata 927
 Notonectiden 188, 1245
 Notthaft, J. 230
 Nowlin, N. 1102, 1114
 Nucleolus 603—606, 614, 972, 978, 1032, 1048, 1065
 Nübli, J. 230
 Nüßlin, O. 531, 1362
 Nusbaum, J. 522, 822
 Nusbaum-Hilarowicz, J. 1114
 Nußbaum, M. 1362
 Nycteribia 219
 Nycteribiiden 1274
 Nymphen 335, 348, 416, 1137, 1143, 1147, 1149, 1157, 1158
 Nymphaliden 1351
 Nymphenstadium 1123, 1132, 1193
 Nymphose 272, 281, 422, 431
 Nymphula 1300
 — nymphaea 360
 Nymphula stratiotata 360, 361
 Nyssa zonaria 839, 978
 Oberflächenepithel 546, 584—597, 607—626, 634, 636, 638, 659, 666, 705—728, 734, 796
 Oberflächenepitheldifferenzierung 588
 Oberkiefer 1209, 1213
 Oberlippe 412, 1212, 1213, 1216, 1225, 1228
 Oberlippenmuskulatur 439
 Oberlippenerv 80, 82, 90, 91, 102
 Oberschlundganglion 124
 Oberthür, Ch. 1362
 oblonge Zellen 409
 Occiput 1228
 Ocellarglomeruli 104.
 Ocellarnerv, linker 89
 — mittlerer 89, 98
 — rechter 89
 Ocellarnervenbrücke 104
 Ocellarsegment 89
 Ocellen 98, 176—199, 213, 1199—1201
 — Bau 181—199
 — Funktion 180—199
 Ocellenhöcker 1201
 Ocellennerven 98
 Ocnaria dispar 829
 Odier, A. 58
 Odonaten 13, 14, 37, 83, 143, 146, 184—186, 204, 210, 235, 236, 244, 247, 262, 271, 301, 319, 323, 335, 336, 346—350, 399, 407, 416, 462, 468, 472, 479, 491, 537, 565, 756, 1017, 1018, 1022, 1025, 1047, 1075, 1076, 1128, 1140, 1143, 1148, 1150, 1158—1165, 1167, 1172, 1173, 1201, 1216, 1228, 1238, 1253, 1258, 1265, 1267, 1268, 1271, 1277, 1280, 1287, 1288, 1294, 1296, 1298, 1315, 1318, 1321, 1328, 1336, 1348
 — anisoptere 1150, 1173
 — Larven 146, 265, 284, 374
 Odonotentyp 537
 Odontota dorsalis 1007, 1009, 1011
 Oecanthus 574, 588, 693, 757, 759, 1227
 Oecophyllalarve 300
 Oedaleus nigrofasciatus 17
 — senegalensis 17
 Oedipoda 854, 865, 866, 881, 886, 887, 898, 905, 906, 913
 — coerulescens 89, 92, 95, 145, 412
 Oedipoda parapleura 15
 Oedischia Williamsons 1244
 Öffnungen, cardiocoelomiale 415
 Öl 375, 376, 427
 Ölinjektion 376
 Oenocyten 305, 412, 415, 422, 430—432, 778, 1172
 — Anzahl 430
 — imaginale 431
 — larvale 431
 — Sekret 432
 — Vermehrung 431
 Ösophagus 235, 237, 241 bis 244, 412
 — Epithel 266, 267
 Oestlund, O. W. 230
 Oestridae 126, 142, 217, 244, 319
 Oestridentlarven 455
 Oestrus 367, 368
 Oettinger, R. 58
 Oguna, K. 1102
 Ohrwürmer 1128, 1144, 1261, 1262, 1348
 Oktaden 876
 Oleanderschwärmer 567
 Olenellus 1193
 Olfersia 196
 Oligella foveolata 1265
 oligomer 1145, 1146, 1150, 1156, 1168, 1170, 1172, 1191
 Oligomerie 1196
 oligomere Larven 1191
 Oligonephria 301
 Oligoneuria 130, 341, 344
 — garumnica 343
 — rhenana 1283
 Omaloplia brunnea 64
 Omma 199—201, 208—219
 Ommatidium 199, 208, 219
 Oncocestus miniatus 62
 Oncopeltus 919, 969, 971
 — fasciatus 837, 917—919, 922, 923, 926, 932, 950, 952
 onisciform 1153, 1277
 Oniscogaster, Larve 341
 — Wakefieldi 130, 343
 Onthophagus nuchicornis 462
 Ontogenese 1333
 Onychiurus 48, 144, 419
 — tuberculatus 144
 Onychophoren 704, 705, 709, 712—728
 Oocyten 476, 477, 1022, 1031—1033, 1040 bis 1049, 1055—1060, 1064 bis 1069, 1073, 1074, 1095
 — Entwicklung 1025
 Oocytenkerne 1073
 Oogenese 1021—1080

- Oogonien 476, 929, 1025,
1029, 1055—1064, 1073
Oogonienkerne 1030, 1032
Oogonienmitose 1030
Oogonienrosette 1062
Oogonienteilung 1025, 1044
Oophthora semblidis 614,
615
Oosoma 1066
Oospora cinamomea 292
Ootheka 468, 483, 1290
Operculum 224
Ophion 1242, 1277
— luteus 271
opisthocorn 1153
Oporina 27
Opticusbündel 96
optische Isolierung 183,
185, 187, 192
Oralsegment 744—750, 761,
776
Orchesella 209, 223
— cincta 181
— rufescens 52, 181
Orchesellinen 1162
Orchesticus 910
D'Orchymont 1310
Organ, bläschenartiges 768,
769
— der Biene 165
Organe, adipopugnatori-
sche 40
— caenogenetische 1134,
1140, 1150, 1151, 1164,
1165, 1173, 1178
— ektodermale 763—779
— embryonale 712
— larvale 712
— mesodermale, Entwick-
lung 779—812
— palingenetische 1134,
1140, 1150, 1151, 1164
bis 1166, 1173, 1174
— provisorische 1120,
1140, 1143, 1144, 1150
bis 1166, 1168, 1173,
1174, 1178
— Reduktion 1168
Orgyia 147, 1082
— antiqua 31, 128, 1086,
1386
— gonostigma 1086
Orneodes 1270
Ornithiza 196
Ornithoecca 196
Ornithomyia 196
Orthoptera 1340
Orphanina denticauda 887,
903, 910
Orphulella 913
Orthezia 38, 129, 1135
— catafracta 384, 515
Orthocladus 356
orthogenetisch 1168, 1177
orthognath 235, 1198, 1226
bis 1228
Orthoptera 10, 13, 15, 25,
63, 66, 73, 86, 89, 103,
119, 144, 160, 183, 209,
243, 244, 252, 255, 257,
271, 285, 293, 301, 302,
324, 393, 398, 403, 406,
407, 412, 413, 414, 416,
417, 421, 430, 453, 458,
462, 468, 469, 472, 476,
479, 483—486, 536, 537,
554, 560, 565, 577, 584,
625, 640, 669, 671, 674,
680, 690, 693, 695, 697,
701, 723, 744, 751, 753,
755, 757, 771, 776—779,
785—788, 792, 803, 806,
808, 810, 828—830, 833
bis 837, 841, 842, 846
bis 915, 938, 941, 1018,
1022, 1025, 1028—1036,
1047, 1075, 1086, 1100
bis 1103, 1133, 1159,
1160, 1163, 1165, 1227,
1228, 1231, 1247, 1254,
1261, 1267, 1286, 1294,
1296, 1315, 1319
— genuina 537
— Hautsinnesorgane 145
— Stridulationsorgane 64,
66
Orthopterentyp 537
orthopteroides Mandibel
1209
Orthorhapha 1302
Oryctes 64, 79, 266, 1010
— nasicornis 122, 406, 462,
1006
Osborn, H. 1362
Osborne, J. A. 1362
Osmeterium 50
Osmia 997
— cornuta 996, 1000, 1003
Osmose 374
Osmylus 189, 307
Osten-Sacken, C. R. v. 569,
1362
Ostalfalten 385
Ostien 384, 385, 391, 402,
415
— cardiopericardiale 400.
— laterale 400
Ostienlippen 385, 386, 391,
402
Ostiumorgane 387, 395, 415
Ostienrandsaum 385
Otiorrhynchus ligustici
1157
Otte, M. 1102
Oudemans, J. T. 531, 1310
Oustelet, E. 380
Ovaria arcuata 468
— fasciculata 467
— pectinata 468
— racemosa 467
— ramosa 467
Ovarialepithel 423
Ovarialplacenta 504, 505
Ovarialröhren 469, 470,
475—479, 483, 498, 499,
515, 516
— Anzahl 483, 485, 502
— panoistische 491
— telotrophe 488
Ovarien 1022—1080
— ästige 1022
— Bau 1029, 1036, 1044,
1061, 1070, 1075, 1078
— büschelförmige 1022,
1036, 1044, 1061, 1070,
1075, 1078
— hufeisenförmige 1022
— kammförmige 1022, 1070
— traubenförmige 1022,
1044, 1070
Ovariolen 467, 475—479,
484—489, 501—506,
1022, 1025
— meroistische 479
— panoistische 479
— polytrophe 479, 502,
1026
— unilokuläre 502
Ovarium 466, 471—518
— impar-duplicato-pecti-
natum 468
Overzier, L. 230
Ovidukte 467—469, 479,
480, 483—489, 498 bis
503, 505, 506, 511, 513,
515—517, 804, 806 bis
812, 818, 1080
— paarige 467, 468, 498
501, 505, 506, 511, 513,
515—517
— rudimentäre 810
— unpaare 468, 469, 499,
500, 502, 503, 513, 516,
517
oviform 1053
ovipar 469, 483, 515
Ovipositor 516
ovovivipar 489
Ovoviviparität 504
Owsjamikow, Ph. 435, 436
oxalsaurer Kalk 303
Oxycarena lavaterae 1295
oxydierende Fermente 258
Oxythyrea cinctella 404
Oyen, L. 230
Paasch 230
paarige Speicheldrüsen 285
paariges System, Nerven
83—87
Pachycondyla harpax 515
Pachycorinus dimorphus
1348
Pachyulus communis 712
Pachytänfäden 872, 878
Pachytänstadium 835, 863,
883, 920, 951, 961, 980,
1025, 1032, 1047, 1064

- Pachytilus cinerascens* 401
 — *migratorius* 401, 1294
Packard, A. S. 58, 138, 230, 380, 531, 822, 1183, 1310
Paedogenesis 470
paedogenetisch 469, 470, 502
Pagenstecher, A. 522
pagiopod 1245
Palaeala 1258
Palaeodictyopteren 1139, 1161, 1162, 1164, 1165, 1167, 1171, 1251--1253, 1255, 1258, 1259, 1268, 1276, 1282, 1287, 1296, 1313
Palaeodictyopteron 1258
Palaeohemipteren 1262
Palaeometabola 1164
Palaeoptera 1258, 1259
Palaeozoikum 1238
Palingenia 1138
 — *virgo* 210, 212
Palissadenschicht 94
Palmén, J. A. 380, 522, 822, 1310
Palmén'sches Organ 324, 325
Palomena dissimilis 1290
Palpares 1316
Palparium 109
Palpus labialis, Anlage 745, 746
 — *maxillaris* 442, 1210, 1213
Palustra (Raupe) 361
Pamphaginen 1272
Pamphagus marinatoratus 858, 860, 865, 887, 890, 893, 894, 900, 913
Pancery, O. 531
Pankraths Umhüllungskörper 194
Pankrath, O. 230
Panorpa 146, 493, 1227, 1290
 — *communis* 492, 493, 1079, 1154
Panorpatae 146, 190, 244, 321, 468, 479, 492, 493, 1079, 1119, 1154, 1158, 1166, 1176, 1201, 1203, 1223, 1224, 1227, 1232, 1246, 1266, 1267, 1273, 1284, 1286, 1288, 1298, 1315, 1324, 1336
Panorpatenvorfahren 1175
Pantalea flavescens 567
Pantel, J. 380, 436, 531, 1105, 1362
Panurgus 123
Paoli, G. 58, 522, 1362
Papilio 430, 992
 — *achates* 1349
 — *agamemnon* 7
Papilio agenor 1349
 — *alexanor* 292
 — *antheus* 7
 — *buddha* 8
 — *dardanus* 1349
 — — *var. antinorii* 1349
 — — *hiemsi* 1349
 — — *niavioides* 1349
 — *machaon* 50, 59, 535, 564
 — *Memnon* 1349
 — *merope* 1349
 — *phoras* 7
 — *podalirius* 377, 564, 1270, 1351
 — *polyctor* 8
 — *rutulus* 840, 979
 — *ulysses* 8
 — *zancleus* 1359
Papilionidae 554
Papilionidenraupen 50, 51
Parablast 712
Paracardialzellen 788
Paracopidosomopsis floridanus 997–1002, 1004, 1092
Paracyten 589, 723
Paraglossae 109, 753, 1207, 1211–1213, 1222
Parallelkonjugation 836, 838, 864–871, 886, 920, 951, 953, 980, 985, 1076, 1077, 1118
Paraneren 1286, 1292
Parametabola 1161–1164, 1166
Paranucleus 603–606
Paraleptophlebia 1138, 1282
Parapodialdrüsen 294
Parapodien 1191
Paraponyx stratiolata 360
Parasynapsis 836, 864
Parasyndese 836, 864, 886, 925
Parasiten 365–370
Paratenodera aridifolia 877, 897
Paratettix 865–867, 870, 887, 894, 914
 — *cucullatus* 914
 — *leuconotus* 914
 — *leucothorax* 914
 — *texanus* 914
Parenchymzellen 425, 426
Parepimorpha 1161, 1162, 1164–1166
Parhemimetabola 1161, 1164, 1165
Parietalnerven 111
Pariser, K. 1110
Parker, A. S. 230
Parlatoria 516
Parnassier 13
Parnassius 51
Parnidae 336, 364
Parovarien 1081
Paroxya 913
Parte ganglionnare della Retina 93
Parthenogenese 469, 470, 1020, 1080, 1091–1097, 1340–1342, 1353, 1354
 — *diploide* 1091, 1093 bis 1097
 — *fakultative* 1091, 1093 bis 1097
 — *haploide* 1091, 1092
parthenogenetisch 470, 514, 515
partheno-paedogenetisch 470
Passaliden 1248
Passalus glaberrimus 119
Passerini, W. 58
Patagia 1255
Patch, Ed. M. 1310
Patten, W. H. 58, 230, 231, 531
Patterson, J. T. 1112
Pauleke, W. 522, 1112, 1362
Paulmier, F. 1105
Pauls 1362
Paurometabola 1137, 1144, 1148–1166, 1173
Paurometabolie 1159, 1163, 1167, 1173
Pawlowa, M. 138, 436
Pawlowsky, E. 1310
Payne, F. 1102, 1105, 1115
Pazos y Caballero, J. H. 531
Peacock, A. D. 1112
Pecklani, W. 230
Pechipogon barbalis 29, 30
pedale Kiemenreihe 360
pedes spurii 1284
Pedicia 127
Pediculidae 128, 180, 256, 320, 390, 453, 475, 488, 615, 1023, 1078, 1130, 1150, 1159, 1162, 1163, 1201, 1209, 1215, 1324
 — *Mundteile* 1215
Pediculus capitis 488
 — *corporis* 1020
 — *vestimenti* 488, 1020
Pedunculus 97–99, 813, 818
Pehani, H. 1102
Pekarski, J. 380
Pelania 924
Peleciniden 1277
Pelecinus 1321
Pelobius 365
 — *hermanni* 63, 340
 — *Larve* 362
Pelotten 10–13, 385, 386, 402
Pelzfresser 1214
Pemphigus 38, 213

- Pemphigus bursarius* 1354
Pendelflug (*Hepialus*) 29
Péneau, J. 1362
Penis 467—469, 482, 486, 488, 499, 506, 1284, 1286, 1292—1295
 — doppelter 1292
Penishülse 498
Peniskapsel 493
Pentatoma 128, 129, 301, 369, 1039
 — *nigricorne* 1038
 — *senilis* 917
Pentatomidae 19, 188, 931, 943, 945, 946, 1233, 1244, 1250, 1321, 1330, 1337
Penthetria 1273
Pentophora morio 1336
Pepsin 429
Pérez, Ch. 435, 531, 1183, 1362
Perforatorium 903, 946, 1015
Periblast 712
Pericardialdiaphragma 397 bis 400
Pericardialhöhle 400, 413
Pericardialkörper 412
Pericardialmembranen 414
Pericardialraum 790
 — *suprachordaler* 398
Pericardialseptum 396 bis 398, 412—414, 484, 784, 785, 790
Pericardialsinus 384, 398, 399, 402, 413
 — *dorsaler* 398
Pericardialzellen 390, 395, 397, 398, 409, 411 bis 413, 415
Pericardium, elastisches 397
Perineuralsinus 384, 398 bis 400
 — *ventraler* 398
Perineurum 122
Periode, praesynaptische 917—919
perioesophagealer Fettkörper 416
Periopticon 93
Peripatus 294
 — *capensis* 650, 811
 — *edwardsii* 650, 786
 — *novae-britaniae* 650
 — *novae-zaelandiae* 715, 716, 718
Periplaneta 83, 87, 145, 183, 295, 329, 420, 421, 468, 584, 587, 588, 615, 618, 625, 640, 669, 749, 750, 757, 767, 773, 774, 778, 787, 806, 808, 1242
 — *americana* 395, 865, 878, 883, 886
Periplaneta orientalis 82, 183, 184, 209, 258, 302, 374, 407, 412, 417, 420
peripneustisch 319
peritoneale Hülle 473, 488, 489, 492, 503, 510, 511
Peritonealepithel 475, 477
Peritonealhaut 460
Peritremata 365, 366
peritrophische Membran 278
Perivisceralsinus 398
Perla 475, 1023, 1077, 1128, 1189, 1190, 1235
 — *abdominalis* 186, 348
 — *bicaudata* 348
 — *cephalotes* 348
 — *immarginata* 1019
 — *marginata* 1018, 1019, 1077
 — *maxima* 256, 294, 489
 — *virescens* 10
Perlariae 1018, 1022, 1077, 1115, 1128, 1140, 1143, 1148, 1150, 1158—1165, 1167, 1172, 1173, 1203, 1209, 1213, 1219, 1227, 1228, 1231—1233, 1237, 1244, 1261, 1271, 1281, 1290, 1296, 1315, 1318, 1324, 1328, 1334
Perliden 10, 186, 256, 293, 348—350, 538, 553, 563, 1137, 1249, 1356
Perlenauge 567
Perlidenthorax 1237
Perm 1176
Perraud, J. 231
Perrier, E. 531, 1183
Perris, E. 231
Peters, W. 436
Petersen, W. 522, 1110, 1310
Peterson, A. 1310
Petria 1329
Petri, L. 380
Petrunkewitsch, A. 314, 822, 1112
Pettenkofersche Gallensäurereaktion 256
Pettit, A. 314
Peyerimhoff, P. de 1184, 1362
Peytoureau, G. A. 1310
Pezomachus 1278, 1327
Pflanzenfresser 251, 252, 1219
Pferdeläuse 1020
Pflanzenläuse 288, 1132, 1149, 1150, 1221, 1250, 1264, 1267, 1288, 1321, 1354
Pflanzensauger 947—961
Phaetalotes 913
Phagocytiärorgane 413 bis 415
Phagocyten 376, 406, 408 bis 413
 — *Degeneration* 410
Phagocytenhaufen 408, 410
Phagocytose 409—411
Phalera bucephala 128, 327, 329
Phanaeus 1007—1009
Pharyngealganglion 123
Pharynx 237—241, 267, 438, 439
Pharynxmuskulatur 283, 438, 439
Phasmatiden 674
Phasmidae 15, 16, 207, 248, 255, 266, 417, 430, 475, 483, 484, 753, 892, 914, 1028, 1029, 1144, 1292, 1238, 1262, 1263, 1277, 1296, 1304, 1319, 1330, 1340, 1341
Phasmodea 1272
Phasmodeen 1165, 1227, 1246, 1287, 1324, 1330
Phasmoden 1227
 — *ranatiformis* 1319
Phassus Schamyl 29
Pheidole pallidula 1343
Phenococcus farinosus 39
Phengodes 424
Philaenus lineatus 423
 — *spumarius* 1356
Phillostoma 913
Philipschenko, J. 436, 531, 822, 1310
Philipschenkosche Drüsen 48
Philonthus 1152
 — *aeneus* 150
Phillips, C. 231
Philopotaminae 357
Philopotamus 121, 336, 359
Phlopteridae 189, 242, 487
Philosamia cynthia 840, 978, 1055—1060
Philornis molesta 369
Phloea corticata 1321
Phloeothrips 13, 486
Phoca vitulina 334
Phora 1202
Phorbia brassicae 972
Phoridae 127, 1273, 1315
Phosphaenus 424
 — *hemipterus* 425, 426
Phosphate 409
Phosphoreszenz 428, 429
Photinus 424
 — *pennsylvanicus* 1007, 1009
Photuris 424
 — *pennsylvanicus* 1009
Phragmata 953
Phragmatobia 1082, 1090
 — *fuliginosa* 839, 976, 979, 980, 982, 984, 986, 1086, 1089, 1090

- Phragmen 1236
 Phricetus 1291
 Phryganea 146, 189, 201, 669
 — grandis 291
 — striata 495, 567.
 — varia 342
 Phryganeiden 296, 615, 669
 Phryganeidenlarven 192, 358
 Phryganeidenpuppen 359
 Phryna 132
 Phrynotettix 865, 866, 913
 — magnus 833, 849—852, 855, 859, 861, 863, 865, 869—874, 876, 879, 880, 887, 913
 Phthartus rossicus 1137, 1282
 Phthirus 188
 pubis 272
 Phyllaphis coweni 453, 956, 957, 1095
 Phyllium 293, 1278, 1324
 — crucifolium 15, 255
 — frondosum 1323
 Phylldromia 421, 574, 582, 588, 615, 625, 640, 666, 669, 671, 674, 683 bis 686, 690, 694, 773, 778, 786, 787, 804, 809, 810, 1030
 germanica 16, 17, 401, 420, 476, 1024
 Phyllomorpha 1330
 Phyllopertha horticola 511, 1070
 Phyllopoden 1171, 1241
 Phyllotettix foliatus 1323
 Phylloxera 1016
 — caryaeaulis 842, 957, 1096
 — fallax 842, 957, 1096
 — vastatrix 225, 1132 bis 1134, 1355
 Phylloxerafühler 1203
 Phylloxerinae 957, 1094, 1096, 1132
 Phylogeneſe 1333
 Phymata 1247
 Phymatidae 19, 1246, 1247
 physiologische Kochsalz-
 lösung 398
 Physodera 424
 Physogaſtrie 1330, 1331
 Physopoden 129, 390, 486, 1131—1133, 1140, 1148, 1150, 1159, 1162—1164, 1193, 1216, 1227, 1245, 1267
 Phytophthires 189, 1159
 Picard, F. 1184
 Pictet, F. J. 531, 1332, 1363
 Phytophagen 1228
 Pierantoni, U. 138, 822, 1107, 1363
 Pierce, W. Dw. 1310
 Piepers, M. C. 59
 Pieriden 7, 8, 26, 27
 Pieris 349, 574, 625, 759
 — bellidice 1351
 — brassicae 149, 243, 265, 370, 377, 414, 564, 829, 979, 992, 1056, 1087, 1120, 1121, 1351
 — chariclea 1351
 — daplidice 1351
 — napeae 1351
 — napi 26, 27, 31, 1351
 — rapae 404, 406
 Piéron, H. 231
 Piezostethus cursitans 21
 Pigment 6, 13—15, 431, 472, 475, 829
 Pigmentbecher 180
 Pigmentfarben 7, 14
 Pigmenthülle 473
 Pigmentwanderung 203
 Pigmentzellen 180, 424
 Pillenkäfer 1321
 pilzhutförmiger Körper 18, 102 107, 117, 118
 — — Reduktion 107
 Pilzmücken 1225
 Pirney, E. 1102, 1104
 Pissarew 436
 Placenta 469, 482, 504, 505
 Placentalhöhle 482
 Placenta ovarica 505
 Placentarfollikel 482
 Placentarhöhle 814
 Placentarmassen 815—818
 Placentarmasse, hintere 482, 483, 814
 — vordere 482, 483, 814, 815
 Placentarsack 814
 Plagirolepis pygmaea 515
 Planipennia 1079
 Plasmagranulationen 407, 408
 Plasmahaut 5
 Plasmahof 573, 576, 577, 609—613
 Plasmahöfe, sternförmige 577
 Plasmainsel 597
 Plasmakommunikationen 1027, 1051, 1079
 Plasmareticulum 578
 plasmatische Schicht 46
 Plasmodien 406, 410
 Plasmosom 1008
 Plataspiden 1338
 Plataspinen 1233, 1322
 Plateau, F. 59, 231, 314, 380, 464
 Plathemis lydia 347
 Platner, E. A. 380
 — G. 1110
 Platycerus 125
 Platygaſter 539, 581
 — ornatus 579, 582
 Platygaſtridae 579, 607, 759
 Platypſyllus 1324
 Platystolus 26
 Plecia 1273
 Plecoptera 248, 256, 301, 348—350, 458, 467, 468, 479, 489—491, 537, 1161
 Plectrocnemia 359
 — conspersa 357
 Plectrocnemis 121
 Pleistodontes imperialis 1348
 Pleretes matronula 292, 293
 Pleura 265, 301, 302, 446, 448, 503, 509, 545
 pleurale Schichten 122
 Pleuralkiemien 949
 Pleuren 1234—1236, 1238, 1251, 1252, 1254, 1277
 Pleurenplatte 1195
 Pleurite 1235, 1300
 Plexus praefrontalis 82, 91
 Ploea 173
 Plotnikow, W. 59, 1184
 Plotnikowsche Drüsen 48
 Plough, H. H. 1102
 Plusia gamma 45, 216, 221
 Plusien 554
 Podilegiden 106, 107
 Podura 209, 334, 1076
 — aquatica 181, 480
 Poduren 209
 Poduriden 181, 222, 321, 324, 480, 597
 Poeciloptera pruinosa 955
 — septentrionalis 950, 955
 Poecilosoma 1341
 — luteolum 1093
 Poisson, R. 1105
 Polarkern 606
 Polarregion 606
 Poletajeff, N. 241, 314, 464
 Poletajewa, O. 380
 Poletajew, A. O. 436
 Police, G. 138
 Polistes 634
 Poljanec, A. 1310
 Pollack W. 59
 Pollenfresser 1223
 Pollenia 502
 Polscheibengranulationen 614
 Polstrahlen 883
 Polstrahlung 838, 883
 Polster 1243
 Poluszynski, G. O. 822
 Polycentropinae 357, 359
 Polychaeten 333
 Polyetiden 1274, 1324
 Polydesmus 708

- Polydesmus abchasius* 712,
 718, 716—727, 742, 762
Polyembryo 606
Polyembryonie 606, 607,
 615, 1356
Polyergus lucidus 1325
Polygnotus minutus 607
Polygonia egea 564
polymer 1145
Polymetabola 1162, 1163,
 1167
Polymitarcys 341, 344
 — *virgo* 342, 488
Polymorphie 1856
Polymorphismus 1344,
 1348—1350
Polymorphose 1163
Polynephria 301
Polyommatus eleus 1351
 — *phlaeas* 564, 1351
Polyphylla 1203
 — *fullo* 64
Polyrhachis Mülleri 300
Polyxeniden 1202
Polyspermie 1081, 1082
polypod 1145
polyscolopisches System
 174
Polyzosteria nitida 401
Polzellen 608, 609, 614 bis
 617
Pompiliden 1273, 1329
Pomponia 1313
Ponera 64
Popoff, N. 55, 1113, 1305
Popovici-Baznosanu, A.
 436, 531, 1332
Porenkanäle 3
Porenplatten 154
Porphyrophorinen 1135,
 1160
Porta, A. 59, 314
Porter 59, 231
Porter, L. T. 1105, 1112
Porthesia 27, 35
Portier, P. 314, 380, 381
Portiers praestigmatische
Kammer 363
 — *Sicherheitskammer* 363
Postabdomen 1195
Postala 1257
Postantennalfeld 223
Postantennalhöcker 223
Postantennalorgan 222 bis
 224
Postantennalrinne 223
postcephale Segmente 1196
Postclipeus 1228
Postembryologie 1117 bis
 1179
Postfurcasternit 1237
Postlabrum 1228
Postnotum 1236
Postplica 1236
Postreduktion 839, 887
Postscutellum 1236
Postthorax 1234
Potamophiluslarve 362
Potamanthus 210, 212, 341,
 344
Pott, R. 381
Pouchet, Chr. 231, 381
Poulton, E. B. 59, 531,
 1184, 1363
Poyarkoff, E. 436, 531,
 1184
Praeabdomen 1195
Praeala 1257
Praealare 1236
Praeantennalsegment 749,
 781
Praecostalplatte 550, 551
Praefemur 1242
Praefrons 1229
Praeintestinum 235—251
Praeleptotän 1056
Praemandibeln 1205, 1209
Praemandibularsegment 91
Praenymphä 1123, 1125,
 1147, 1158
praeretinale Membran 194
Praescutum 1235, 1236
Praespermiden 831, 846,
 898, 955, 957, 959
Praesternit 1236, 1237
Praesynapsis 917—919
 — *Degeneration* 955
Praetarsus 1242, 1243
praetelsale Segmente 1196
Praetergit 1235
Prandtl'sche Formel 567,
 568
Pratt, H. S. 522, 1109,
 1184
Precis natalensis 1350
Prell, H. 1184, 1310
Prenant, A. 381
Prestwichia aquatica 364,
 365
Preuße, F. 1105
Priesner, H. 1184, 1310
Primitivbündel 458
Primitivfaser 117
Primitivfortsatz 117
Primitivzylinder 394
Prioneris thestylis 1350
Prionidus 937
 — *cristatus* 935, 936
Prittwitz 59
Proamnion 653, 654, 655
Proapodem 453
Proapophyse 453, 454
Procephalum 107
Processus anticus mesonoti
 543
 — *corneae* 201
 — *mesopleurontis* 541
 — *posticus mesonoti* 543
 — *propleurontis* 541
 — *superior radii tertii* 546
Prochnow, O. 75, 436, 1332,
 1363
Prochromosome 1008, 1031
procon 1153
Procrustes coriaceus 1215
Proctodaeum 261—265,
 678—703, 723, 724, 761,
 790, 791
 — *Epithel* 266—277
Proctodealöffnung 744
Proctotrupidae 157, 1327
Profossorien 106
prognath 235, 1227
Progoneaten 1241
Prohemerobiiden 1316
Proisotoma 223
Proleptänstadium 863
Proliferationsherde 684 bis
 689, 724
Promesenteron 253, 254
Prometabola 1140, 1161,
 1162, 1164, 1165, 1177
Prometabolie 1167, 1170
Pronation 544
Pronator radii primi alae
primae 541, 544—547
Pronator radii tertii 545,
 547
Pronatoren 545, 547
Pronotum 442, 448, 454,
 543
Pronuba 1223
 — *Juccasella* 1234
Propagationsfähigkeit, Ver-
lust 134
Prophase 833, 850, 851,
 878—883, 917, 922, 923,
 978, 1083
Prophragma 442, 444, 448
Propleuron 541
propneustisch 319
propulsatorischer Apparat
 383, 392, 400, 401
 — — *accessorischer* 383
propulsatorisches Sperma-
organ 482
Proracorypha 913
Proscopia labirostris 1319
Proscopinen 1272, 1319
Proserosa 653—655, 759
Prosopis 1339
Prorhinotermes simplex
 1345
Prosobranchier 996
Proscopistoma 130, 341, 343,
 344, 1161, 1162
 — *foliaceum* 1138
 — *punctifrons* 130, 345
Prosoplecta coccinella 1322
Prosopon 1145
Prostatadrüsen 485, 486,
 502
Prosternalapophyse 448
Prosternalkiemien 349
Prostomier 716, 726
Protapteriden 130, 224,
 294, 321, 384
Protapteron 467, 468, 481

- Protapteron indicum* 416, 481
Protencephalon 77
Protencephalum 89, 767 bis 770
Protenor 841, 922, 1011
 — *belfragei* 922—926, 928 bis 930
Protenortypus 927, 930, 1088
Protentomon 1187, 1188, 1192
Protephemeriden 1164, 1165
Protergit 1235
Proterophragma 453, 454
Proterozygie 1234
Prothelie 1123
prothorakale Anhänge 1255
 — *Stigmen* 319
Prothorakalflügel 1255
Prothorakalganglion 89, 113, 130, 165, 169
Prothorakalspiraculum 355, 356
Prothorax 113, 442—444, 446—448, 454, 547 bis 549, 750, 1231—1234, 1238, 1300
 — *Drüseninnervierung* 112
 — *Muskelninnervierung* 112
 — *Reduktion* 1232
 — *Vergrößerung* 1231, 1232
Prothysanuren 481
Prothoblattiden 1259, 1262, 1264, 1287
protobroch 1040
Protophaleum 760—770
Protocerebrallobus 95 bis 104
Protocerebrallobenbrücke 96, 99
Protocerebrum 89—91, 93 bis 107, 130, 767—770
Protocoleopteren 1262
Protocormus 760, 761
Protodonaten 1268
Protohemipteren 1219
Protonephridien 333
Protoparce convolvuli 564, 566
Protoplasma 1259, 1261
Protoplasmakontraktilität 394
protoplasmatischer Raum 477, 478
protopod 1145
Protopodstadium 1164
Protorthopteren 1232, 1244, 1287
Protracheaten 811
Proturen 1130, 1141, 1142, 1160, 1168, 1172, 1192, 1203, 1218, 1297, 1303, 1315, 1316
Proventriculus 237, 244 bis 249
 — *Bau* 246—249
Prowazek, S. 531, 823, 1114
Prozessionsspinner 36
Psectra 1262, 1273, 1325
Pselaphiden 216, 301, 1348
Pselaphus 363
Pseudoametabola 1165, 1166
Pseudometabolie 1163, 1164
Pseudoblepharoblast 945, 946
Pseudochromosome 939
Pseudochrysalis 1125
Pseudococcus 948, 959, 960
 — *citri* 959, 960, 1039, 1085
 — *farinosus* 39
 — *maritimus* 959
 — *nipae* 959
pseudocon 200, 201
Pseudocormus 200, 201, 218
Pseudocellen 224
Pseudofibrillen 456
Pseudokanäle 4
Pseudohypermetabola 1167
Pseudohypermetamorphose 1164
Pseudomandibularapparat 241
Pseudoneuropterenflügel 555
Pseudophaea 1140, 1281
Pseudophialunaris 221, 222
Pseudophylliden 413
Pseudopodien 407, 408
Pseudopomala 913
Pseudoreduktion 826, 864
Pseudotrimerotropis 858, 877
 — *caerulipennis* 858, 913
 — *cyaneipennis* 858
 — *thalassica* 858, 877, 887, 913
Pseudovitellus 422—424, 626
pseudozampe 1284
Psinidia 913
Psithyrus 1339
 — *rupestris* 462
Psociden 61, 390, 479, 538, 1214, 1215, 1245, 1262, 1266, 1267
Psocidenflügel 1257
Psocus 1214
 — *nebulosus* 1214
Psophus stridulus 62, 66, 162, 180, 887, 913
Psyche 146, 417
 — *helix* 499
Psychiden 242, 244, 296, 321, 1088, 1123, 1125, 1250, 1336, 1341
Psychoda 355, 1234
Psychodidenlarve 352
Psychopsis zebra 1266
Psylla alni 517, 1295
 — *buxi* 517
 — *ficus* 517
 — *foersteri* 517
 — *pyricola* 1129
Psylliden 38, 215, 289, 423, 517, 1129, 1133, 1150, 1161—1163, 1244, 1266, 1274, 1315
Psyllopsis fraxinicola 236, 517
Pterochroza maculifolia 1331
Pteromalidae 1162
Pteromalinen 124
Pteromalus puparum 607
Pteronarcys 348, 349
 — *regalis* 348, 349
Pterophorus pentadactylus 535
Pterostigmen 1267
Pterygogenea 469
Pterygota 300, 319, 324, 414, 420, 430, 587, 607, 640, 654—671, 674, 689, 698—701, 705, 710, 713, 718, 719, 721, 723, 738, 742, 744, 747, 750, 751, 753, 755, 757, 786, 803, 805, 809, 1151, 1166, 1172, 1192, 1209, 1210, 1231, 1241
Pterygotenembryo, Blastokinese 728—739
 — *Segmentierung* 744 bis 753
Ptychoptera 174, 224, 262, 1304
 — *contaminata* 224, 235, 253, 256, 262, 288, 293, 388
 — *paludosa* 355
Ptychopteridenpuppen 355, 356
Ptyelus lineatus 423
Pütter 569
Pulex 272, 332, 453
 — *canis* 126, 196, 249, 250, 369, 615
 — *felis* 126
 — *irritans* 126, 1245
Puliciden 462
Puliciphora 1233, 1273
Pulsationen 390, 392, 398 bis 402
pulsierende Organe 401
Pulvillen 1243
Pulvinaria floccifera 421
Pumpen (Maikäfer) 321, 332, 372
Punktaugen 98, 179—199, 213
 — *Funktion* 180, 181

Punktsubstanz 766, 769, 770, 772
Pupa libera 1158
— obtecta 1158
Puparium 1134, 1156
Pupipara 126, 153, 196, 219, 227, 259, 371, 418, 505, 1040, 1126, 1274
— Larven 371
— parasitäre. 207
Puppe, freigliederig 1158
Puppen 277, 375, 377, 401 bis 404, 420, 431, 432, 474, 497, 1118, 1123 bis 1127, 1131, 1132, 1143, 1147—1150, 1157 bis 1164, 1166, 1174, 1176
— Chitinisierung 4
Puppenfärbung 6
Puppenhäutung 46
Puppenorgane, provisorische 356, 357
Puppenruhe 277, 502, 1054, 1147, 1179
Puppenscheiden 1158
Putzapparate 1243
Pycnogoniden 260
Pygaera 981, 983, 984, 988, 991, 993
— anachoreta 495, 908, 979, 992
— bucephala 487, 990 bis 995
— curtula 980, 992
— pigra 992, 993
Pylorus 261, 268, 270, 283
Pylorusabschnitt, vorderer 261, 266, 268, 270
Pylorus, Funktion 261
— Histologie 267, 268
— Innervierung 104
Pyraliden 538
Pyrochroa coccinea 300
Pyropalis 361
Pyrophorus 424, 428
Pyrrhocoridae 20, 1327, 1347
Pyrrhocoris 19, 188, 1036, 1039, 1041, 1081, 1082, 1088
— apterus 20, 21, 146, 270, 288, 477, 517, 629, 640, 667, 669, 671, 827, 841, 915, 918, 922, 927 bis 931, 943, 945, 1024, 1036, 1037, 1081, 1347
Quaintance, A. L. 1184
Querader 1260, 1267
Querfaserbündel 79
quergestreifte Muskelfasern 283, 456, 475
Querkommissur 108, 109, 766, 770
— Fehlen 79

Querkommissur suboesophageale 770
— supraoesophageale 770
Quernaht 748
Querrinne 621
Querspalt 867
Querstück 775
Querstreifung 457
Quertou, L. 59
Querzonen 595—597
Rabák, E. 381
Rabes, O. 381, 1114
Rabito, L. 823
Rabl, C. 1099
Rabl-Rückhardt 138
Rachis 1234
Rade, E. 231
Radius 1257
Raife 1276
Raillet, A. 531
Rajewsky 522
Ramdohr, K. A. 314
Ramdohrs Dickdarm 269
Ranatra 79, 146, 334, 336, 338, 364, 401, 517, 917, 1044, 1319
— linearis 1320
Randadersinneshärchen 158—160
Randfäden 946
Randfaser 909
Randnucleolen 1032
Randolph, H. 1115
Ranvier, L. 464
Raphidia notata 1287
Raphidien 1227, 1232, 1267, 1290, 1315, 1336
Raphidioidea 1119, 1123, 1133, 1153, 1166, 1175, 1176, 1203, 1209, 1244, 1273
Raphiogaster nebulosa 20
Rasche, E. 531
Raspel 66
vom Rath, O. 231, 1100, 1102
Rathke, H. 381, 522
Rattenschwanzlarve 352, 353, 1302
Ratzeburg 531
Raubbeine 1246, 1247
Raubfliegen 142, 216, 218, 1247
Raubkäfer 252
Raubparasiten 1327
Raubwanzen 842, 927, 983, 935, 937
Räuber 1218, 1219, 1228, 1232
Raum, protoplasmatischer 1022, 1023, 1042, 1079
Raupen 122, 128, 266, 276, 277, 299, 375, 402, 406, 829, 1053—1061, 1123,

1151, 1154, 1283, 1300, 1329
Raupenaugen 192, 193
Raupenbeine, abdominale 1283, 1284
Raupenfüße, abdominale 1046
Raupenhaare 36
Raupennester 296
Raupen, Sinnesorgane 150, 192, 193
— soziale 296
Raw, F. 1310
Ray, J. 1184
Rayburne, M. F. 1102
Raymond, P. E. 1310
Réaumur, R. A. 531, 1184
Rebel, H. 381, 531, 1184, 1363
Reblaus 1353—1355
Reblausfühler 1203
Receptaculum seminis 468, 469, 480, 484—486, 488, 489, 491—495, 500, 502, 504, 506, 511, 513, 514, 515, 516, 518, 1081, 1290
Rectalanhänge 262—265
Rectalblase 369
Rectaldrüsen 266, 271, 272, 273, 326, 374
— Anzahl 271, 272
Rectalkiemern 346, 347, 350, 358, 374
Rectum 261—265, 307
— Epithel 270
— Faltenbildung 270
— Histologie 270—272
— Innervierung 134
Redi, F. 1184
Redikorzew, W. 231
Redikorzews Glaskörper 198
— Iris 198
Redtenbacher, J. 1184, 1305, 1310
Reduktionserscheinungen 1250, 1335
Reduktionsteilung 838, 839, 886, 925, 926, 934, 954, 956, 974, 983, 1009, 1016, 1085, 1092, 1093
Reduviiden 19, 73, 188, 288, 935, 1238, 1246, 1247, 1319, 1327, 1329, 1347
Reduvius personatus 64, 935
Rees, J. 1184
reflektiertes Licht 206
Reflexzentren 106, 135
Regen, J. 75, 381
Regenerationszellen 274, 278—282
Régimbart, M. 1363
Regnard, P. 1184

- Regnault 381
 Reh, L. 1184, 1810
 Reibleisten 63
 Reichenbach, H. 1363
 Reifungsspindel, erste 883, 886, 896, 925, 1083, 1087
 — zweite 926
 Reifungsteilung 609, 831, 841—844, 882—900, 922—939, 960, 973 bis 975, 981—988, 993, 999 bis 1005, 1009—1013, 1020, 1082—1085, 1092 bis 1094
 — erste 838, 841—844, 852, 857, 860—877, 882 bis 889, 892, 893, 898, 922—926, 930, 933, 936, 954—959, 960, 973, 974, 981—987, 999, 1009, 1010, 1016, 1018, 1083, 1089, 1090, 1094, 1096
 — erste, Prophase 860 bis 877, 922—924, 981
 — zweite 839, 841—844, 889—896, 898, 926 bis 939, 942, 959, 960, 975, 984, 985, 1001, 1002 bis 1004, 1009, 1016, 1018, 1083, 1085, 1094
 — — Prophase 889
 Reinhardt, H. 381
 Reiset, G. 381
 Reitzenstein, W. v. 231
 Reize 426
 — chemische 402
 — elektrische 402
 — Reaktion auf 134, 135
 — thermische 402
 Reizmittel, sexuelles 429
 Rektaldrüsen 266, 271, 272
 Rektalwandausstülpungen 272
 Remetabola 1163, 1166
 Renaut, J. 464
 Rengel, C. 314, 1184
 Remak 138
 Reservenahrung 417
 Reservenahrungsspeicher 407, 416
 Reservenahrungszellen 419
 Reservestoffe 416, 417
 Residualluft 372
 Resonatoren 67
 Resorption 259, 260, 262, 269, 274, 277
 Respiration 402
 Respirationsmechanismus 374
 Respirationsmuskeln 371
 Respirationsorgane 265, 272, 316—377, 393
 Respirationsorgan, embryonales 759
 Respirationsrhythmus 372
 Respirationszellen 369
 respiratorische Anpassungen 333—336
 — Hilfseinrichtungen 333, 334, 339
 — Schläuche 341
 respiratorisches Zentrum 373
 Restkörper 946, 947
 Retardierungserscheinungen 1174—1177, 1179
 Retina 184, 190, 198
 Retinaculum 755, 1267
 Retinazellen 180
 Retinia buoliana 564
 Retinula 193, 201, 209 bis 219
 Retinulateilung 211
 Retinulazellen 201, 209 bis 211
 Retractor mesothoracis 114
 — prothoracis 114
 Retzius, G. 464, 1102
 Reusenapparat 1301
 Reuß, T. 1363
 Reuter, E. 231
 — O. M. 1363
 Rey, Eug. 1363
 Rezeptorium 202
 rezipierender Augenteil 180, 191
 Rhabdome 180, 181, 198, 201, 209 219
 Rhabdomer 180, 181, 199, 201, 209—219
 Rhabdomteil 212
 Rhabdrium 273, 274
 Rhachis 851
 Rhagium 394
 Rhagovelia 1250
 Rhagonycha melanura 565
 Rhaphidia 189
 — notata 491, 492
 Rhingia 142
 Rhipiphoridae 1162
 Rhizotrogus 79, 107, 114, 115, 125
 — solstitialis 110, 677, 1075
 Rhodia fugax 64
 Rhodites 574, 581, 1063, 1064
 — ignota 1064, 1066
 — rosae 430, 1093, 1095, 1340, 1341, 1352
 Rhomaleum 913
 — micropterum 905, 908
 Rhopalocera 7, 147, 180, 296
 Rhopaloceren 149, 321, 538, 1313
 Rhopalosiphum 666, 668, 671, 690, 697, 818
 — nymphaeae 577, 578, 583, 586, 626, 627, 629, 668, 696—698
 Rhyacophila 335, 338, 359
 — obliterata 291
 — septentrionis 360
 — tristis 357
 Rhyacophiliden 359
 Rhyacophilidentypus 291
 Rhynchota 37, 38, 78, 79, 86, 144—146, 177, 188, 200, 207, 213, 262, 272, 287—289, 320, 333, 337 bis 339, 458, 462, 468, 469, 515—518, 536, 537, 629, 640, 659, 666, 669, 671, 690, 693, 757, 787, 1140, 1142, 1159, 1161, 1219
 — Nervensystem 128, 129
 — Sinnesorgane 146
 Rhynchophoren 1318, 1322
 Rhyngia rostrata 565
 Rhyphus 127, 1202
 Ribaga, C. 532, 1363
 Ribagas Organ 1304
 Richtungsauge 182, 183, 192
 Richtungskerne 603, 606, 607
 Richtungskörper 609, 999, 1082—1085, 1093, 1094
 — Bildung 999
 — Degeneration 1085
 Richtungskörperkern, erster 1083
 — zweiter 1083
 Richtungskopulationskern 1085, 1093
 Riechgruben 142, 152, 154
 — zusammengesetzte 142
 Riechkegel 142, 154
 Riechkolben 154
 Riechlappen 100, 101
 Riechlappenrinde 101
 Riechlappenstiel 101
 Riechorgane 151, 1204
 Riechstäbchen 142
 Riechtaster 143
 Riechzäpfchen 144, 146
 Riechzellen 142
 Riesenformen 1313—1316
 Riesenpraespermiden 906
 Riesenspermiden 906
 Riesenwuchs 1316, 1317
 Riley, C. V. 1310
 — W. A. 138, 464
 Rimsky-Korsakow, M. 1310
 Rindenbelag (Gehirn) 94
 Rindenfresser 252
 Rindenschicht 424
 Rindenwanzen 1321
 Ringelung, sekundäre 1196
 Ringfalte 622—624
 Ringfaltensklappe 262
 Ringfurche 366
 Ringkörper 97, 98

- Ringtetraden** 872, 878, 876,
 883, 884, 922
Ringwulst, analer 750
Rinnenblastoporus 717,
 724, 727
Ritter, R. 823, 1363
Robertson, W. R. B. 1101,
 1102, 1103
Robineau-Desvoidy, A. J.
 B. 231
Robinson, L. E. 1115
Röhler, E. 231, 232
Röhrenkiemen 335, 354,
 355, 356
Roepke, W. 522
Roesel v. Rosenhof, A. J.
 532, 1184
Roessig, G. H. 532
Rollengelenkhöcker 543
Rollet, A. 464
Rollrüssel 1223
Rolph, W. H. 532
Rosengallwespe 1340
Rossi 138
Rotator capitis superior
 110
Rotatoren 442, 448
rotes Organ 367, 368
Roubal, J. 1363
Roubaud, E. 381
Rousseau, E. 1184, 1310
Roussel, C. 522
Rouville, E. de 436
Roux, W. 1099
Rovelli, G. 314
Ruderbeine 1245, 1246
Ruderflieger 554
Rudermuskeln 449
Rudow, F. 1332
Rübsamen, E. H. 1363
Rückbildungen 1145, 1150,
 1151, 1164, 1177 — 1179
Rückenabschluß 739, 750
Rückenblutgefäßentwick-
lung 788—796
Rückendecke 444—447,
 449—452
Rückengefäß 383—390, 392
 bis 394, 396, 398, 411,
 412, 484, 1187
Rückengefäßganglion 84
Rückenhalbring 547
Rückenhaut 46
Rückenmuskeln 449
Rückenplatte 642
Rückenrohr 642
Rückenschiene 449, 450
Rückenschwimmer 37, 1245
Rückenskelett 542
Rückenteil 1298
Rüschkamp, F. 1310
Rüssel 296, 1223
Rüsselkäfer 13, 536, 1338
Rüsselkäfertypus 1318
Rufinismen 1356
Ruhe 232, 403
Ruhekern 583, 603, 611,
 834, 916, 921, 949, 968,
 978, 1006, 1016, 1083
Ruhmer, S. W. 1363
Ruland, F. 232
Rumpf 1194, 1229—1298
Rumpfhiedmaßen 1195
Rumpforgane 1229—1298
Rumpfsegmente 175, 1194,
 1208
Rungius, H. 314
Ruß, E. A. L. 314, 376,
 1184
Rute 1292
Ryder 823
Rynchites 669
Sabatier, A. 522
Saccharomyceten 295, 423,
 424
sacciform 1153
Sacculi laterales 31, 33, 34
Sadones, J. 314, 381, 532
 — **Harmonikatheorie** 318
Säurefuchsin 407
Saga 1271
 — **serrata** 1340
Sahlberg, J. 1363
Saint-Hilaires 1114
Saison-Dimorphismus
 1350, 1351
Sakae-Saguchi 1110
Salbe, H. 1312
Saldidae 19—21, 1245
Saling, T. 823, 1114
Saltatoria 73, 851, 858,
 864, 1028, 1029, 1033
salizylige Säure 37
Salze, harnsaure 295
 — **oxalsaure** 46
Salpetersäure 427
Samenausfluß 514
Samenbehälter 468
Samenbildung 829, 830
Samenblase 468, 482, 485,
 506, 517
Samenblasengang 514
Samenfäden 467, 909, 947
 — **Eindringen** 1080—1082
 — **Länge** 909, 947, 1005,
 1015
Samenleiter 467, 488, 490,
 491, 498, 502, 506
Samenpumpe 502, 514
Samenreservoir 513
Samenrinne 486
Samenröhrchen 513
Samentasche 468, 506
Samenzellen 474
Samia cecropia 976, 981
Sammelapparate 1338,
 1339, 1342
Sammelbeine 1247, 1248,
 1338, 1339, 1342
Sammelbienen 1339
Sammelchromosome 840,
 979, 986, 997, 998, 1091,
 1092
Samson, K. 314, 522
Sanchez, D. 464
Sandias, A. 1181, 1360
Saperda 126
Sarcolemma 455, 456
 — **äußeres** 394
 — **inneres** 394
Sarcolemmaschlauch 458
Sarcophaga 295, 473, 502,
 504, 964
 — **carnaria** 142, 565, 968
 — **sarraceniae** 972
Sarcophaginen 561
Sarcoplasma 456, 457, 461,
 462
Sarcopsylla penetrans 260,
 369
Sarcosomen 457
Sarcosomocyten 417, 457
sarcous élément 457
Saturnia 1271
 — **carpini** 258
 — **yamamay** 305
 — **pyri** 299, 497
 — **spini** 470, 471
Saturniiden 242, 244, 261,
 1313
Sauerstoff 373 - 377, 426,
 427, 432
Sauerstoffaufnahme 373
 bis 375
Sauerstoffspeicherung 375
Saugapparat 239
saugende Insekten 235, 238,
 239, 242, 249, 283, 295,
 296
Saugmagen 236, 242
Saugnapf 10, 11
Saugpumpe 288
Saugrohr 238, 1220
Saugrüssel 1204, 1227
Saugscheibe 12
Saugschnabel 1219, 1220
Saugzangen 1221
Saunders, F. 1363
Sayce, O. A. 314
Scaphidiiden 301
Scapanea 1269
Scapula 543—545, 547
 — **alae secundae** 543
Scapus, Innervierung 90
Scarabaeiden 293, 1011
Scarabaeus variolosus 216
Scatophaga stercoraria 142,
 954, 967, 968
Scatopse 355
 — **notata** 355
Scatopsinen 1273
Scaurus 303
Scenopiniden 217
Schaben 98, 259, 1173,
 1261, 1262, 1264, 1313,
 1325
Schädelkapsel 440

- Schaefer, E. A. 464
 Schäfer, K. 1114
 Schaeffer, C. 532
 Schalendrüsen 1298
 Schalentypus 106
 Schallreize 141
 Schaltadern 1260
 Schaltsektoren 1260
 Schaltstücke 498
 Scharniergelenke 543, 1248
 Scharrbeine 1247
 Schatz, C. 532
 Schaumdrüsen 43, 44, 532
 Schaumzikaden 43, 44, 1128, 1356
 Scheibenspirale, anisotrope 457, 462
 Scheiber, G. H. 532
 Scheidensubstanz 991
 Scheinpuppe 1167
 Scheintetraden 1019
 Scheitel 1228
 Scheitelauge 102, 103
 Scheitelnerv 90
 Scheitelocellen 180
 — Anzahl 180
 Schellenberg, A. 1103
 Schelver, F. J. 232
 Schenk, O. 232
 Schenkel 1240, 1242, 1244, 1246, 1247, 1250
 Schenkelring 1242
 Schenkelverdickung 1244
 Schenckling, S. 1363
 Schepotieff, A. 532
 Scherenapparat 1197
 Scherenbein 1247, 1248
 Schicht, dermogene 765 bis 768
 — neurogene 765—768
 schiefe Muskeln 430
 Schiemenz, P. 232, 315
 Schiene 1240, 1242, 1244 bis 1247, 1250
 Schienenendsporne 1243
 Schildkäfer 1321
 Schildläuse 1135, 1279, 1322, 1336
 Schildlausflügel 1265
 Schildwanzen 1322
 Schimkewitsch, W. 436, 532, 823
 Schimmer, F. 532
 Schindler, A. K. 1184
 — F. 315
 Schillerfarben 7, 14
 Schiner 532
 Schiöde 532, 1310
 Schistocera 913
 — aculeata 913
 — americana 913
 — peregrina 1147
 Schizocoel 384, 792
 Schizoneura 38
 Schizopoden 1017
 Schläfen 1228
 Schlammfliege 567, 568
 Schleifenbukett 1007, 1011, 1040, 1047, 1076, 1077
 Schleimzellen 275
 Schleip, W. 1099, 1112, 1363
 Schlingbewegung 438
 — Zentrum 115
 Schloßberger 315
 Schluckbewegung, Zentrum 115
 Schlundganglien 771—774
 — oberes 83, 89, 107, 127, 130, 134, 315
 — primäres 102
 — unteres 92, 107—110, 127—130, 135, 439
 Schlundgerüst 1224
 Schlundkonnektiv 101, 102
 Schlundkopf 240
 Schlundnervensystementwicklung 771—774
 Schlundring 77, 78, 92
 — Querkommissur 92
 Schlupfwespen 996, 1001, 1064, 1066, 1083, 1092
 Schmeckorgan, äußeres 143, 151
 — inneres 143, 146, 151
 Schmeißfliege 205, 567
 Schmetterlinge 10, 13, 14, 22, 26—37, 61, 74, 78, 79, 83, 86, 127, 128, 144, 158, 178, 180, 192—194, 207, 216, 236, 238, 239, 242—244, 249, 250, 252, 258, 261, 262, 271, 272, 277, 279, 291, 292, 296, 301, 305, 321, 330, 333, 360—362, 392, 401, 402, 407, 420, 430, 432, 453, 458, 462, 467—470, 472, 474—476, 479, 495 bis 500, 534, 536—540, 553, 554, 560, 563, 564, 577, 582, 588, 625, 644, 666, 668—671, 674, 675, 682, 690, 693, 695, 697, 699, 741, 757, 758, 775 bis 778, 786, 787, 828 bis 830, 840, 842, 846, 906, 941, 962, 976 bis 996, 1022, 1024—1027, 1039, 1043, 1047, 1053 bis 1061, 1083, 1085, 1086, 1088, 1109—1111, 1119, 1120, 1123, 1124, 1145, 1149, 1153, 1154, 1156, 1158, 1159, 1161, 1166, 1168, 1201, 1203, 1204, 1223, 1224, 1281, 1283, 1244, 1245, 1255, 1266, 1267, 1269, 1273, 1277, 1284, 1288, 1290, 1313, 1315, 1317, 1318, 1324, 1329, 1330, 1336, 1341, 1347, 1348, 1353, 1356
 Schmetterlingsflügel 1270
 Schmetterlingslarven 1124
 Schmetterlingspuppen 377, 1143
 Schmetterlingsraupen 1120
 Schmetterlingsrüssel 1223, 1225
 Schmetterlingsschuppen 5 bis 9
 Schmidt, E. O. 332, 381
 — F. 823
 — O. 1184
 — P. 436
 Schmidts Chitinformel 4
 Schmierdrüsen 468, 486
 Schnabel 1219, 1220
 Schnabelkerfe 1219, 1254, 1347
 Schnabelscheide 1220
 Schnarrschrecken 62
 Schneider, A. 315, 436, 522
 — K. 1110
 — K. C. 532
 Schneiders Rüssel 250, 267
 Schöbe, R. 532
 Schoenemund, E. 1115
 Schönfeld 315
 Schöpftrüssel 1223, 1225
 Schöttella sensibilibs 223
 Schöpfer, Ed. 1332
 Schrader, Fr. 1107, 1363
 Schraubenflieger 554
 Schreckmittel 429
 Schreckorgan 1284
 Schreckstellung 74
 Schrecktöne 74
 Schreitbeine 1238, 1241, 1242, 1244
 Schreitorgane 1238
 Schrillader 65—68
 Schrillkammtypus 63
 Schrillkanten 63, 65, 66
 Schrilleiste 65, 66, 68
 Schrilleisten, Anzahl 68
 Schrillplatte 65
 Schrillplattentypus 63
 Schrillwärtchen 1248
 Schröder, Chr. 1363
 — L. 522, 532
 Schulgin, M. 821
 Schultz, O. 522, 1363
 Schultze, H. 138
 — M. 232, 436
 Schulz, G. L. 1363
 Schulze, F. E. 532
 — P. 1363
 Schuppen 5—10
 — Anordnung 5
 Schuppenbalg 5
 Schuppenbildungszellen 3, 6
 Schuppen der Schmetterlinge 5—9
 — anderer Insekten 9—10

- Schuppenfarben 6, 7
 Schuppenkörper 6
 Schuppen, Lutitgehalt 8
 Schuppenskulpturen 5
 Schuppenstiel 5
 Schutzapparat 453
 Schwabe, J. 232
 Schwärmer 534, 554, 559, 566, 567
 Schwammspinner 1340
 Schwangart, F. 823
 Schwalbenschwanz 567
 Schwanz (Samenfäden) 909
 Schwanzblase 264, 265, 370, 387
 Schwanzborsten 345, 392, 393
 Schwanzborstengefäße 392, 393
 Schwanzfaden 905, 909, 943
 Schwanzfadenanlage 752
 Schwanzfalte 621—630
 Schwanzkiemen 348, 458
 Schwebfliegen 563
 Schwefelsäure 219—221
 Schwerkraft 534
 Schwellkörper 1292
 Schwerpunktsveränderung 561
 Schwerpunktsverlegung 566
 Schwielen 1243
 Schwimmbeine 447, 1245
 Schwimmbewegung 446
 Schwimmen 554
 Schwimmer (Chorion) 1053
 Schwimmkäfer 1245, 1301
 Schwimmkäfertypus 1265, 1266
 Schwingenflieger 554
 Schwinger 219—221
 Schwingkölbchen 562, 1265, 1266
 Schwirrflieger 504
 Sciera 964
 — pauciseta 964
 — prolifica 964
 — similans 964
 Sciarinen 1273
 Scirtettica 913
 scissure du corps pédonculé 105
 Scleroderma domestica 1325
 Sclerogibbiden 1273, 1327
 Scoliden 1328
 scolopales Element 177
 Scolopendra 619, 650 bis 652, 708, 711, 712, 718, 715—724, 742, 749, 756, 762, 1192
 Scolopendrella 334, 1241, 1315
 Scolopendriden 1160
 scolopofere Organe 174
 Scolopophoren 174
 Scolytiden 238, 244, 245, 247, 252, 467
 Scolytinen 253
 Scoria lineata 160
 Scorpio 762
 Scorpione 1193
 Scotoplanetes Arenstorffianus 1327
 Scott, G. 381
 — W. 522
 Scudderia 910
 Scudder, S. 1363
 Scutalhaken 549, 551
 Scutellarfortsatz 552
 Scutellera 1324
 Scutelleriden 19, 1322 bis 1325
 Scutellerinen 1233, 1322
 Scutellum 549, 551, 552, 1236
 Scutellumspitze 444
 scutiform 1153
 Scutum 444, 551, 552, 1235, 1236
 Seydmaeniden 301
 Sector radii 1257
 Sedgwick, A. 532, 823
 Sedlaczek, F. 314, 522
 Seigeleier 827
 Segelflug 554
 Segmentalorgane 1187, 1191, 1298—1304
 Segmente 385, 547, 553, 745—763, 1186—1197, 1205—1207, 1228 bis 1230, 1233—1238, 1250, 1251, 1274—1298
 Segmentgliederung 1234
 Segmentgrenzen 385, 1198, 1200
 Segmentierung 1186, 1192, 1193
 — äußere 743—763
 — definitive 742, 744, 762
 — Entwicklung 743, 753
 — Formeln 762
 — primäre 742, 759—763
 Segmentschema 1238
 Segmentvermittlung 1233
 Segmentzahl 1194—1196
 Segmentzunahme 1141, 1142
 Sehganglion 102
 Sehridae 19
 Sehlapfen 104
 Sehloch 190
 Sehnen 397, 440, 447, 459
 — elastische 397
 — epidermale 459
 Sehnenhaube 444
 Sehnenplatte 447
 Sehnerv 80, 1199
 Sehornage 142, 179—225
 Sehweite 204, 205
 Sehzellen 180—199, 201
 Seide 216, 299, 305, 307
 Seidendrüsen 296—300
 — Sekret 299
 Seidenfäden 296
 Seidenraupe 248
 Seidenreservoir 300
 Seifenwasser 375
 Seihapparat 330
 Seiler, J. 1110, 1363
 — W. 232
 Seillière, G. M. 315
 Seitendrüsen 484
 Seitenfurche 96
 Seitenlager 766
 Seitenlappen 99, 1232, 1276, 1282
 Seitennerven 395
 Seitenocellen 180
 Seitenostien 385
 Seitenplatten 585, 590, 596, 661—664
 Seitenstränge, neurale 764 bis 767
 Seitenstreifen 667
 Seitz, A. 532
 Sekretion 274—277, 281, 432
 — innere 432
 Sekretentleerung 276
 Sekretkugeln 274, 275, 277
 Sekretreservoir 32, 35, 44, 45
 Selachia 712
 Selenia biltonaria 1351
 — juliana 1351
 Selektionstheorie 1179, 1336
 Selvatico, D. S. 436
 Selys-Longchamps 823
 Semichon, L. 315, 436, 532, 1363
 Semipupa 1147, 1158
 Sempersche Kerne 200, 202, 210, 213
 — Zellen 200, 202, 210, 213
 Senna, A. 1103
 Sensilla ampullacea 156
 — basiconica 148, 155, 156
 — chaetica 148
 — coeloconica 146, 147, 156
 — placoidea 154—156
 — styloconica 147
 — trichoidea 147, 149, 155
 — varia 155
 Sepia 415
 Septum 395—398, 493, 496
 — dorsales 398
 — ventrales 398
 Sergi, G. 232
 Serica brunnea 125
 Sericaria mori 386, 401, 422
 Sericostoma personatum 34
 Sericostomatiden 357—359

- Sericterienzelle 326, 329
seröse Flüssigkeit 504
— Hülle 284
Serosa 620—659, 716,
726, 732—739, 748, 815,
818
Serosaplatte 735
Serosasack 815, 816
Serres, M. de 232, 436
Sesia 128
— scoliiformis 499
Sesien 113, 538
Seurat, L. 532
Severin, H. 530
Sexuales 470, 516
Sexualselektion 1334
Shaffer, E. L. 1107, 1114
Sharp, D. 381, 1184, 1310,
1332
Sheldon, S. 823
Shelley, S. R. 1109
Shiniyl, G. O. 1107
Sialiden 321, 538, 1146,
1250
Sialidenlarven 1121
Sialis 13, 146, 178, 189,
190, 348, 350, 468, 479,
1280, 1281, 1146
— fuliginosa 492, 1079
— lutaria 490, 491
Sicus 553
Sicyonia 1205
Siebold, C. v. 232, 381, 522,
523, 532
Sieboldsches Organ 169
siebzehnjährige Zikade 948,
951, 952, 954
Sigara 173
Signoret, G. 518
Silbersalze 413
Silfvenius, A. J. 1184
Silpha 125, 150, 1152, 1153,
1252
— obscura 511, 1070
Silphiden 213, 214, 253,
262, 272, 301, 510, 1011,
1175, 1277, 1321, 1327
Siltala, A. J. 1184
Silverlock, O. 232
Silvestri, F. 315, 532, 823,
1112, 1184, 1310, 1311,
1363
Simpson, C. B. 315
Simroth, H. 315
Simulia 615, 626
— pecuarum 355
Simulien 1143
Sumiliinenfühler 1202
Simulium 176, 177, 200,
217, 335, 350, 355
— damnosum 336, 350
Simuliumpuppe 354, 355
Sinclair 532
Sinia 64
Sinéty, R. de 532
Singzikaden 1137, 1140,
1264, 1266, 1274, 1304,
1335
Singzikaden, Larven 1247
Sinnesgruben 146
Sinnesgrubenboden 153
Sinneshaare 141, 143, 144,
146, 148, 221
Sinneskegel 144—147
Sinneskegelfeld 151
Sinneskuppeln 158—160
Sinnesnervenzellen 121,
122, 180
Sinnesorgane 140—225
— dickwandige 148
— dünnwandige 148
— sexuelle Unterschiede
148
Sinnesschläuche 166
Sinnesschuppen 158—160
Sinneswahrnehmung 141
Sinneszapfen 149
Sinneszellen 3, 141, 142,
148, 166, 180, 221, 223
Sinocalon restitum 1323
Sinus 384
— circumvasaler 401
— ventraler 399
Siphylurus lacustris 392
— typicus 1259
Sipho 350
Siphonaptera 126, 180, 196,
249, 296, 300, 369, 467,
479, 506, 1022, 1119,
1225
Siphunculata 1020, 1116,
1161, 1165, 1214, 1272,
1315
Sirex 158, 332
— gigas 142, 331
Siriciden 1316, 1322
Sirodot 315
Sisyra 307, 350, 1145, 1151,
1280, 1281
Sisyralarve 249
Sisyridae 1153
Sitodrepa panicea 1152
Sjöstedt, Y. 1363
Skelett 458
Skelettbildungen, innere
452
Skelettmuskulatur 457
Sklerite 1170, 1197, 1234,
1235, 1237, 1241, 1276
— rudimentäre 1233
— sekundäre 1235
Skotismus 1357
Skulptur 1198
Sladen, F. 1364
Slater, J. W. 232
Slowzoff, B. 436
Smaragdisthes 14
Smerinthus 496—498, 500
Smerinthusbastard 500
Smerinthus ocellatus 345,
497, 564
— populi 331, 497, 498
Sminthuriden 48, 222, 223,
416, 419, 480
Sminthurinen 1162
Sminthuroides 1300
Sminthurus 334, 419, 638,
755, 1300
— aquaticus 181, 321
— fuscus 321, 419
Smith, E. A. 1115
— J. B. 1311
Snethlage, E. 464
Snodgrass, R. E. 532, 1311
Snyder, T. E. 1364
Sohlen 1243
Soldaten 486, 1213, 1342,
1346
Solenius vagus 1065, 1067
Solenobia pineti 986, 987,
1086, 1091, 1094, 1341
— triquetrella 1086, 1094,
1341
Solenostethium 1324
Solowiew, P. 381
Soma 607
Somakerne 613, 614
somatische Zellen 476, 477
Sommer, A. 532
Sommereier 577, 582, 585,
626, 630, 697, 698
Sommerspermiogonese 1005
Sonderung, centrifugale
706—715, 725
— centripetale 706, 714
bis 725
— circumpolare 705, 706
— intravitelline 576, 578,
580, 581, 584, 586, 601,
705, 706
— somatoblastische 705,
706, 724
Sorg, F. 436
Soulie 232
Souslow 436
Soyer, C. 1099, 1105
Spaltfurche 105, 106
Spaltfuß 1197, 1239
Spaltungsstadium 860, 871
Spaniodera 1232
— ambulans 1260
spanische Fliege 406
Spanner 553
Spathogaster baccarum
1092, 1094, 1341
Spatzen 867
Speichel 237, 285, 294, 295
Speicheldrüsen 121, 236,
238, 240, 243, 257, 266,
284—296, 326, 412, 413,
417, 1187, 1298
— Anzahl 285
— Ausführgänge 285,
286, 291, 292, 294
— Entstehung 294
— Funktion 294—296
— Sekrete 257, 288, 290,
291—295

- Speichelgang 294
 Speichelpumpe 287, 288
 Speichelreservoir 286, 287,
 289, 291, 292
 Speichernieren 412, 420,
 421
 Sperma 467, 468, 488,
 499, 502, 505, 507, 515
 Spermadegeneration 1082
 Spermatheken 1081, 1289
 Spermatiden 474
 Spermatocyste 482
 Spermatocyten 482
 Spermatodesmen 909
 Spermatodosen 909
 Spermatogonien 473, 474,
 482
 Spermatophoren 499, 500,
 847, 909, 1015, 1294
 Spermatozoen 477, 485,
 493, 498, 499, 500, 831,
 900, 909
 — Länge 909
 Spermiden 829—831, 842
 bis 846, 848, 900, 901,
 904, 905, 930, 931, 999
 Spermidenkern 844
 Spermidenumwandlung
 904, 905, 907, 908
 Spermien 829, 831, 843 bis
 852, 900—909, 941 bis
 947, 975, 987, 990, 991,
 994, 995, 996, 1004,
 1005, 1014, 1015, 1017,
 1021
 — apyrene 976, 992—995,
 1018
 — chromatinlose 976, 992
 bis 996
 — eupyrene 987—992
 — Kopf 844, 945, 946, 1083
 — — Auflockerung 1083
 — Mittelstück 844
 — Schwanz 844, 847, 946
 — Spitzenstück 844, 846
 — typische 987—992
 Spermioocyten 829, 831, 835
 bis 838, 846, 848, 860
 bis 915, 917—947, 949
 bis 954, 956, 970, 979
 bis 984, 988, 992, 998,
 1000, 1007—1009, 1018
 — Wachstum 921
 Spermioctenogenese 831 bis
 845, 848—900, 916 bis
 941, 949—959, 963 bis
 975, 977—987, 996 bis
 1013, 1016
 Spermioctenogenese 829—1021
 — rhythmische 1016
 Spermioctenien 880—835,
 846, 848, 849, 852, 854,
 855, 858—860, 899, 916,
 917, 928, 931, 948, 949,
 953, 968—975, 977 bis
 979, 996—998, 1006
 Spermiocteniendegenera-
 tion 979
 Spermioctenien, Mitose 853
 bis 857, 928, 969—970,
 979, 991
 — primäre 848—858
 — sekundäre 848—860,
 949, 979
 Spermiohistogenese 831,
 844—847, 900—909,
 941—947, 959, 987 bis
 996, 1013—1016, 1017,
 1019
 Spermiozeugmen 847, 1015
 Spermioducte 467
 Speyer, A. 532
 — O. 532
 spezifische Wärme 403, 404
 Sphäre 833, 846, 902, 903,
 941, 944
 Sphaeriiden 1322
 sphärische Zellen 409
 Sphaeritiden 1322
 Sphaerocoris 1322, 1324
 Sphärocyten 274—277
 Sphärokristalle 419, 420,
 428
 Sphaerophoria scripta 969,
 970
 Sphaeropsocus 1262, 1325
 Spharagemon 913
 Spheccinen 1279
 Spheccodes 123
 Sphenothorax 1234
 Spheex maxillosus 1278
 — sabulosa 462
 Spingiden 27, 30, 149,
 201, 276, 299, 321, 376,
 403, 496, 538, 554,
 1313, 1316, 1329
 Spingidenraupen 373
 Spingonotus balteatus 15
 Spinkter 245, 246, 283
 Spinkterabschnitt 237,
 249—251, 261
 — hinterer 261
 — zweiter 262
 Sphinx elenor 475
 — ligustri 30, 216, 402,
 564, 992, 1146
 — pinastris 6, 564
 Sphongophorus 1232
 Spichardt 523
 Spichardtsche Zellen 474
 Spiegel 36
 Spinasternit 1237
 Spindeldrehung 926
 Spindelfasern 883, 900,
 925, 926, 930, 934
 Spindelfaseranheftung 834
 bis 836
 Spindelrestkörper 898, 902,
 996, 1071
 Spindelstrahlung 888
 Spinnbeine 1248
 Spinndrüsen 121, 236, 284,
 291, 292, 296—300, 306,
 307, 326, 327, 1248
 Spinndrüsensekret 296
 Spinndrüsen, tarsale 42, 48
 Spinnen 1197, 1288, 1327
 Spinnentiere 1241
 Spinner 553, 1204
 Spinnerweibchen (Sinnes-
 organe) 148
 Spinnsekret 43, 306
 Spirachtha 1331
 Spiraculum 171, 172, 317
 bis 322, 330—334, 350,
 355, 363, 366, 367
 — rudimentäres 360
 Spiralfaden 286, 318, 324
 Spiralfalte 318, 321, 324,
 326, 332, 354, 368, 372,
 373, 374, 426
 Spiralfaser 324
 spiralförmige Torsion 496
 Spirem 833, 917, 919, 978,
 1047
 Spirembildung 861, 879,
 880
 Spiremfäden, Orientierung
 862, 978
 Spirem, kompaktes 950
 — leptotänes 1031
 Spitzentstück 844, 846, 903,
 904, 905, 908, 944, 946,
 991
 Splanchnogenitalnerven
 134
 Splanchnopleura 282—284
 Spreitenteil 1261
 Springapparat 1284
 Springgabel 755, 1284
 Sproßpilze 295
 Sprung 462
 Sprungbeine 1244, 1245,
 1248
 Sprungvermögen 1244,
 1245
 Spuler, A. 60, 1311, 1364
 Squama 1269
 Squamula 1269
 Stabform 1319, 1320
 Stabheuschrecken 1261,
 1318, 1319
 Stacheln auf Flügeln 6
 Stachelscheide 1287
 Stadelmayer, L. 436
 Stadium diffuses 1008
 — ruhendes 1123
 Stäbchen 195, 196, 201
 Stäbchensaum 273—275,
 280, 302, 303
 Stäbchenschicht 14, 15
 Stäbchentetraden 872, 873,
 883, 884, 922
 Staedlers Chitinformel 4
 Stagomantis 593
 Staunton, H. T. 1180
 Stammutter 958
 Standfuß, M. 1332, 1364

- Stange, P.** 1184, 1311
Staphylinidae 213, 214, 301, 307, 510, 1005, 1006, 1011, 1016, 1175, 1263, 1315, 1327, 1330, 1348
Staphylinus 150
statischer Apparat 263, 264
statische Organe 142, 225
Statocyste 225
Statolith 225
Stauffacher, H. 232
Stauroderus mori 62
Stauronotus maroccanus 865, 886, 913
Stauropus fagi 292, 1250, 1284
Steapsin 258
steatolytisches Ferment 258
Stechborsten 1215, 1216, 1220, 1225
Stecher, O. 437
stechende Insekten 295
Stechmücken 62, 1048, 1226
Stechorgane 1225
Stechrüssel 1209
Stechwerkzeuge 1225
Stefanowska, M. 232
Stegana 1325
Steganocerus 1322
Stein, F. 523
Steiner, J. 138
Steiroxys 908
 — *trilineata* 865, 878, 880, 881, 887, 903, 905, 907, 910
Stelis 1339
Stellwaag 569
Stenmata 179—199
 — Funktion 180, 181
Steniolia longirostris 1296
Stenobothrus 401, 588, 669, 690, 693, 757, 759, 787, 793, 840, 856, 858, 866—873, 881, 909, 913
 — *apricarius* 829, 898
 — *bicolor* 913
 — *biguttulus* 862, 865, 879, 886, 903, 905, 913
 — *chorthippus* 913
 — *curtipennis* 865, 868, 870, 878, 879, 886, 887, 888, 911, 913
 — *miniatus* 62
 — *mori* 62
 — *lineatus* 412
 — *parallelus* 462, 865, 876, 913
 — *vagans* 913
 — *viridulus* 161, 913
Stenobothrustyp 853
Stenodietya lobata 1253
Stenopelmatischen 1271
Stenopelmatus 865, 887, 910
Stenopteryx 196
Stephanus 1250
Sternalapophyse 442, 443, 448
Sternalbuckel 548, 551, 552
Sternaldrüsen 52, 112
Sternalkante 551
Sternalteil 1238
Sternfeld, R. 1311
Sternanlagen 746—753
Sternite 452, 547, 549, 1228, 1229, 1233, 1234, 1236, 1237, 1276, 1277
Sternitinvolutions 748 bis 751, 753
Sternorhyncha 1227
Sternum 112, 444, 446, 449, 453, 1236
Stethophyma 65, 866
 — *fusca* 62
 — *grossum* 853, 859, 861 bis 863, 865, 871, 874, 875, 887, 889, 993
Steuerung 560—563
Stevens, N. M. 823, 1099, 1103, 1107, 1109, 1114, 1115, 1364
Stibiorezeptor 158
Stickstoff 428
Stictopleurus 1243
Stielabschnitt 165
Stielaugen 1200
Stiel, gemeinsamer 97, 98
 — *innerer* 97
 — *oberer* 97
 — *unterer* 97
 — *vorderer* 97
Stieve, H. 1099
Stiftchensäume 180, 190, 196, 201, 209
stiftförmige Körperchen 166, 173
Stiftkörper 176, 177
Stigma 317, 319—322, 330 bis 339, 348—377, 746, 776, 777, 1299, 1300 bis 1304
 — *falsches* 1302
Stigmenfalte, äußere 366
 — *innere* 366
Stigmengang 337, 339
Stigmenhörner 355
Stigmenlage 323
Stigmenlippe 330
Stigmenreduktion 1300, 1303
Stigmenröckchen 776
Stigmenröckplatte 1301
Stigmenröckverlängerung 369
Stigmentasche 320, 776
Stigmentüpfel 354—356
Stigmenverschluß 331 bis 333, 371
Stilette 1225
Stimmapparat (Totenkopf) 69, 70
Stimmband (Totenkopf) 70
Stinkblasen 17, 18
Stinkdrüsen 16—26, 1128
Stinkdrüsensekret 16—26
Stinkdrüsen, thorakale 21
 — *ventrale* 21
Stipes 440, 745, 1207, 1210, 1211, 1213, 1216
Stirn 1228, 1229
Stirnaugen 179—199, 210 bis 213, 1199, 1200, 1201
 — *Anzahl* 182, 184, 186, 188, 189, 196
 — *Funktion* 180, 181
Stirnauswüchse 1330
Stirndrüsen 52
Stirnfortsatz 1119
Stirnschildchen 1229
Stitz, H. 523, 1311
Stocking, R. 1114
Stokes, A. C. 1311
Stomodaealöffnung 744
Stomodaealplatte 687
Stomodaeum 235—251, 678—703, 723, 724, 735, 770, 771, 773, 786—788, 794, 795
 — *Epithel* 266—272
Storch, O. 1311
Strahlung 1083
Stratiomyidae 127, 132, 152, 217, 1302
Stratiomys 154, 394, 554, 1302
 — *chamaeleon* 352
 — *longicornis* 131
Strauß-Dürkheim 532
Streblide 1202, 1250, 1274
Strecker des dritten Beinpaars, erster 455
 — — — *zweiter* 455
 — — — *Kopfes* 454
 — — — *Trochanter* 455
 — *kurzer des zweiten Beinpaars* 454
 — *langer* — — — 454
Streckung 900, 906—910, 943, 945—947, 1318
Streifenregion 743, 744, 751, 753, 763
Strepsiptera 151, 169, 197, 259, 469, 511, 512, 536, 537, 539, 585, 636, 648, 1020, 1021, 1078, 1119, 1124, 1125, 1136, 1146, 1166, 1168, 1203, 1221, 1232, 1233, 1263, 1273, 1303, 1336
Strepsipterenlarve 1125
Strepsipterenmännchen 1263
Strepsipteron 1263
Strepsitänstadium 863, 951, 1025, 1032

- Strickland, E. H. 1364
Strickleiternervensystem 77
Stridulationsapparate 1304
Stridulationsbeine 1246, 1248, 1249
Stridulationsorgane 63 bis 69
Stridulationsteine 63—69, 72—74
— Formel 68
— Höhe 68, 69
Strindberg, H. 823, 1311
Strobell, E. C. 1104
Strohm, K. 232
Struck, R. 1184
Strychnin, salpetersaures 427
Stschelkanowcew, P. 1107
Stubenfliege 62, 567, 951, 1225, 1226
Studer, Th. 138
Stützapparat 453, 455, 511
Stützfaser 909
Stützmuskeln 448
Stützorgan 475
Stuhlmann, F. 533
Stummer-Traunfels, R. 1311
Sturmia pupiphaga 325
Sturtevant, A. H. 1108
Styli 751, 1240, 1280, 1284, 1287
Stylopidae 1162
Stylops 151
Stylopyga 13, 183
— orientalis 16, 17, 52, 121
Stylus 1241
subcordaler Leibeshöhlenraum 398
Subcordalsinus 398
Subcosta 549, 1256
Subcoxa 1209, 1213, 1216, 1241
Subcoxalsäckchen 357, 358
Subcuticula 2
subepidermale Fettkörperschicht 416
Subgenualnerv 170
Subgenualorgan 167
Subimago 1138, 1139, 1148, 1165
Subintestinalganglion 108
Subligamentum alae primae 543
Submentum 748, 1211, 1213, 1228
suboesophageale Gangliennasse 102
Suboesophagealkörper 256, 691, 779, 787, 788
Suboesophagealkommissur 770
Subscapularis alae primae 543, 546
— secundae 543
Substanz, chromophile 989, 990, 1020
— chromoprobe 989, 990, 1020
Suckow, F. W. L. 315, 381, 523
Suctoria 1022, 1086, 1119, 1158, 1159, 1166, 1225, 1274, 1287, 1288, 1324
Suffert, F. 1364
Sulc, R. 60
Sulc, K. 437
Sundwicks Chitinformel 4
Superlinguae 1207, 1213
Superlingualesegment 1207
Superpositionsbild 202 bis 204, 212
Supinator 544, 545, 547
Supination 544
supracordaler Pericardialraum 398
Supralamina alae primae 543, 544, 546
Supraoesophagealganglion 77
Supraoesophagealkommissur 770
Suprascapularis 544
suprastigmale Kiemenreihe 360
Suspensorium 398, 480, 486, 487
Sutura ciavi 1264
Sutton, W. S. 1099, 1103
Swammerdam, J. 533, 1184
Symbionten 295, 423, 424, 1026, 1085
symbiontisches Organ 1304
Symbiose 294, 295
Sympathicus 87, 88
Sympathicusganglion 87
Sympetrum 1017
— semicinctum 1018
Symphilen 1193, 1241
Symphyten 1221, 1272, 1284, 1288
Symphoromyia 1202
Synapsis 835, 836, 917, 920, 980
Syncerebrum 102
Synectium 406, 408, 410, 417, 418, 419, 431, 455, 1006
Synchronie 582, 583
Syndese 836, 920, 938
Synzese 836, 860, 920
Synopeas 580
— rhanis 579, 581
Syntomiden 1318, 1329
Syntomis phegea 401
Sypharoptera 1259, 1267
Syrbula 913
Syrbula acuticornis 855, 865, 868, 870, 873—875, 883, 886, 887, 914
— admirabilis 878, 914
Syrichthus alveus 28
— carthami 28
— malvae 28
Syromastes 19, 1016, 1036, 1096, 1263
Syrphidae 127, 142, 194, 1202, 1228, 1329, 1337
Syrphidenlarve 40
Syrphus 174, 175, 194, 554
— ribesii 565
— vitripennis 565
Syrpitta 142
Systole 386, 387, 390, 392, 393, 401, 402
Tabanidae 127, 132, 142, 152, 217, 1200, 1273, 1337
Tabanidenlarven 127
Tabanus 207, 554, 1202
— bovinus 567
— quatuornotatus 53
— tropicus 503
Tachinen 505, 562
Tachinenlarve 369
Tachiniden 142, 325
Tachycines asynamoros 910
Tachydromia 217
Taeniopteryx 348
— Braueri 1277
— nebulosa 349
Tagfalter 181, 203—205, 207, 554, 566
Tagfalterhabitus 1329
Tagfaltermännchen, Sinesorgane 148
Tagpfauenauge 74
Tagesmutterlinge 1250, 1254
Takahashi, R. 1184
Takakusu, S. 1111
Talaeporia tubulosa 842, 976, 979, 985, 1086, 1088, 1089
Talldrüsen 468
Tannreuther, G. W. 823, 1107
Tanypus 350, 615
Tanypuslarve 386, 396, 402
Tanytarsus 1353
Tapetum 180, 183, 184, 202, 206
— Funktion 206
Tapinoma 639
— erraticum 639
Targioni-Tozzetti, A. 60, 436, 533
Tarsalnerv 170
Tarsengelenke 1243
Tarsenglieder 1242
Tarsus 114
Taschenberg, E. 538
Taschenklappen 384
Taschenventil 388
Tastapparate 1291, 1292

- Tastbeine** 1249
Tastborsten 146, 150
Taster 149, 1211, 1218, 1216, 1220, 1223, 1225
Tasthaare 141, 158
Tastorgane 143, 151, 154, 158
Tastreize 141
Tastsinnesorgane 143, 149, 158
Taufliege 827, 961
Taumelkäfer 1200, 1245
Tausendfüßer 1197
Taylor, M. 1109, 1311
 — **Th.** 381
Teguticula Juccasella 1224
Tegula 549, 1255
Teichomyza fusca 353, 354
Teilung, amitotische 1028, 1033, 1042
Teilungsspalt 973
Teilungsspindeln 582, 587, 834
 — **Mechanik** 954, 955
Teles 539, 1141, 1164, 1166
 — **laeviusculus** 535
teleologische Erklärung 1168—1173, 1176, 1179
Teleopsis 1200, 1201
Teleostia 712
Telephoriden 301, 468, 510, 1070
Telephorus 125
 — **fuscus** 13
Teleutosyndese 836
telomitic 834
Telophase 834, 839, 851, 852, 859, 860, 944
Telopodit 1211, 1239, 1242
Telosynapsis 836, 864, 921
Telphusa 1205
Telson 1195, 1196, 1276
Temperatur 402—405
 — **hohe** 375, 427
 — **niedere** 375, 404, 427
Temperatursteigerung 428
Temperatursprung 404
Tempora 1228
Tenebrio 125, 150, 151, 574, 584, 588, 640, 642, 659, 669
Tenebrio molitor 266, 267, 303, 459, 474, 475, 691, 1006, 1008, 1009, 1011
 — **---** **Larve** 46, 47, 257
 — **bis** 259, 267, 284
Tenebrioniden 510, 1011, 1272, 1322
Tenodera superstitiosa 877, 897
Tensor alae primae 543, 544, 546, 547
 — **---** **secundae** 543, 544
Tensoren 545
Tentakelganglion 102
Tenthrediniden 74, 78, 105, 106, 123, 142, 154, 157, 180, 198, 236, 259, 407, 1083, 1093, 1145, 1154, 1202, 1316, 1341, 1353
Tenthredo 300
Tentorialeinstülpungen 775
Tentorium 438, 439, 453, 455, 772—776, 1229
Terebrantia 486, 1156, 1221, 1272, 1279, 1288, 1339
Tergitanlagen 746—753
Tergite 547, 1233, 1235, 1236, 1238, 1276, 1277
Tergitschema 1236
Tergitverwachsung 750
Tergitwülste 423
Tephritis arnicae 841, 961
 — **bis** 975
Teras terminalis 1352
Termes gilvus 1345
 — **speciosus** 1345
Terminalampullen 804 bis 812
Terminalanastomosis 93
Terminalfilum 1298
Terminalostien 385
Terminalplatten 119—121
Terminalscheiben 120
Terminalstrang 147, 148
Termitaphis 1330
 — **mexicana** 1322
Termitaphiden 1321
Termiten 236, 248, 249, 261, 286, 295, 301, 454, 471, 486, 538, 553, 575, 787, 1137, 1144, 1149, 1158, 1159, 1213, 1261, 1270, 1344—1346
Termitenflügel 1261, 1262
Termitengäste 1158
Termitenkönigin 1025, 1277, 1346
Termitensoldaten 52, 61
Termitomyia 1126
Termitophile 1330
Termitoxenia 470, 471, 1126, 1158, 1273, 1334, 1356
 — **Heimi** 1126, 1331
Termitoxeniiden 1126, 1149, 1161, 1162, 1163, 1167, 1179
Terre, L. 1184
Tertiär 1176
Tessaratominen 1337
Testes 467
Testiculi 467
Tetanocera 142
Tetracanthella 223
Tetraden 838, 839, 872, 873, 883—925, 938, 1059, 1064
Tetradenbildung 860, 871
 — **bis** 877, 922, 923
Tetradenformen 872—874
Tetraden, komplexe 876, 890
Tetradenstäbe 922
Tetraden, überzählige 890
 — **ungleiche** 876
Tetramorium 515, 639
 — **Larve** 300
Tetranephria 300
Tetrodontophora gigas 597
Tetrophthalmus 189, 248, 487, 488
Tettigidea lateralis 877
 — **parvipennis** 857, 865, 874, 886, 914
 — **parvipennis-pennata** 914
Tettigiden 855, 866
Tettiginae 858
Tettigonia 1329
 — **bimaculata** 1270
 — **orni** 288
 — **vespiformis** 1329
Tettigoniella 1344
Tettigoniidae 910
Tettix 145
 — **subulata** 1261, 1324
Thaumetopoea 36
 — **pinivora** 31
 — **pityocampa** 36
Thelia bimaculata 949
Thelyid 1087
Thelytokie 1341
Therapha hyoscyami 21
Thereva 472—474
Therevidae 127, 216
Theria muscaria 504
Thermophilie 1176
Thienemann, A. 381, 1184
Thomann, H. 60
Thomas, M. B. 60
Thompson, Cr. 1103, 1364
 — **M. T.** 315
 — **W.** 1182
Thomsen, M. 1107, 1364
Thomson, Carol 1364
Thorakalbeine 732, 747, 1155, 1241
Thorakalbeingriffel 1130
Thorakaldrüsen 289, 290
thorakale Skeletteile 448
 — **Speicheldrüsen** 287
Thorakalkiemien 342
Thorakalregion 743
Thorakalsegmente 744, 746, 750, 751, 753, 760, 761, 776, 781
Thorakalspiraculum 337, 338, 348
Thorax 452, 540, 547—549, 552, 1194—1196, 1228, 1229, 1233, 1278
Thoraxauswüchse 1330, 1337
Thoraxganglion 110, 113
Thoraxgliederung 547 bis 549

- Thoraxkomplex 1280
 Thoraxmedianschnitt 448
 Thoraxmetameren 1196
 Thoraxmuskulatur 448 bis 449
 Thoraxsegmente 1233, 1235 bis 1238, 1240, 1244, 1252
 Thoraxsegmentschema 1235
 Thrips vulgatissima 535
 Thrixionlarve 386
 Thulin, J. 464
 Thyanta calceata 842, 846
 Thynniden 1273, 1335, 1336
 Thysanopteren 300, 479, 486, 1131—1133, 1148, 1150, 1159, 1161—1163, 1166, 1216, 1217, 1227, 1267, 1272, 1287, 1304, 1315
 Thysanura 182, 208, 305, 414, 416, 452, 453, 481
 Thysanuren 638, 652, 659, 713, 718, 719, 722, 739, 742, 751, 803, 1016, 1017, 1075, 1141, 1151, 1159, 1160, 1161, 1167, 1192, 1205, 1209, 1233, 1280, 1286, 1296, 1298, 1300, 1315
 thysanuroide Mandibel 1209
 Tibia 114, 1242
 tibiale Duftorgane 28, 29
 — Tympanalorgane 166, 168
 Tibialnerv 169
 Tibicen haematodes 1294, 1299
 — septendecim 1136
 Tibiofemoralgelenk 401
 Tibiotarsalgelenk 401
 Tichomiroff, A. 523, 823, 1099
 Tichomirowa, O. 824
 Tiebe 232
 Tierläuse 1126, 1130
 Tierstock 1191
 tige 97, 98
 Tigerstedt, R. 487
 Tillyard, R. J. 1184, 1311, 1364
 Timarcha 24, 25, 302, 454
 — coriaria 511, 1071
 — pimeloides 25
 — tenebricosa 111
 Tinea pellionella 128
 Tineiden 242
 Tineinen 6
 Tineola 499
 — biselliella 259
 Tingitidae 19, 20, 1238, 1315, 1321, 1330, 1347
 Tinodes 336, 359
 Tiphiiden 1273
 Tipula 127, 220, 472—474, 556, 1265
 — oleracea 502
 — Puppe 355
 — vernalis 219
 Tipulidae 121, 152, 387, 565, 1225, 1273, 1319
 Titanus 1313
 Tochterplatten 1090
 Tochterplatte, chromosomale 611, 613
 Toedtmann, W. 1103, 1113, 1116
 Tömesvarysches Organ 103, 224
 Töne 61
 Törne, O. 60
 Tomiciden 247, 253
 Tomicus curvidens 253
 — typographus 510
 Tomocerus 223, 753, 755, 756
 — vulgaris 597, 601, 602
 Tonhöhe 61, 62
 — Schwingungszahl 62
 Tonne 1156
 Tonofibrillen 459
 topographischer Sinn 143
 Tortricidenraupe 174
 Tortrix 174
 Torwart 1344
 Torymus nigricornis 430
 Totengräber 64
 Totenkopf 69, 70, 74
 Totenuhren 61, 72
 Tower, W. L. 60, 1311
 Townsend, A. B. 437
 Toxine 412
 Toyama, K. 523, 824, 1111
 tracheale Hülle 472
 Trachealzellen 368
 Tracheaten 712, 713, 720, 742, 747, 778, 1298
 Tracheen 316—377, 421, 425—427, 432, 457, 458, 472, 475, 491, 512, 518, 1223, 1224, 1298—1304
 — Ableitung 333
 Tracheenblasen 321—324, 351, 352, 417, 421
 Tracheendrüsen 330
 Tracheeneinschnürungen 325
 Tracheenenendigungen 326 bis 330, 367, 368, 421, 426
 Tracheenenendzellen 327, 328, 425—428
 Tracheenerweiterung 321, 376
 Tracheenflüssigkeit 374
 Tracheenganglion 84
 Tracheengitter 330
 Tracheen, Histologie 324
 Tracheenintima 357
 Tracheenkapillaren 326 bis 329, 337, 426, 427
 Tracheenkapillarendnetz 326, 327
 Tracheenkiemen 335, 386, 340, 341, 346—365, 389, 1251
 — Anzahl 341, 348
 — Rudimentation 359
 Tracheenkörper 326
 Tracheenlängsstreckung 374
 Tracheenlungen 337
 Tracheennetz 503
 Tracheenstämme 320, 321, 366, 367, 369, 370, 373, 387, 425, 426, 430
 Tracheenstruktur 324
 Tracheensystem, Entwicklung 768, 776, 777
 — geschlossenes 357, 360 bis 362
 — Morphologie 319—334, 384
 — offenes 357, 360, 1171, 1187
 Tracheenventilation 371
 Tracheenverzweigung 320 bis 324, 342, 344, 347, 425
 Tracheenwandzellen 6, 398
 Tracheenzellenzylinder 425
 Trachten 1313—1322
 Trachusa 634, 647
 Trägårdh, J. 315, 533, 1184
 Trama troglodytes 423, 515
 Transversalkommissur des Schlundringes 102
 Transversalmuskulatur 449
 Treviranus, G. R. 232, 315, 381, 437
 Trialeurodes 961
 — vaporariorum 1093, 1341
 Trias 1176
 Trichacis 1141
 Tricephora 517
 Trichiosoma 26
 Trichoptera 34, 121, 178, 191, 192, 237, 246, 272, 290, 291, 296, 335, 357 bis 360, 458, 479, 493 bis 495, 536—538, 554, 756, 1079, 1119, 1123, 1143, 1153, 1158, 1166, 1168, 1201, 1203, 1209, 1223, 1224, 1244, 1245, 1250, 1261, 1266, 1267, 1273, 1288, 1298, 1300, 1324, 1329
 Trichius fasciatus 216
 Trichodectes 1078
 — subrostratus 389
 Trichogramma 1064
 Trichonympiden 1346
 Trichopteren, Hautsinnesorgane 146

- Trichopteren, Larven 44,
 192, 290, 291, 299, 330,
 357—360, 1121
 — Puppen 1246
 Trichopterenpuppen-
 atmung 359, 360
 Trichopteren, Schuppen 9,
 10
 Trichopterygiden 1313,
 1315
 Trichopterygier 1266, 1316
 Trichopteryx 468
 Trichothrips 1243
 Trichter 277, 278
 Trichteröffnung 367, 368
 Tricladen 333
 Tricorythus 130, 341, 342,
 344, 393
 Tridactyliden 1261, 1287
 Trigona 41
 Trigonalys Hahni 157
 Trigonaspis megaptera
 1352
 — rheum 1352
 Trilobiten 704, 1170, 1171,
 1192, 1194, 1195, 1197,
 1202, 1204, 1207, 1210,
 1212, 1230, 1234, 1235,
 1241, 1251, 1252, 1254,
 1298, 1315
 Trilobitengliedmaßen 1239
 Trilobiten, primitive 1192
 Trilobitentheorie 1251
 Trimen, R. 1364
 Trimerotropis fallax 857,
 914
 — rufipes 857, 865, 868,
 877, 914
 Trinoton conspurcatus
 1215
 Trinotum 189, 248
 Trirhabda canadense 1011
 — virgata 1009, 1011
 trisclopisches System 174
 Tritencephalum 90, 101 bis
 107, 767—770, 888
 Tritocerebrallobus 97, 101
 Tritocerebralkommissur
 102
 Tritocerebrum 90—93, 97,
 101—107, 130, 767 bis
 770
 Tritophragma 453, 454
 Triturationsapparat 249
 Triungulinen 1146
 Triungulinus 1124, 1125
 Trochanter 114, 455, 1240,
 1242, 1244
 Trochanterfortsatz 447, 448
 Trochantinus 1241
 Trochilium apiforme 1328,
 1329
 Trochophora 751, 1188,
 1190
 Troctes pulsatorius 61
 Troglophilus 910
 Troides 1340
 Trommelapparat 70, 71
 Trommelfell 161, 163, 164
 Trommelfelldeckel 167
 Trommelfellkörperchen 162
 — birnförmiges 164
 — rinnenförmiges 162
 — stiel förmiges 163
 — zapfenförmiges 163
 Trommelfelleiste 167
 Trommelfellrahmen 162
 Trommelfelltasche 161,
 167, 168
 Trommelhaut 71
 Trommel, membranöse 70
 bis 72
 Trommelorgane 70—72
 Trophamnion 483
 Trophamnios 582, 603 bis
 607, 818
 Trophochromatin 1073
 Trophocyten 814, 815
 Trophonuclei 1066
 Trophospongien 329
 Tropidolophus 914
 Troschel, H. 232
 Trouschot, L. 232
 Trox 64
 Trutzorgane 35
 Trypetinen 142
 Trypsin 429
 Tryxalis 914
 — nasuta 865, 887, 914
 Tschuproff, H. 824
 tubercule interne 97
 Tuberculus ocellaris 98, 99
 — opticus 96
 Tuberkelbazillen 410
 Tubuliferen 486
 tubulöse Anhangsdrüsen
 483, 486, 504
 — Hoden 509
 — Speicheldrüsen 291
 Tubus ventralis 754, 755
 Tullberg 533
 Tulloch, F. 533
 Tümpel, R. 533
 Tunica adventitia 915
 Tunicalamellen 475
 Tunica propria 284, 417,
 422, 472, 475, 476,
 488, 489, 506, 511, 915,
 1023, 1029, 1037, 1044,
 1070
 Turner, A. O. 1311
 Turbanaugen 210
 Tusche 409, 410, 413, 414,
 415
 Tyloides 157
 tympanales Endorgan 164
 bis 166, 168
 — Stigmenfeld 162
 Tympanalleiste, obere 162
 — untere 161
 — vordere 161
 Tympanalnerv 165, 169
 Tympanalorgane 143, 160
 bis 173, 1304
 — Funktion 170—173
 — hintere 162
 Tympanalregion 161, 164
 bis 167
 Typhlocyba 565
 Typhlocybinen 1315
 Tyrosinase 258
 Übergangszellen 328
 Übermetamorphose 1125
 Überwachungskeimstrei-
 fen 625, 626, 630
 Uexküll, J. v. 138
 Uljanin 824
 Ulmer, G. 533, 1185
 ultraviolette Strahlen 206
 Umgebungswärme 402, 403
 Umhüllungskörper 193, 194
 Umlagerung 900, 902 bis
 906, 943—945
 Umrollung (Keimstreifen)
 640, 651, 732—738, 742,
 775, 815
 Umweltfaktoren 1330, 1331
 Ungues 114
 uniscolopisches Organ 174
 Unterkiefer 1210, 1213
 Unterkieferdrüsen 290
 Unterkühlungstemperatur
 404
 Unterlippe 109, 294, 412,
 441, 442, 1211—1214,
 1216, 1226, 1228
 Unterlippendrüsen 285
 Unterlippenmuskulatur
 441, 442
 Unterrandader 1256
 Unterschlundganglion 108,
 109, 129, 767
 Urania rhipheus 8
 Uraniden 406
 Uraniden 1329
 Urate 305, 421, 431
 Uratkonglomerate 424
 Urech, F. 60, 1185
 Urgeschlechtszellen 609,
 613, 831, 1039, 1040,
 1077
 Urheuschrecke 1260, 1315
 Urhöhlenschläuche 785
 Urinsekten 1171, 1234,
 1237, 1251—1254, 1315
 Urkeimzellen 472, 474,
 476
 Urmesodermzellen 709,
 714, 725
 Uroceriden 105, 106
 Urperlarven 1167
 Ursamenzellen 474
 Ursegmente 779
 Urspermiozonium 829, 830,
 848, 963
 Urticaria endemica 36
 Uterus 371, 458, 469, 470,

- 484, 488, 498, 502—506,
515, 1080, 1081
Uterusendabschnitt 503,
504
Uteruserweiterung 504, 505
Uterus, paariger 478
Uterusprotraktoren 505
Uterusretraktoren 505
Uterustasche 504
Uteruszotten 504
Uyttenboogaart, D. L. 1364
Uzel, H. 533, 824, 1311
- Vagina 468, 479, 480, 481,
483, 485, 486, 488, 489,
499, 502, 505, 506, 515,
518, 1290
Vaginaanhangsorgan 480,
481
Vagina, Innervierung 134
Valette St. George, A. la
111
Vallisneri 1185
van Bemmelen, J. F. 1185
van der Kolk 532
van der Weele 1311
Vanessa 9, 149, 299, 497,
992
— antiopa 615
— atalanta 404
— cardui 6, 404
— io 8, 146, 829
— levana 1351
— polychloros 829
— prorsa 1351
Vanessaraupen 259
Vanessa urticae 6, 8, 472
Vaney, M. C. 315, 378, 437,
1111, 1185
Variabilität 1356
Variationen 1356
Vasa deferentia 467, 470,
473, 481, 482, 484—486,
488—498, 500, 502, 505
bis 510, 512, 513, 516
bis 518, 804—812, 830,
847, 1292
— — rudimentäre 810
— efferentia 467, 493, 494,
507, 510, 517
— Malpighii 46, 47, 255,
261, 300—307, 420, 422,
430
— — Anzahl 300, 301
— — Ausführung 301
— — degenerierte 422
— — Eigenbewegung 302
— — Einmündung 261,
301
— — Funktion 305, 306
— — Histologie 301—305
— — Reaktion 303
— — Tracheenendigung
329
Vasoblasten 795
Vasoblastenlamelle 794
- Vaugel, E. 315
Vayssière, A. 533, 1185
vegetative Organe 422
Vejdowsky 824
Velia 301
Veliiden 1250, 1274, 1347
Vena axillaris 1258
— cardinalis 1258
— arcuata 1258
— stridens 63—68
Venen 384
Veneziani, A. 315
Ventilklappe (Honigröh-
ren) 40
Ventralauge 217
ventrale Metathoraxmus-
keln 451
ventraler Tracheenstamm
320
Ventralkonnective 111
Ventralkrümmung 732 bis
742
Ventrallängsmuskulatur-
anlage 783
Ventrallobus 110—112
Ventralsäckchen 759
Ventraltubus 1284
Ventralzone 590, 591
ventricule chylique 253
Veratti, E. 464
Verdauung 276
— intracelluläre 410
Verdauungsdrüsen 280
Verdickungsleisten 71
Verhein, A. 1109
Verhoeff, K. W. 138, 464,
533, 1185, 1311, 1312
Verkürzung 1321
Verlängerung 1321
Verloren 437
Vermehrungsperiode 852
Vermehrungsteilung 831,
852, 917, 997, 1030,
1071, 1077
Vermipsylla 1226
Verschlußapparat 331 bis
333, 364, 368
Verschlußband 331, 332
Verschlußbügel 331, 332
Verschlußhebel 331, 332
Verschlußkegel 331, 332
Verschlußmuskel 331, 332
Version, A. 60, 315, 381,
437, 464, 533, 1111,
1185
Versonsche Drüsen 46, 48
— Zelle 474, 496, 1016
Vertex 743, 1223
Vertikalmuskel 548, 551,
552
Verwandlung, indirekte
1161
— vollkommene 1124 bis
1126
Vesely, J. 1103
Vesicantien 406
- Vesicula seminalis 467, 481,
484, 485, 488, 490, 491,
498, 497, 498, 502, 507
bis 510, 512, 517, 518
Vespa 99, 120, 123, 243,
259, 271, 277, 481, 585,
635, 646, 647, 690, 701
bis 703, 999, 1001, 1328
— crabro 93, 103, 155,
156, 198, 249, 271, 455,
564, 1000, 1003, 1328
— germanica 514, 567,
1000
— maculata 1000
— media 513
— vulgaris 106, 157, 513,
514, 564, 634, 1063
Vespiden 78, 103, 105, 123,
142, 154, 155, 156, 236,
249, 300, 1342
Vespoïdie 1328, 1329
Vestibulum 492, 493, 495,
500
V-Formen, Chromosomen
965, 1007
— Tetraden 922
Viallanes, H. 138, 139, 232,
500, 824, 1185
Viererguppen, Tetraden
838, 871
Viererkugeln, Tetraden 925
Vigier, P. 232
Villard, J. 60, 315
Visart 315
Visceralhöhle 400
Visceraler Tracheenstamm
320
Vitalismus 1179
Vitellophagen 707
vivipar 469, 482, 489, 511,
515, 516, 1126
Viviparität 469, 504
— Anpassungen an 818
Vlakowich, G. P. 60
Voeltzkow, A. 824
Vogel, R. 233
Vogelparasiten 196
Vogler 381
Vogt, C. 533
Voinov, D. N. 315, 1103,
1111, 1114
Volucella 153, 472, 473,
565
— bombylans 153
— inanis 1328
— zonaria 132, 133
vom Rath, O. 231
Vorderbeine 446, 1231,
1232, 1241, 1246, 1247,
1248, 1249, 1250
Vorderdarm 235—251, 438,
769, 772, 815, 1187
Vorderdarmentwicklung
677—689
Vorderdarmepithel 265 bis
272

- Vorderdarm, Funktion 237
 Vorderdarmmuskulatur 283
 vorderer Stigmenapparat 367
 Vorderflügel 3, 444, 534 bis 540, 543—553, 1233, 1254, 1261, 1264, 1267, 1269
 — Bewegung 444
 — Länge 564, 565
 — Nerv 111, 112
 Vorderhorn 97
 Vorderkiefer 1209, 1213
 Vorderrandader 1256
 Vorkerne 1086
 Vorkern, männlicher 1082, 1083, 1085, 1088
 — weiblicher 1082, 1083, 1085, 1088
 Vorkernverschmelzung 1065
 Vorkiefersegmente 747
 Vorpuppe 1147
 Vorverdauung 240, 257, 258
 Voß, Fr. 465, 569, 1312
 Vosseler, J. 60, 465, 523, 1185, 1364
 Voynow, D. 523
 Vulva 468, 486, 488
- Waase, K. O. 569
 Wachs 37—42
 Wachsdrüsen 37—42, 1127, 1128
 Wachsfäden 39
 Wachshaare 38, 39
 Wachsmotte 988
 Wachsmuth, R. 569
 Wachsplatten 40, 41
 Wachsporen 39
 Wachsproduktion 37—42
 Wachspiegel 40, 41
 Wachstumsperiode 860, 970—973, 980, 981, 1025, 1031, 1032, 1040, 1046—1048, 1055 bis 1060, 1073, 1076
 — erste 1025, 1031, 1040, 1046—1048, 1055 bis 1057, 1064
 — zweite 1026, 1032, 1041, 1048, 1057—1060, 1076
 Wachstumsstadium 852, 898
 Wärme 402—405
 Wärmetod 428
 Waffen 1198
 Wagener, S. R. 464
 Wagner, N. 1364
 — R. 233, 437
 — W. A. 437, 464
 Wahl, B. 381, 533, 1185, 1312
 Walcott, C. D. 1312
- Waldeyer, W. 1099
 Walker 64
 Walker, B. 60
 — E. M. 1312
 — G. 138
 Walsh, B. 1364
 Walter, K. 1312
 Walton, L. B. 1312
 Wanderheuschrecke 321, 567
 Wandmuskulzellen 393, 394
 Wandolleck, B. 1312
 Wandzellen 476
 Wange 755, 1228
 Wanzen 188, 330, 915 bis 947, 1144, 1159, 1162, 1173, 1244, 1245, 1247, 1262, 1264, 1274, 1315, 1321, 1336, 1337, 1338
 Wanzen spritze 288
 Warnmittel 429
 Warzensack 35
 Warzenwall 35
 Wassmann, E. 233, 523, 533, 1185, 1364
 Wasseratmer 375
 Wasserinjektion 428
 Wasserinsekten, Geschlechtsorgane 143, 318, 319, 334—365, 403
 — Luftatmer 334—348, 375
 — Wasseratmer 335, 340 bis 365, 375
 Wasserkäfer 285, 337, 339, 340, 1204, 1245, 1301, 1331
 Wasserkäferlarven 1283
 Wasserläufer 1245
 Wassermotte 1300
 Wasserstoff 428
 Wasserwanzen 38, 146, 337, 1129, 1204, 1221, 1245, 1248, 1274, 1301, 1302, 1315, 1321, 1325, 1331
 Wassilieff, A. 1115
 Watase, S. 233
 Waterhouse, Ch. O. 1312
 Watson, J. 60
 Weber, H. 1312
 — L. 1312
 Wedekind, W. 1364
 Wedl, C. 437
 Wehrdrüsen 21, 35—37
 Wehrdrüsensekret 36, 37
 Weibchen 1334—1353
 Weibcheneier 1077
 weiblicher Geschlechtsapparat 480—483, 485, 489, 495, 498, 499, 501, 503, 514, 516, 517
 Weibliche Geschlechtsorgane 480—483, 485, 489, 495, 498, 499, 501, 503, 505, 514, 516, 517
- Weinland, E. 233, 569, 1185, 1312
 Weismann, A. 60, 233, 533, 824, 1099, 1185, 1364
 Weißäugigkeit 935
 Weißenberg, R. 437, 533, 1185
 Weißling 567
 Weißlauer, F. 437
 Wenke, K. 523, 1364
 Wenrich, F. H. 1103
 Werner, F. 315
 Wertheimer, L. 315
 Wesché, U. 233, 523, 1312
 Wesenberg-Lund, C. 332
 Wespen 94, 96, 98, 106, 150, 157, 181, 206, 471, 554, 555, 566, 996, 997, 1001, 1061, 1063, 1064, 1068, 1092, 1200, 1222, 1273, 1280, 1287, 1328, 1341, 1343, 1353
 Wespenlarve 259, 260
 Wespentaille 1279
 Wespe, vergoldete 555
 Wester, D. H. 533
 Westwood, J. O. 1185
 Wheeler, W. M. 315, 437, 824, 1185, 1364
 Whiling, P. W. 1109
 Widerhaken 1014
 Wielowiejski, H. v. 437, 523, 1105, 1114
 Wiemann, H. L. 1113, 1114
 Wilcox, E. 1103
 Wilde, K. 315
 Wilke, G. 1105
 Wilkinson, J. 315
 Will, Fr. 60, 139
 — L. 824
 Willem, V. 233, 533, 1114, 1312
 Willensäußerung, Zentrum 135
 Willey, A. 824
 Williams, Th. 382
 Wilson, E. B. 1099, 1105, 1106, 1111
 Wimpern 273
 Winter, L. de 1114
 Wintereier 958, 1081
 Winterschlaf 375
 Winterspermienogenese 1005
 Winterstein, H. 533
 Wistinghausen, G. v. 382
 Witlaczil, E. 533, 824, 1312
 Wolf, O. J. B. 233
 Wolff, Cl. 1114
 Wolter, M. 1312
 Woltereck, R. 1312
 Wonfor 60
 Woodworth, C. W. 382, 464, 824, 1312
 Woolsey, C. 1103
 Wüstenfarben 1332

- Wurzelstift 550, 551, 552
 Wurzelstiftfortsatz 551

 Xambeu, P. 238, 1185
 Xanthia 27
 Xanthogramma citro-
 fasciata 1052
 Xanthophyll 14, 259, 406
 Xanthophyllresorption 259
 X-Chromosome 884, 842
 bis 844, 927, 989, 950,
 958, 956, 957, 968, 975,
 1007, 1011, 1018, 1018,
 1041, 1088, 1096
 — unpaar 1096
 X-Element 842—844
 Xenos 1020
 — Bohlsi 636
 — peckii 1078
 — rossii 196
 X-Komplex 1018
 Xiphidium 588, 652, 657,
 659, 765, 767, 787, 809,
 878, 880
 — fasciatum 910
 XO-Typus 964
 XY-Chromosome 927, 931
 bis 936, 939, 964, 968,
 1011, 1020, 1021
 Xyeleninflügel 1268
 Xyleborus amphicranoides
 1323
 Xylocopa violacea 564,
 1000
 Xylophagidae 127
 Xylotrupes gideon 1208

 Yatsu, N. 1111
 Y-Chromosome 842—844,
 935, 953
 Y-Element 842—844
 Yersin 189
 Y-Figuren 951
 Young, B. J. 1312
 Ypthima 1351

 Zaitha fluminea 787
 Zander, E. 60, 523, 1185,
 1312, 1364
 Zapfenabschnitt 165
 Zaprochilus 1227
 Zawarzin, A. 487
 Zavřel, J. 233, 1185, 1364
 Zähne 239
 Zeleny, C. 1099, 1100
 Zelldeneration 406, 407,
 411
 Zelleinwanderung, diffuse
 720—726

 Zellenanhäufungen 670, 671
 — amnionale 816
 — seröse 816
 Zellenatmung 373
 Zellauswanderung 586
 Zellen, generative 1026
 Zellenkomplexe, neurogene
 768
 Zellenlager 766
 Zellenwucherung 667—669
 Zellgrenzen 417, 418
 Zellkappe 1087
 Zellprotoplast 477
 Zellplatte 825, 900
 Zellring, exkretorischer 300
 Zellrosetten 1063
 Zentralkörper 96, 99, 104,
 905, 906, 939, 988
 Zentralkorn 905, 906, 908
 Zentralnervensystem, Bau
 77
 — Funktion 132
 Zentren, chromatische 949
 Zentrum, postantennales
 91
 Zerkleinerungsapparat 269
 Zerstäubungsphase 970
 Zerstreungskreise 218
 Zick, K. 1111
 Ziegler, H. E. 1100
 Zikaden 948, 959, 1144,
 1160—1162, 1174
 Zikade, siebzehnjährige
 948, 951, 952, 954, 1026,
 1040, 1171
 Zimmer, C. 233
 Zimmermann, O. 437
 Zinken 453—455
 Zirkulationsapparat 318,
 383—411
 Zirkulationsorgane 383 bis
 411
 Zirpen 171
 Zograf, N. 824
 Zoonerythrosin 409
 Zopf, W. 60, 437
 Zorapteren 1150, 1164,
 1165, 1244, 1272, 1280
 Zschokke 569
 Zugfasern 873
 Zuckerröhrchen 40
 Zunge 1207, 1211—1218,
 1228
 Zungengelenk 441
 Zurückzieher der Kehl-
 schiene 454
 — des Flügels 454
 — — Proterophragmas
 454

 Zurückzieher, oberer des
 Hinterleibes 455
 — — — Prothorax 454
 — unterer — — 454
 Zweiästigkeit 1204, 1209,
 1210, 1211
 Zweiflügler 10, 13, 78, 126,
 127, 143, 144, 179, 180,
 194—196, 200, 201, 207,
 216—221, 242—244,
 262, 271, 277, 283, 291,
 296, 300, 301, 326, 350
 bis 357, 372, 396, 420,
 430, 452, 453, 458, 468,
 469, 472—474, 479, 500
 bis 506, 536—540, 554,
 565, 577, 626, 669, 671,
 690, 693, 786, 828—830,
 833—835, 840—843,
 961—976, 1022, 1027,
 1039, 1044—1053, 1119,
 1120, 1123, 1126, 1134,
 1142, 1149, 1156, 1158,
 1159, 1161, 1166, 1167,
 1200, 1201—1204, 1209,
 1224, 1225, 1227, 1228,
 1230, 1231, 1233, 1234,
 1230, 1231, 1233, 1234,
 1244, 1245, 1249, 1254,
 1266, 1267, 1269, 1271,
 1273, 1274, 1277, 1278,
 1286, 1288, 1290, 1298,
 1302, 1315, 1319, 1321,
 1324, 1325, 1327, 1328,
 1329, 1330, 1334, 1336,
 1337, 1356
 Zweiger, H. 523, 1115
 Zweiggallen 1352
 Zwergformen 1313—1316
 Zwergwuchs 1316, 1317
 Zwischengeäder 1260
 Zwischenkörper 484, 998
 Zwischenorgan 167
 Zwischenscheiben 120
 Zwitter 470, 471, 1352, 1356
 — echte 1334, 1356
 — normale 470, 471
 Zygaena 128
 Zygaeniden 149, 192, 193,
 242, 244, 321, 1330
 Zygopteren 1150, 1268,
 1269, 1296
 Zygotänfäden 951
 Zygotänstadium 835, 863,
 951
 zyklotrop 1156
 Zylinderezellen 274
 zylindrische Gestalt 1322,
 1323

Berichtigung.

Band III, S. 784, Fig. 676 lies ♀ (statt ♂).

Band I, S. 1249, Fig. 94 lies ♀ (statt ♂); zu streichen: (Kopulationsbein).

Die Tierwelt Deutschlands

und der angrenzenden Meeresteile
nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise

Herausgegeben von

Prof. Dr. Friedrich Dahl

Fast gleichzeitig macht sich in der Gegenwart in den zoologisch tätigen Ländern das Bedürfnis nach Bestimmungswerken geltend, die den Gesamtartenbestand der betreffenden Gebiete erfassen. Diesem Bedürfnis, dem im Ausland seit einigen Jahren z. B. „*Danmarks Fauna*“, die „*Faune de France*“, die „*Fauna rossica*“ entsprechen, für Deutschland nachzukommen, ist dieses unter Mitwirkung einer großen Zahl von Fachgelehrten zustande kommende Werk bestimmt.

Mit ihm soll im übrigen nicht nur ein alle Tiergruppen Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile bis auf die Arten behandelndes reines *Bestimmungswerk* geschaffen werden, vielmehr werden jeweils auch *Lebensweise*, *Vorkommen* und *Verbreitung* erörtert. Soweit möglich, finden auch die Jugendstadien, Larven usw. Berücksichtigung.

Dem *Spezialisten* wie dem *Allgemeinzoologen*, besonders auch dem *Leiter zoologischer Bestimmungshütungen* und den *Studierenden* zu dienen bestimmt, wird das Werk auch außerhalb des Kreises der Zoologie für viele *Naturfreunde*, die Pflanzenpathologen, die Parasitenforscher eine lange empfundene Lücke ausfüllen.

Gruppen-Einteilung des Werkes:

<i>Protozoa</i>	<i>Plecoptera</i> / <i>Ephemeroidea</i>	<i>Coleoptera</i> (Teil 7)
<i>Porifera</i> / <i>Coelenterata</i>	<i>Odonata</i>	<i>Hymenoptera</i>
<i>Echinodermata</i>	<i>Neuroptera</i> / <i>Panorpata</i>	<i>Rhynchota</i>
(Teil 4)	<i>Strepsiptera</i>	<i>Myriopoda</i>
<i>Vermes</i>	<i>Trichoptera</i>	<i>Arachnoidea</i>
<i>Crustacea</i> (Teil 9, 10)	<i>Lepidoptera</i>	(Teil 3, 5, 8, 12)
<i>Apterygota</i> / <i>Protura</i>	(Teil 2, 14)	<i>Molluscoidea</i> / <i>Tunicata</i>
<i>Orthoptera</i>	<i>Aphaniptera</i> / <i>Anoplura</i>	<i>Mollusca</i> / <i>Vertebrata</i>
<i>Thysanoptera</i> / <i>Corrodentia</i>	<i>Diptera</i> (Teil 6, 11, 13)	(Teil 1)

Bis Juli 1928 sind erschienen:

Teil 1:

Säugetiere / Vögel / Kriechtiere / Lurche / Fische / Weichtiere. Nebst Bestimmungsschlüssel für die Klassen und Ordnungen der Tiere und für Vogelnester. Von Prof. Dr. Friedrich Dahl. Mit 406 Abbildungen im Text. XXXIII, 207 S. gr. 8° 1925 Rmk 10.—, geb. 11.50

Teil 2:

Schmetterlinge oder Lepidoptera. I: Tagfalter (Rhopalocera). Von Prof. Dr. Friedrich Dahl. Mit 43 Abbildungen im Text. V, 53 S. gr. 8° 1925 Rmk 8.—

Teil 3:

Spinnentiere oder Arachnoidea. I: Springspinnen (Salticidae). Von Prof. Dr. Friedrich Dahl. Mit 159 Abbildungen im Text. V, 55 S. gr. 8° 1926 Rmk 5.—

Die Tierwelt Deutschlands

Herausgegeben von Friedrich Dahl

Teil 4:

Porifera / Coelenterata / Echinodermata. Von Dr. Walther Arndt (Berlin), Prof. Dr. Hjalmar Broch (Oslo), Dr. Ingrid Lieberkind (Kopenhagen), Prof. Dr. Thilo Krumbach (Berlin), Prof. Dr. Ferdinand Pax (Breslau). — Mit 392 Abbild. im Text. 332 S. gr. 8° 1928 Rmk 20.—

Teil 5:

Spinnentiere oder Arachnoidea. II: Lycosidae s. lat. (Wolfspinnen im weiteren Sinne.) Von Prof. Dr. Friedrich Dahl und Maria Dahl. Mit 192 nach der Natur gezeichneten Abbildungen im Text. V, 80 S. gr. 8° 1927 Rmk 4.50

Teil 6:

Zweiflügler oder Diptera. I (80. Familie): Agromyidae. Von Dr. Martin Hering, Berlin. Mit 121 Abbildungen im Text. V, 172 S. gr. 8° 1927 Rmk 9.—

Teil 7:

Käfer oder Coleoptera. I: Laufkäfer (Carabidae). Von Dr. Tenge Mrozek-Dahl, Kiel. Mit 264 Abbildungen im Text. VI, 210 S. gr. 8° 1928 Rmk 12. —

Teil 8:

Spinnentiere oder Arachnoidea. III: Weberknechte, Kanker (Opiliones). Von Dr. Alfred Kästner, Leipzig. Mit 101 Abbildungen im Text. / **Afterskorpione (Pseudoscorpionida).** Von Dr. E. Schenkel, Basel. Mit 33 Abbildungen im Text. / **Asselspinnen, Meerspinnen (Pantopoda).** Von Privatdoz. Dr. J. C. C. Loman, Amsterdam. Mit 11 Abbildungen im Text. / **Zungenwürmer (Pentastomida, Linguatulida).** Von Dr. Curt Sprehn, Leipzig. Mit 8 Abbildungen im Text. — 94 S. gr. 8° 1928 Rmk 6.—

Im Druck befinden sich:

Teil 9:

Krebstiere oder Crustacea. I: Ruderfüßer (Copepoda). Von Privatdoz. Dr. Otto Pesta, Kustos am naturhistor. Museum in Wien. 1. **Calanoida.** Mit 54 Abbildungen im Text. 2. **Cyclopoida.** Mit 61 Abbildungen im Text. — 136 S. gr. 8° 1928

Teil 10:

Krebstiere oder Crustacea. II: Zehnfüßer (Decapoda). Von Prof. Dr. Adolf Schellenberg, Berlin. Mit 110 Abbildungen im Text. IV, 146 S. gr. 8° 1928

Teil 11:

Zweiflügler oder Diptera. II: Allgemeiner Teil. Von Dr. F. Hendel, Wien. Mit 224 Abbildungen im Text.

Teil 12:

Spinnentiere oder Arachnoidea. IV: Bärtierchen (Tardigrada). Von Privatdoz. Dr. E. Marcus, Berlin. Mit 265 Abbildungen im Text.

Teil 13:

Zweiflügler oder Diptera. III: Muscidae. Von O. Karl, Stolp in Pommern. Mit 120 Abbildungen im Text.

Teil 14:

Schmetterlinge oder Lepidoptera. II: Nachtfalter (Heterocera). Von M. Gaede, Charlottenburg. Mit 196 Abbildungen im Text.

Weitere Teile befinden sich in Vorbereitung.

Indian Agricultural Research Institute (Pusa)
LIBRARY, NEW DELHI-110012

This book can be issued on or before

Return Date	Return Date